

УДК 570.68(28)

МЕТАН И ПРОЦЕССЫ ЕГО ТРАНСФОРМАЦИИ В ВОДЕ НЕКОТОРЫХ ПРИТОКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА¹

© 2011 г. А. Н. Дзюбан

*Институт биологии внутренних вод Российской академии наук
152742 пос. Борок Некоузского р-на Ярославской обл.*

Поступила в редакцию 05.08.2010 г.

В воде ряда притоков Рыбинского водохранилища, различающихся по антропогенному воздействию, определена концентрация растворенного метана, показаны особенности его распределения и масштабы трансформации в летний период. Его содержание в воде устьевых участков варьирует в пределах 2.2–280 мкл $\text{CH}_4/\text{л}$, интенсивность метаноокисления – 0.01–230 мкл $\text{CH}_4/(\text{л сут})$. В поверхностных водах сильно загрязняемых рек зарегистрированы процессы метаногенеза, скорость которых – 15–28 мкл $\text{CH}_4/(\text{л сут})$. Выявлена связь количественных характеристик цикла метана с экологическим состоянием водоемов.

Ключевые слова: концентрация и трансформация метана в воде, малые реки

Малые реки – первичное звено водосбора, через которое осуществляется влияние ландшафта на процессы средообразования в крупных водоемах и в целом на функционирование всей биоты. Разнообразные аллохтонные соединения, поступающие в реки с прилегающей площади, а также продукты распада седиментов, выделяющиеся из донных отложений (ДО), оказывают воздействие не только на речные экосистемы, но также на приустьевые участки водоемов-приемников. При загрязнении водосбора такое воздействие может быть довольно существенным [2] и оно в значительной степени зависит от интенсивности и направленности микробной деструкции органического вещества (ОВ). В водотоках со слабым антропогенным воздействием и в воде, и в ДО преобладает аэробная минерализация ОВ – важный механизм процессов самоочищения вод. В водных объектах урбанизированных территорий, особенно на участках массивированного поступления хозяйственных отходов, структура аэробных бактериальных ценозов нарушается и возрастает роль анаэробного распада ОВ [5, 6, 16], основным продуктом которого является метан (CH_4) [1, 17].

Цель исследований – изучение в воде различных по загрязненности притоков Рыбинского водохранилища концентраций и распределения CH_4 , а также интенсивности бактериальных процессов его трансформации.

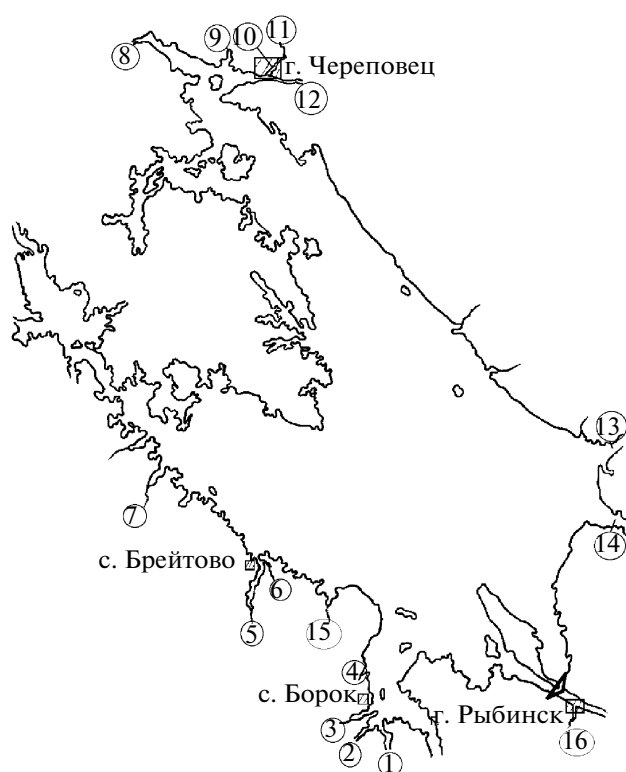
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работы проводили в летние периоды 1995–1996 и 2002–2003 гг. на приустьевых участках 15 притоков Рыбинского водохранилища с разным антропогенным воздействием, среди которых были крупные реки (Шексна, Суда, Сить, Согожа, Ухра) и более мелкие водотоки второго и третьего порядка (Серовка, Шуморовка). Дополнительно по той же программе были выполнены исследования на малой р. Черемухе, расположенной в непосредственной близости от водохранилища и впадающей в Волгу ниже плотины в черте г. Рыбинска (рисунок).

Пробы воды отбирали плексигласовым батометром Рутнера объемом 2 л. Содержание в воде растворенного CH_4 определяли методом фазового равновесия [15, 18] на газовом хроматографе “Chrom-5” с пламенно-ионизационным детектором. Разделение газов проводили в колонках длиной 2.5 м со специализированным для анализа легких углеводородов сорбентом “Porapak-N” при температуре термостата 35°C в токе He со скоростью 30 мл/мин.

Интенсивность бактериального метаноокисления (МО) оценивали по убыли CH_4 в инкубируемых *in situ* опытных склянках по сравнению с контролем [3, 8, 15]. Для этой цели воду из батометра осторожно (без пузырьков воздуха) разливали в трехкратно ополоснутые стеклянные флаконы объемом 60 мл и закрывали силиконовыми пробками с фиксирующими колпачками, выдавливая излишек воды через инъекционные иглы. Затем контрольные пробы фиксировали 0.1 мл насыщенного раствора сулемы (HgCl_2), а остальные (в трех повторностях при каждом отборе) инкубировали в естественных условиях 8–24 ч в зависимости от сапробности участка. Часть

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 08-05-00079).



Карта-схема Рыбинского водохранилища с расположением обследованных рек. 1 – Сутка, 2 – Ильдь, 3 – Шуморовка, 4 – Латка, 5 – Сить, 6 – Ладогора, 7 – Сёбла, 8 – Суда, 9 – Кошта, 10 – Серовка, 11 – Ягорба, 12 – Шексна, 13 – Согожа, 14 – Ухра, 15 – Чеснава, 16 – Черёмуха.

экспериментов проводили в расширенном варианте, добавляя в параллельную серию проб ингибитор МО аллилтиомочевину (АТМ) до конечной концентрации 1 мг/л [2, 14]. Последнее необходимо для учета идущего параллельно с МО бактериального метаногенеза (МГ), который может протекать в специфических условиях даже при наличии растворенного O_2 [19]. Подобное сочетание процессов наблюдалось в обогащенных детритом водах на высокосапробных участках, в зарослях прибрежной растительности или при сильном загрязнении вод хозяйственными и бытовыми отходами [3, 9, 11].

После инкубации пробы фиксировали, склянки хранили в перевернутом виде до лабораторной обработки. Перед анализом во флаконах создавали газовую фазу, отсасывая шприцем 10 мл воды и замещая ее инертным газом (Ar или He). Для выравнивания межфазового парциального давления газов пробы встряхивали и выдерживали при комнатной температуре 2–3 ч. Затем рассчитывали потребление (или образование) CH_4 [8, 18].

Содержание в воде растворенного O_2 и величину его биохимического потребления за 1 сут (БПК₁)

определяли с помощью кислородомера КЛ-115 и БПК-тестера “Sanare”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что CH_4 поступает в водную толщу озер и водохранилищ в основном из ДО, где образуется при анаэробном распаде ОВ в процессах бактериального МГ [1]. В высокотрофных, а также загрязняемых бытовыми отходами слабопроточных водоемах продукция CH_4 в ДО значительно превышает иловое МО. Газ выделяется в воду, накапливаясь в придонных слоях. Здесь концентрация CH_4 может достигать 5–20 мл/л [4, 5], но к поверхностным горизонтам, благодаря интенсивным процессам МО в воде, его содержание всегда резко снижается и обычно не превышает 3–10 мкл CH_4 /л. При изучении водных объектов, испытывающих техногенное загрязнение, было показано, что источник поступления CH_4 в водную массу – не только иловой МГ (автохтонный CH_4), но также хозяйственные, особенно нефтяные отходы (аллохтонный источник). Причем аллохтонный CH_4 концентрируется в самых поверхностных слоях воды [3].

Чтобы получить представление об особенностях вертикального распределения CH_4 в воде разнообразных притоков Рыбинского водохранилища под влиянием грунтов или поверхностного стока, исследования проводили в приустьевых участках рек, где отмечалась наибольшая глубина. Эта зона интересна еще и тем, что здесь происходит осаждение основной части речных наносов и в ДО накапливаются привносимые с водосбора биологически активные соединения.

У большинства из обследованных рек максимальная глубина в местах отбора проб не превышала 2–3.5 м, а у некоторых – была даже меньше (табл. 1). Однако исследования показали, что даже в таких мелководных и постоянно перемешиваемых водотоках повсеместно регистрировалась неоднородность водных масс, судя по ряду гидрохимических характеристик (O_2 , CH_4 , БПК₁). И лишь в самой малой р. Серовке, превращенной в коллектор техногенных отходов, поток сточных вод отличался полной гомогенностью.

В большинстве притоков, которые испытывают слабое или умеренное загрязнение (Сутка, Ильдь, Шуморовка, Латка, Сёбла, Чеснава, Суда, Согожа, Ухра и Сить (в самом низовье)), содержание в поверхностных водах CH_4 и скорость его окисления были низки, составляя 2.4–14.1 мкл CH_4 и 0.02–0.24 мкл CH_4 /(л сут) соответственно. В придонных же слоях воды концентрация CH_4 и интенсивность его бактериального МО заметно, а порой и существенно увеличивались (табл. 1), но оставались в целом такими невысокими, какие характерны для слабопродуктивных водоемов [4]. Максимум кон-

Таблица 1. Содержание O₂ и CH₄, интенсивность МО и БПК₁ в воде приустьевых участков ряда притоков Рыбинского водохранилища (здесь и в табл. 2 *L* – длина, *h* – глубина на станции; прочерк – отсутствие данных)

Реки	<i>L</i> , км, по [12]	<i>h</i> , м	O ₂ , мг/л		CH ₄ , мкл/л		МО, мкл CH ₄ /(л сут)		БПК ₁ , мг O ₂ /(л сут)	
			0.5 м	дно	0.5 м	дно	0.5 м	дно	0.5 м	дно
Сутка	81	3.8	7.8	6.6	3.3	7.9	0.23	4.3	0.22	0.16
Ильдь	46	3.2	8.2	7.5	4.5	17.8	0.17	0.82	–	–
Шуморовка	21	1.8	8.0	7.7	5.2	4.3	0.12	–	0.12	–
Латка	15	2.1	7.9	–	4.4	17.1	0.1	1.1	0.18	–
Сить	159	4.1	7.9	7.2	3.8	6.9	0.09	2.8	0.18	0.24
Ладогора	12	1.9	7.1	4.2	210	240	78	110	1.22	–
Сёбла	60	2.2	7.8	–	8.1	12.7	0.11	0.76	–	–
Суда	184	3.1	7.8	5.9	6.8	12.1	0.24	2.6	0.12	–
Шексна	139*	5.2	8.0	6.8	24.4	11.9	0.82	1.1	0.31	0.54
Ягорба	53	3.5	7.1	5.4	95.4	63.9	38.5	15.4	0.66	0.81
Кошта	19	2.2	7.9	–	22.4	6.1	2.6	0.9	0.32	–
Серовка	**	0.6	5.4	5.0	180	180	120	120	1.78	–
Согожа	129	3.1	7.9	7.8	9.1	16.8	0.09	0.64	0.12	–
Ухра	135	4.2	7.9	7.6	14.1	17.3	0.02	0.21	0.16	–
Чеснава	37	2.2	8.1	7.7	5.9	14.0	0.16	0.9	0.18	–

* – незарегулированная часть реки;

** – река превращена в коллектор, в открытом виде лишь зона впадения в р. Ягорбу.

центрации CH₄ у дна свидетельствует о выделении (хоть и слабом) газа из ДО и о преобладании здесь автохтонного поступления CH₄ в экосистему. Однако экологическая роль CH₄ в этой группе притоков явно невелика.

В другой группе обследованных рек, которые подвержены более сильному антропогенному воздействию, концентрация CH₄ в водной толще и интенсивность его бактериального МО оказались значительно выше (с очень большим размахом значений), достигая в реках Ягорбе, Серовке, Ладогоре 95–240 мкл CH₄/л и 40–120 мкл CH₄/(л сут) соответственно. Вертикальное распределение CH₄ и активности его МО оказалось в отдельных притоках этой группы весьма различным. В реках Шексне, Ягорбе, Коште, куда поступает большое количество техногенных отходов, в том числе нефтепродуктов, максимум содержания CH₄ регистрировался в поверхностных слоях воды, там же шли более интенсивные процессы его окисления. Содержание растворенного газа у дна было в этих водотоках значительно ниже – безусловный показатель преобладания аллохтонных поступлений CH₄. В особо загрязняемых малых реках – Ладогоре и Серовке, принимающих в большом количестве как бытовые, так и хозяйственные отходы, – толща воды вся насыщена CH₄ и его активный распад происходит также по всей глубине (табл. 1). В подобных водных объектах,

где на поверхности отмечаются пятна нефтепродуктов, а ДО представляют собой газифицирующую иловую массу, источник CH₄ – как автохтонные процессы, так и аллохтонные поступления. Здесь же регистрируется максимальное БПК₁, а доля в нем МО достигает 20%, что свидетельствует о существенном экологическом значении цикла CH₄.

Дальнейшие исследования были направлены на более углубленное изучение отдельных звеньев цикла CH₄ в особо загрязняемых реках в черте городов Череповца, Рыбинска и пос. Брейтово. Основное внимание уделяли пространственному распределению CH₄ и процессов его трансформации в поверхностных водах водотоков в зависимости от поступления в них различных бытовых и хозяйственных отходов. Ранее при определении интенсивности МО в высокосапробных водах традиционным методом – по разности его концентраций между контролем и опытом – иногда возникали так называемые отрицательные значения МО (опыт больше контроля), которые обычно отбраковываются. Для более ясного “прочтения” результатов исследований, учитывая сведения о возможности бактериальных процессов МГ при специфических условиях в присутствии O₂ [19], схема экспериментов была расширена добавочной серией с ингибитором МО.

Первые же результаты, полученные по новой схеме на сильно загрязняемых участках рек, показа-

Таблица 2. Содержание O_2 и CH_4 и процессы его трансформации в поверхностных водах рек в зонах воздействия городов Череповца, Рыбинска и пос. Брейтово (ФМК – Фанерно-мебельный, ЧМК – Череповецкий металлургический комбинаты, ГОС – городские очистные сооружения; в числителе – полученные по старой схеме, в знаменателе – по результатам ингибиторного анализа)

Расположение станций	h, м	O_2 , мг/л	CH_4 , мкл/л	МО	МГ	БПК ₁	
				мкл CH_4 /(л сут)		мг O_2 /л	O_2 на МО, %
Ягорба							
выше г. Череповца	0.7	7.9	12.9	0.32/0.32*	0	0.22	0.4
у свиногомплекса	1.2	7.2	23.0	1.2/6.31	0.39/5.5	0.78	2.4
у ФМК	2.6	6.6	48.2	14.1/20.2	1.6/7.7	0.32	19
устье	3.5	7.1	27.1	6.5/11.2	0.17/4.87	0.37	9.1
Серовка, устье	0.5	5.4	282	202/230	0/28.1	2.10	33
Шексна							
выше г. Череповца	6.4	8.1	2.2	0.02/0.02	0	0.12	0.05
у стоков ЧМК	3.2	7.8	24.3	0.81/0.81	0	–	–
у стоков ГОС	2.8	7.7	18.6	3.5/7.88	0/4.38	0.55	4.3
Кошта, устье	2.6	8.0	6.8	0.07/0.11	0/0.04	0.36	0.8
Суда, устье	3.3	8.2	15.6	0.52/0.52	0	0.22	0.7
Черёмуха							
выше г. Рыбинска	1.1	7.8	7.4	0.63/0.71	0/0.08	–	–
в черте г. Рыбинска	1.8	6.7	76.3	38.5/41.3	0.29/3.09	–	–
устье	2.6	6.6	110	58.2/66.4	0.4/8.6	1.2	17
Ладогора, выше пос. Брейтово	0.7	7.4	16.8	–/0.81	0	0.24	0.9
в черте пос. Брейтово	1.2	6.2	125	–/44.5	–/4.8	–	–
у бытовых стоков	2.1	6.9	310	–/100	–/14.6	1.86	16

ли, что в пробах воды с добавкой ингибитора нередко регистрировалось увеличение содержания CH_4 по сравнению с контролем; т.е. в аэробных водах подобных объектов наряду с бактериальным окислением CH_4 могут идти процессы его образования, локализованные, по-видимому, в гниющих детритных частицах. Преобладание МГ в испытуемых пробах воды и приводило в прежних расчетах к появлению отрицательных значений МО. Использование ингибиторного анализа позволило не только внести поправки в расчет МО, но и, что еще более важно, выявить участки, где в воде обследованных притоков шел процесс МГ и оценить его масштабы.

Концентрация CH_4 в поверхностных водах рек, расположенных в зонах воздействия городов Череповца, Рыбинска и пос. Брейтово, варьировала очень широко – от 2.2 до 310 мкл/л, а в пределах жилых и промышленных районов она была всегда высокой (табл. 2).

Процессы бактериального поглощения CH_4 регистрировались повсеместно, как и в устьевых зонах ранее обследованных притоков Рыбинского водохранилища. Однако колебания его интенсивности по отдельным участкам в зависимости от характера и степени антропогенного воздействия оказались

очень большими. Выше населенных пунктов, где содержание CH_4 минимально для каждой реки, а также в водотоках с незначительным загрязнением (р. Суда) или тех, что принимают продукты химико-технологического производства (реки Кошта, Шексна у коллектора ЧМК), скорость МО не превышала 0.02–0.81 мкл CH_4 /(л сут). Результаты анализов по старой и новой схемам практически не различались. В зонах массивированного поступления разнообразных органических загрязнений (лабильных ОВ бытовых и сельскохозяйственных стоков, отходов деревообрабатывающей промышленности, нефтепродуктов) бактериальные процессы окисления CH_4 происходили весьма энергично, достигая в реках Ладогоре и Серовке 100–230 мкл/(л сут). В водах этих зон поправка при новом расчете МО оказалась значительной – до 109% (табл. 2).

Расход O_2 на окисление CH_4 , рассчитанный по стехиометрическому уравнению реакции, варьировал по всем участкам обследованных притоков, находящихся в зоне воздействия городов Череповца, Рыбинска и пос. Брейтово, от 0.12 до 2.1 мг O_2 /(л сут), достигая в наиболее загрязненных притоках (Серовка) >33% БПК₁. Последнее свидетельствует об экологической значимости бактери-

Таблица 3. Концентрация CH_4 , интенсивность МО и МГ как критерии качества поверхностных речных вод

Расположение и особенности водосбора рек и водотоков	CH_4 , мкл/л	МО	МГ	Качество воды
		мкл CH_4 /(л сут)		
Вдали от населенных пунктов и предприятий	1–10	<0.1–0.3	0	Чистая
Вблизи небольших населенных пунктов, судоходные трассы	10–50	0.3–2	0.01–1	Загрязненная
Вблизи сельских и промышленных предприятий	50–200	2–70	1–10	Грязная
Водоотки-коллекторы сельских, промышленных и коммунальных стоков	>200	>70	>10	Особо (опасно) грязная

ального МО, идущего в аэрируемых слоях воды этого водотока.

Наряду с процессами МО в поверхностных водах основной акватории загрязняемых рек был обнаружен МГ (табл. 2). Ранее имелись лишь единичные наблюдения по образованию CH_4 в аэробных слоях – в металимнионе озер [10, 16] и в ряде водотоков [3]. Исследования цикла CH_4 с применением ингибиторного анализа, проведенные летом на малых реках вблизи крупных населенных пунктов, показали, что в сильно загрязняемых водах МГ протекает практически повсеместно и гораздо энергичней, чем предполагалось ранее. Особенно масштабные процессы МГ регистрировались в зонах массивного поступления в воду органических отходов, содержащих большое количество лабильного ОВ, частиц гниющего детрита и других аллохтонных соединений $\text{C}_{\text{орг}}$, достигая там 4–28 мкл CH_4 /(л сут). Последнее ведет к еще большему усугублению неблагоприятной экологической обстановки – усилению токсического воздействия на чувствительные к CH_4 группы гидробионтов, возникновению локальных заморозов, резкому снижению “самоочищающего потенциала” водотоков.

Систематизация полученных материалов о концентрациях и распределении CH_4 в воде притоков Рыбинского водохранилища с разной степенью антропогенного воздействия в комплексе с измерениями интенсивности процессов его трансформации, опираясь также на уже опубликованные данные [2, 7, 10], позволили ранжировать “качество” речных вод на четыре группы (табл. 3) и сформулировать некоторые общие выводы. Последние вполне согласуются с результатами других исследователей [13]. Учитывая, что главный источник аллохтонного CH_4 в водоемах – сток бытовых и сельскохозяйственных отходов, а также разнообразные технические стоки промышленных предприятий, предлагаемое ранжирование качества поверхностных вод по концентрации CH_4 , интенсивности бактериального МО и МГ может стать полезным дополнением в различных экологических исследованиях и оценках.

ВЫВОДЫ

В слабо загрязняемых водотоках CH_4 концентрируется у дна и его содержание в целом низко; на участках сильного техногенного воздействия регистрируется поступление аллохтонного CH_4 и его накопление в поверхностных слоях воды; в зонах массивного сброса бытовых отходов газом обычно насыщена вся толща водотока.

МО происходит повсеместно, а расход на него O_2 варьирует от 0.05% БПК₁ в чистых водах до 33% – в сильно загрязненных.

МГ регистрируется в поверхностных водах большинства загрязняемых водотоков, достигая максимума на участках мощного антропогенного воздействия.

Отдельные звенья цикла CH_4 имеют в водотоках различную экологическую значимость в зависимости от степени и характера загрязнения, а их количественные характеристики позволяют оценивать качество речных вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М.: Наука, 1977. 288 с.
2. Дзюбан А.Н. Влияние реки Трубезь на микробиологические процессы в озере Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: ЯрГУ, 1992. С. 144–161.
3. Дзюбан А.Н. Метан и микробиологические процессы его трансформации в воде верхневолжских водохранилищ // Вод. ресурсы. 2002. Т. 29. № 1. С. 68–78.
4. Дзюбан А.Н. Интенсивность микробиологических процессов круговорота метана в разнотипных озерах Прибалтики // Микробиология. 2002. Т. 71. № 1. С. 111–118.
5. Дзюбан А.Н. Бактериобентос водохранилищ Верхней Волги как показатель экологического состояния водоемов // Вод. ресурсы. 2003. Т. 30. № 6. С. 741–749.
6. Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Копылов А.И., Крылова И.Н. Рыбинское водохранилище в зоне влияния

- г. Череповца // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: ЯрГТУ, 2000. С. 161–168.
7. Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Метан и процессы его превращения в воде и грунтах // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ИБВВ РАН, 2001. С. 262–271.
 8. Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 286 с.
 9. Кузнецова И.А., Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы трансформации метана в воде мелководий Рыбинского водохранилища // Микробиология. 2005. Т. 74. № 6. С. 856–858.
 10. Кузнецова И.А., Романенко А.В., Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы цикла метана в воде некоторых малых рек – притоков Рыбинского водохранилища // Современные проблемы биологии, экологии, химии. Ярославль: ЯрГУ, 2003. С. 25–28.
 11. Пименов Н.В., Русанов И.И., Карначук О.В. и др. Микробные процессы циклов углерода и серы в озере Шира (Хакассия) // Микробиология. 2003. Т. 72. № 2. С. 259–267.
 12. Рохмистров В.Л. Некоторые морфометрические характеристики рек ярославского Поволжья // Уч. зап. Ярославск. пед. ин-та. Ярославль: ЯрГТУ, 1969. Вып. 75. С. 28–41.
 13. Федоров Ю.А., Тамбиева Н.С., Гарькуша Д.Н., Хорошевская В.О. Метан в водных экосистемах. Ростов-на-Дону: Копицентр, 2005. 329 с.
 14. Bange H., Dahlke S., Ramesh R. et al. Seasonal study of methane and nitrous oxide in the coastal waters of the southern Baltic Sea // Estuarine Coast. Shelf Sci. 1998. V. 47. № 6. P. 807–817.
 15. Boon P.I., Sorrel B.K. Biogeochemistry of billabong sediments. 1. The effect of macrophytes // Freshwat. Biol. 1991. V. 26. № 2. P. 209–226.
 16. Dzyuban A., Kopylov A., Kosolapov D. et al. Effect of industrial -sanitary savage on benthic microbial communities in the Upper Volga (Russia) // Partnerships for the Environment: Science, Education and Policy. Washington: SETAC, 1996. P. 303–304.
 17. Fallon R., Harrits S., Hanson R., Brock T. The role of methane in internal carbon cycling in Lake Mendota during summer stratification // Limnol. Oceanogr. 1980. V. 25. № 2. P. 357–360.
 18. Naguib M. A rapid method for the quantitative estimation of dissolved methane and its application in ecological research // Arch. Hydrobiol. 1978. B. 82. S. 66–73.
 19. Schuler S., Thebrath B., Conrad R. Seasonal Changes in methane, hydrogen, and carbon monoxide concentrations in a large and a small Lake // Large Lakes. Ecological structure and Function. Berlin; Heidelberg; N.Y.; London; Paris; Tokyo; Hong Kong: Springer-Verlag, 1990. P. 503–510.