



УДК 574

От функциональной экологии животных к теории функционирования водных экосистем. О научном наследии А.Ф. Алимова

С.М. Голубков

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: golubkov@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Статья посвящена научному наследию выдающегося российского гидробиолога А.Ф. Алимова. Проявляя глубокий научный интерес не только к проблемам водной экологии, но и зоологии, он в своих работах заложил основы функциональной экологии животных как общей области интересов экологии и зоологии. Его взгляды в дальнейшем были с успехом использованы при изучении функциональной экологии представителей разных групп водных животных и на их основе проведены важные обобщения по продуктивности и потокам энергии через водные экосистемы и сообщества гидробионтов. Важным этапом в его творчестве стала разработка структурно-функционального подхода к изучению функционирования экологических систем водоемов и водотоков. Им было показано, что их структурные и функциональные параметры закономерным образом взаимосвязаны. Этот подход позволил количественно оценить изменения в экосистемах водоемов, подвергающихся различным видам экологического стресса. Для описания реакции водных экосистем на внешние факторы А.Ф. Алимов предложил оригинальную трактовку устойчивости и выносливости экологических систем. В результате были заложены основы количественной оценки влияния различных факторов, включая антропогенные, на экосистемы водоемов. Предложенные меры устойчивости и выносливости популяций, сообществ и экосистем позволили количественно нормировать степень влияния факторов на сообщества гидробионтов и экосистемы в целом. Большой вклад А.Ф. Алимов внёс в развитие теоретической экологии. Он дал оригинальное определение экосистемы и сформулировал основные положения теории функционирования водных экосистем. Большое значение для экологии и биологии в целом имеют работы А.Ф. Алимова о территориальности у животных и о механизмах, определяющих число видов в водных экосистемах в зависимости от морфометрии водоемов, их трофического статуса, географического положения и степени минерализации воды. Важнейшее значение для теоретической биологии имеет серия работ, посвященная биологическому (физиологическому) времени организмов. В них на основе строго математического анализа было убедительно показано, что живые организмы существуют в своем собственном внутреннем времени, скорость течения которого зависит от скорости происходящих в организме процессов и тесно связана с его массой.

Ключевые слова: биологическое время, гидробиология, структурно-функциональный подход, теоретическая биология, функциональная экология, экосистема

From the functional ecology of animals to the theory of the functioning of aquatic ecosystems. On the scientific heritage of A.F. Alimov

S.M. Golubkov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: golubkov@zin.ru

ABSTRACT

The article is devoted to the scientific heritage of the outstanding Russian hydrobiologist A.F. Alimov. Showing a deep scientific interest not only in the problems of aquatic ecology, but also in zoology, he laid the foundations of the functional ecology of animals as a common area of interest for ecology and zoology. Further, his views were

successfully used in studying functional ecology of different groups of aquatic animals and on their basis important generalizations were carried out on productivity and energy flows through aquatic ecosystems and communities. An important stage in his scientific work was the development of a structurally functional approach to the study of the functioning of ecological systems of water bodies and watercourses. He showed that their structural and functional parameters are naturally interdependent. This approach allowed quantification of changes in the ecosystems of water bodies exposed to various types of environmental stress. To describe the response of aquatic ecosystems to external factors, A.F. Alimov proposed an original interpretation of the steadiness and endurance of ecological systems. As a result, he laid the foundation for a quantitative assessment of the influence of various factors, including anthropogenic, on aquatic ecosystems. The proposed measures of steadiness and endurance of populations, communities, and ecosystems made it possible to assess quantitatively the degree of influence of factors on aquatic communities and the ecosystem as a whole. A.F. Alimov made a great contribution to the development of theoretical ecology. He gave an original definition of the ecosystem and formulated the main provisions of the theory of the functioning of aquatic ecosystems. Of great importance for ecology and biology in general are the works of A.F. Alimov on the territoriality of animals and on mechanisms that determine the number of species in aquatic ecosystems depending on the morphometry of water bodies, their trophic status, geographical location and degree of water mineralization. Of crucial importance for theoretical biology is a series of his works devoted to the biological (physiological) time of organisms. Based on strict mathematical analysis, he convincingly showed that organisms exist in their own internal time, the speed of which depends on the rate of the processes occurring in the body and is closely related to its mass.

Key words: biological time, hydrobiology, structural and functional approach, theoretical biology, functional ecology, ecosystem

Осенью 2019 г. ушел из жизни выдающийся гидробиолог, эколог и зоолог, многие годы возглавлявший коллектив Зоологического института, академик РАН **Александр Федорович Алимов** (Рис. 1).

Научное наследие Александра Федоровича огромно и многогранно. Благодаря исключительной энергии и целеустремленности, умению организовывать свое время и быстро готовить к печати результаты своих исследований и научных обобщений мы имеем длинную серию публикаций (более 270 работ), в том числе несколько монографий, по которым можно проследить его 59-летний творческий путь. Александр Федорович всегда относился к ученым-новаторам, прокладывающим новые пути в науке и обогащающим её новыми идеями и концепциями. Круг его научных интересов был необыкновенно обширен. Его работам свойственна актуальность и постоянный поиск новых нестандартных решений. Хотя основное направление его работ – экология континентальных водоемов, многие из его концепций и представлений вышли за рамки этой науки и обогатили современную экологию и общую биологию.

Поступив на работу в Зоологический институт АН СССР (ЗИН) в 1960 г., он начал работать в лаборатории пресноводной и эксперименталь-

ной гидробиологии, возглавляемой выдающимся зоологом-гидробиологом, вице-президентом международного общества лимнологов (SIL) Владимиром Ивановичем Жадиным (Рис. 2). Под его руководством Александр Федорович изучал донную фауну р. Нева и роль моллюсков в процессах её самоочищения.

В 1964–66 гг. А.Ф. Алимов принимал участие в экспедиционных работах на водоемах Калининградской области, в 1966 г. – на оз. Байкал. По результатам этих исследований в 1960 гг. им опубликовано 15 научных статей, в том числе статья в «Журнале общей биологии», посвященная количественным закономерностям процесса фильтрации воды у двустворчатых моллюсков (Алимов [Alimov] 1969). В 1967 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему «Сферииды Запада Европейской части СССР, их экология и роль в процессах круговорота веществ в водоемах» (руководитель В.И. Жадин).

С 1967 г. лабораторией пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН стал заведовать крупнейший гидробиолог СССР, один из создателей трофодинамического направления в гидробиологии – Г.Г. Винберг (Рис. 3), и её коллектив включился в выполнение Международной биологической программы. С этого времени А.Ф. Алимов начинает активно рабо-



Рис. 1. А.Ф. Алимов (1933–2019 гг.).

Fig. 1. A.F. Alimov (1933–2019).

тать в области продукционной гидробиологии. Последовали экспедиции на Беломорскую биологическую станцию (ББС) ЗИН на озера Кривое и Круглое, в Дальние Зеленцы на озера Зеленецкое и Акулькино, а затем на реки и озера Ленинградской и Калининградской областей, Бурятии, Дальнего Востока и Средней Азии. При этом он продолжал заниматься экологией двусторчатых моллюсков и по результатам этих исследований опубликовал ряд статей в академических журналах и коллективных монографиях (Алимов [Alimov] 1970, 1972, 1974, 1975), и в 1979 г. защитил докторскую диссертацию на тему «Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков», а через два года опубликовал монографию под тем же названием (Алимов [Alimov] 1981).

Проявляя глубокий интерес не только к проблемам водной экологии, но и зоологии, в этих работах Александр Федорович заложил основы функциональной экологии животных как общей области интересов экологии и зоологии, со-



Рис. 2. В.И. Жадин (1896–1974 гг.).

Fig. 2. V.I. Zhadin (1896–1974).

стоящей в количественных аутоэкологических исследованиях, направленных на выяснение функционального значения их популяций в экологических системах. Для этого необходимо изучать такие важнейшие количественные характеристики организмов и популяций, как интенсивность их метаболизма, роста, питания, размножения и их зависимость от условий среды. Изучение этих характеристик является общей задачей для гидробиологов и зоологов, т.к. аутоэкологические исследования тесно связаны с изучением видового состава, количественного развития, распределения и сезонной динамики популяций и сообществ водных животных (Алимов [Alimov] 1981). Благодаря этому тесное взаимодействие аутоэкологических и зоологических исследований оказывается естественным, неизбежным и полезным.

Эти взгляды в дальнейшем были с успехом использованы при изучении функциональной экологии представителей разных групп водных животных (Балушкина [Balushkina] 1987;

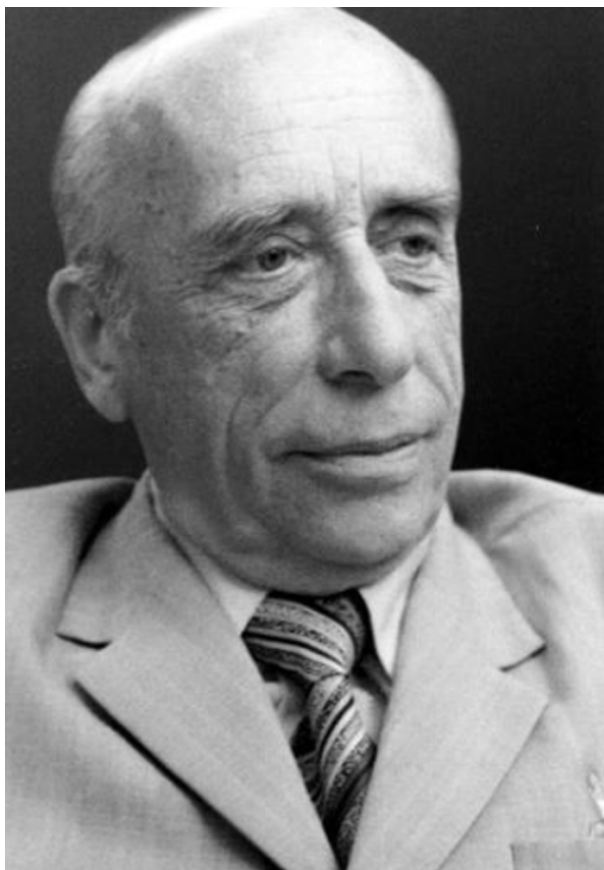


Рис. 3. Г.Г. Винберг (1905–1987 гг.).

Fig. 3. G.G. Winberg (1905–1987).

Голубков [Golubkov] 2000 и др.) и на их основе проведены важные обобщения по продуктивности и потокам энергии через сообщества водных животных, величинам их удельной продукции, скорости метаболизма, экскреции биогенных элементов и ряда других эколого-физиологических характеристик (Алимов [Alimov] 1982a, 1983a, 1987, 2000a; Alimov 1983b; Алимов и Богущкая [Alimov and Bogutskaya] 2003; Golubkov 2014), служащих основой трофодинамического направления в экологии.

Следующим важным этапом в творчестве Александра Федоровича стала разработка им структурно-функционального подхода к изучению функционирования экологических систем водоемов и водотоков (Алимов [Alimov] 1982b, 1989, 2000b; Alimov 1991; Алимов и др. [Alimov et al.] 2013). Согласно этому подходу состояние сообществ гидробионтов или экосистем

следует характеризовать как структурными, так и функциональными характеристиками. При этом им было показано, что структурные и функциональные параметры закономерным образом количественно взаимосвязаны. Чем более сложно организовано сообщество животных, тем большая доля энергии рассеивается в процессах метаболизма (R) по отношению к энергии, запасенной в продукции, т.е. снижается отношение продукции сообщества или экосистем (P) к суммарным затратам энергии на процессы метаболизма организмов, входящих в это сообщество или экосистему (P/R). Им была предложена серия уравнений, описывающих зависимость P/R от величины индекса биологического разнообразия Шеннона различных сообществ водных организмов и экологических систем (Алимов [Alimov] 2000b; Алимов и др. [Alimov et al.] 2013).

Этот подход позволил количественно оценить изменения в экосистемах водоемов, подвергающихся различным видам экологического стресса (Alimov 2010; Alimov and Golubkov 2014). Например, на примере речных экосистем, подвергающихся органическому загрязнению, Александром Федоровичем было показано, что при уменьшении видового разнообразия сообществ гидробионтов закономерным образом возрастает отношение P/R . В экосистемах чистых вод, как правило, обладающих высоким видовым разнообразием, это отношение минимально (Alimov 2010). Кроме того, на практике эта зависимость означает, что достижение высокой продуктивности сообществ животных или экосистем, например, в аквакультуре, возможно лишь при значительном упрощении их структуры (Алимов и др. [Alimov et al.] 2013).

Для описания реакции водных экосистем на внешние факторы А.Ф. Алимов предложил оригинальную трактовку устойчивости и выносливости экосистем (Алимов [Alimov] 1989, 1994, 2000b; Alimov 2003a; Алимов и др. [Alimov et al.] 2013). Под устойчивостью сообщества или экосистемы им было предложено понимать отклонение их структурных и функциональных характеристик от некоего среднего уровня, свойственного конкретной экосистеме как исторически сложившейся при определенных условиях, а под выносливостью – способность системы противостоять влиянию внешних условий, не

изменяя при их воздействии свои структурные и функциональные характеристики. В качестве меры устойчивости был предложен простой количественный индекс: отношение минимальной к максимальной биомассе гидробионтов за вегетационный сезон, год или многолетний период ($S = B_{\min}/B_{\max}$). В результате были заложены основы количественной оценки влияния различных факторов, включая антропогенные, на экосистемы водоемов. Предложенные меры устойчивости и выносливости популяций, сообществ и экосистем позволили количественно нормировать степень влияния факторов на сообщества планктона и бентоса и экосистемы в целом. Было показано, что чем сильнее антропогенное воздействие, тем ниже S . Количественно доказано, что устойчивость сообществ закономерным образом связана с их биологическим разнообразием, соотношением числа эврибионтных и стенобионтных видов организмов, а также отношением продукции к суммарным затратам на метаболизм в сообществах планктона и зообентоса (P/R). Наиболее устойчивы сообщества и экосистемы с более высоким биологическим разнообразием, в которых доминируют стенобионтные виды. При увеличении продуктивности или степени эвтрофирования водоёмов и водотоков уменьшается устойчивость экосистем и их составляющих (Алимов [Alimov] 1989, 2000b). Напротив, более продуктивные системы с малой устойчивостью оказываются более выносливыми, поскольку они исторически адаптированы к значительным сезонным и межгодовым колебаниям факторов. В таких системах преобладают эврибионтные виды с широкими экологическими спектрами. Устойчивость и выносливость сообществ гидробионтов и экосистем меняется также при изменении степени их эксплуатации. Например, увеличение пресса рыб при высоких плотностях их посадки в озерах-рыбопитомниках приводило к снижению устойчивости планктонных и бентосных сообществ (Алимов и др. [Alimov et al.] 2013).

Большой вклад А.Ф. Алимов внёс в развитие теоретической экологии. Он дал оригинальное определение экосистемы и сформулировал основные положения теории функционирования водных экосистем (Алимов [Alimov] 1990, 2000b; Alimov 2003a). Экосистема, по его мнению, может быть представлена в виде совокупности ви-

дов и взаимосвязей потоков вещества, энергии и информации. Динамическое взаимодействие этих потоков, обеспечивающих стабильность экосистемы во времени в конкретных условиях среды, определяет её функционирование. Трофические связи являются наиболее важными компонентами экосистем и сообществ, поэтому исследования информационных потоков и их связей с вещественно-энергетическими потоками необходимы для понимания механизмов функционирования экосистем. В результате проведённых под руководством А.Ф. Алимова исследований была создана теория биологической продуктивности водоёмов, основанная на балансовом подходе и энергетическом принципе изучения водных экосистем, отражающих законы сохранения вещества и энергии. Эти теоретические положения были использованы для практических рекомендаций по оптимальной рыбохозяйственной эксплуатации и сохранению биологического разнообразия водоемов (Алимов [Alimov] 2006a; Алимов и др. [Alimov et al.] 2009).

Большое значение для экологии и биологии в целом имеют работы А.Ф. Алимова о территориальности у животных и о механизмах, определяющих число видов в водных экосистемах в зависимости от морфометрии водоемов, их трофического статуса и географического положения, степени минерализации воды (Алимов [Alimov] 2006b; Alimov 2001, 2002a, 2003b, 2008). Им были рассчитаны коэффициенты уравнений зависимостей территории особей от массы их тела в различных группах водных животных: от инфузорий до рыб, зависимостей количества видов фитопланктона, зоопланктона, зообентоса и рыб от площади и объема водной массы, соотношения средней и максимальной глубины (емкости) озер; показано, что биомасса хищных животных в водоемах в среднем составляет около 20% от биомассы нехищных. На основе рассчитанных им количественных зависимостей появилась возможность теоретически предсказывать количество видов и соотношения биомасс хищных и нехищных животных в озерных экосистемах и их сообществах.

Важнейшее значение для теоретической биологии имеет серия работ А.Ф. Алимова и Т.И. Казанцевой, посвященных биологическому (физиологическому) времени организмов (Али-

мов и Казанцева [Alimov and Kazantseva] 2005; Alimov and Kazantseva 2004, 2007, 2010). В них на основе строго математического анализа было убедительно показано, что живые организмы существуют в своем собственном внутреннем времени, скорость течения которого зависит от скорости происходящих в организме процессов и тесно связана с его массой. Течение внутреннего времени определяется ходом кривой удельного метаболизма данного организма на протяжении его жизни при данных конкретных условиях, и поэтому внутреннее время индивидуально. Единица физиологического времени является величиной переменной, а само внутреннее время – неравномерным относительно физического времени. Чем больше единиц времени (элементарных актов поглощения энергии) укладывается в единицу физического времени, тем длиннее оказывается для единицы активной массы организма единица физического времени по отношению к единице внутреннего времени, т.е. имеет место кажущееся замедление физического времени. Приведены уравнения для расчета единицы внутреннего времени и его соотношение с физическим временем. Показано, что «биологическое время» – это время удвоения биомассы, равное обратной величине удельной скорости роста.

Несмотря на постоянную занятость, А.Ф. Алимов находил время для популяризации экологических знаний, публикуясь в научно-популярных изданиях, таких как серия «Наука – школе» (Алимов [Alimov] 2016a, 2017). Постоянно старался противостоять вульгарному пониманию термина «экология» и подмене им понятия «окружающая среда» (Алимов [Alimov] 2002b, 2016a, 2016b, 2017). По его мнению, в настоящее время слово экология часто используется как слово-паразит, при этом говорят о «плохой экологии», подразумевая, по видимому, что есть еще и «хорошая экология» (Алимов [Alimov] 2016b). Между тем, экология – это фундаментальная биологическая наука, исследующая системы надорганизменного уровня организации, их структуру и функционирование в пространстве и времени и изменяемых человеком условиях (Алимов [Alimov] 2016a). Поэтому неправильно, делить её, например, на «биоэкологию» и «геоэкологию». Экология, опираясь на весь комплекс биологических и

смежных наук, создает фундаментальную научную базу для гармоничного сочетания возрастающего воздействия человеческого общества с законами природы, управляющими биосферой. По мнению А.Ф. Алимова экологов следует готовить на биологических факультетах университетов (Алимов [Alimov] 2016b).

Очень много Александр Федорович сделал для развития кадрового потенциала отечественной гидробиологии. В течение многих лет он читал курс лекций по продукционной гидробиологии в Санкт-Петербургском государственном университете. Аналогичные курсы им были прочитаны в Красноярском, Пермском и Тюменском университетах. Многие годы он руководил созданной им Научной школой «Продукционная гидробиология» (Alimov and Balushkina 2014), развивал трофодинамическое направление в гидробиологии и экологии в целом (Алимов и др. [Alimov and Balushkina] 2013). В течение 24 лет (1991–2014 гг.) он возглавлял Гидробиологическое общество при РАН, а затем был его Почетным президентом. С 1987 по 2013 гг. он руководил Лабораторией пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН, а с 1994 по 2006 гг. в качестве директора возглавлял коллектив Зоологического института. Под его творческим и энергичным руководством и Институту, и Лаборатории практически без потерь удалось пережить сложные годы российской Перестройки.

Александр Федорович был настоящим патриотом России, Российской академии наук и очень переживал за будущее отечественной науки. Он навсегда останется в нашей памяти как выдающийся ученый и гражданин своей страны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана государственной темой ЗИН РАН № АААА-А19-119020690091-0.

ЛИТЕРАТУРА

- Alimov A.F. 1969. Some general regularities of the process of filtration in bivalve molluscs. *Zhurnal obshchei biologii*, 30(5): 621–631. [In Russian].
- Alimov A.F. 1970. Energy flow through a population of mollusks (for example, Sphaeriidae). *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 6(2): 63–71. [In Russian].

- Alimov A.F. 1972.** Filtrational activity of mollusks *Sphaerium suecicum* Clessin at different concentrations of suspended matters. *Zhurnal Obshchei Biologii*, **33**(1): 97–104. [In Russian].
- Alimov A.F. 1974.** Growth characteristics of freshwater bivalve molluscs. *Zhurnal obshchei biologii*, **35**(4): 576–589. [In Russian].
- Alimov A.F. 1975.** The intensity of metabolism in freshwater bivalves. *Ekologiya*, **1**: 10–20. [In Russian].
- Alimov A.F. 1981.** Functional ecology of freshwater bivalve mollusks. Nauka, Leningrad, 247 p. [In Russian].
- Alimov A.F. 1982a.** The productivity of macrobenthos invertebrate communities in the continental reservoirs of the USSR (review). *Gidrobiologicheskii zhurnal*, **18**(2): 7–18. [In Russian].
- Alimov A.F. 1982b.** Structural-functional approach to studying communities of aquatic animals. *Ekologiya*, **3**: 45–51. [In Russian].
- Alimov A.F. 1983a.** Relationships between trophic levels in the communities of fresh-water animals. *Zhurnal obshchei biologii*, **44**(4): 435–445. [In Russian].
- Alimov A.F. 1983b.** Energy flows in populations and communities of aquatic animals. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **68**(1): 1–12. <https://doi.org/10.1002/iroh.19830680102>
- Alimov A.F. 1987.** A study of the biotic balance of freshwater ecosystems in the USSR. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, **23**(6): 3–9. [In Russian].
- Alimov A.F. 1989.** Introduction to production hydrobiology. Hydrometeoizdat, Leningrad, 152 p. [In Russian].
- Alimov A.F. 1990.** The main provisions of the theory of the functioning of aquatic ecosystems. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, **26**(6): 3–12. [In Russian].
- Alimov A.F. 1991.** Structural and functional characteristics of aquatic animal communities. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **76**(2): 169–182. <https://doi.org/10.1002/IROH.19910760203>
- Alimov A.F. 1994.** Diversity, complexity, stability and tolerance of ecological systems. *Zhurnal obshchei biologii*, **55**(3): 285–302. [In Russian].
- Alimov A.F. 2000a.** Production characteristics of lake ecosystems. *Gidrobiologicheskii Zhurnal*, **36**(1): 3–14. [In Russian].
- Alimov A.F. 2000b.** Elements of the theory of functioning of water ecosystems. Saint-Petersburg, 147 p. [In Russian].
- Alimov A.F. 2001.** Studies on biodiversity in the plankton, benthos, and fish communities, and the ecosystems of fresh water bodies differing in productivity. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, **28**: 75–83. <https://doi.org/10.1023/A:1026614906253>
- Alimov A.F. 2002a.** Quantitative relationships between predatory and non-predatory animals in freshwater ecosystems. *Russian Journal of Ecology*, **33**: 286–290. <https://doi.org/10.1023%2FA%3A1016276506334>
- Alimov A.F. 2002b.** About ecology seriously. *Vestnik Rossiyskoy akademii nauk*, **72**(12): 1075–1080. [In Russian].
- Alimov A.F. 2003a.** Towards a Theory of the Functioning of Aquatic Ecosystems. Backhuys Publishers, Leiden. 130 p.
- Alimov A.F. 2003b.** Territoriality in aquatic animals and their sizes. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, **30**: 79–86. <https://doi.org/10.1023%2FA%3A1022075829401>
- Alimov A.F. 2006a.** The role of biological diversity in ecosystems. *Vestnik Rossiyskoy akademii nauk*, **76**(11): 989–994. [In Russian].
- Alimov A.F. 2006b.** Morphometry of lakes, number of species and biomass of aquatic organisms. *Biologiya vnutrennikh vod*, **1**: 3–7. [In Russian].
- Alimov A.F. 2008.** Relations between biological diversity in continental waterbodies and their morphometry and water mineralization. *Inland Water Biology*, **1**: 1–6. <https://doi.org/10.1007/s12212-008-1001-6>
- Alimov A.F. 2010.** Changes in the structure of animal communities accompanying eutrophication and pollution ecosystems. *Doklady Biological Sciences*, **443**: 249–251. <https://doi.org/10.1134/S0012496610040046>
- Alimov A.F. 2016a.** Ecology in Russia. *Science-School*, **5**: 18–34. [In Russian].
- Alimov A.F. 2016b.** Once again about ecology. Partnership of scientific publications of KMK, Moscow–Saint-Petersburg, 62 p. [In Russian].
- Alimov A.F. 2017.** Ecology in the modern world. *Science-School*, **6**: 6–18. [In Russian].
- Alimov A.F. and Balushkina E.V. 2014.** School of production hydrobiology. *Herald of the Russian Academy of Sciences*, **84**: 85–91. <https://doi.org/10.1134/S1019331614020075>
- Alimov A.F. and Bogutskaya N.G. 2003.** The regularities in relationships between fecundity, body mass and growth rate of fishes. *Zhurnal obshchei biologii*, **54**(2): 112–127. [In Russian].
- Alimov A.F., Bogatov V.V. and Golubkov S.M. 2013.** Production hydrobiology. Nauka, Saint-Petersburg, 343 p. [In Russian].
- Alimov A.F., Bouillon V.V. and Golubkov S.M. 2009.** Resource potential of species, communities and ecosystems of continental reservoirs. *Uspekhi sovremennoy biologii*, **129**(6): 516–527. [In Russian].
- Alimov A.F. and Golubkov M.S. 2014.** Lake eutrophication and community structure. *Inland Water Biology*, **7**(3): 185–191. <https://doi.org/10.1134/S1995082914030031>
- Alimov A.F. and Kazantseva T.I. 2004.** Animal Growth and Time. *Doklady Biological Sciences*, **396**: 224–226. <https://doi.org/10.1023/b:dobs.0000033283.27938.ed>
- Alimov A.F. and Kazantseva T.I. 2005.** A concept of relation between physical and biological time in animals. *Zhurnal obshchei biologii*, **66**(1): 3–12. [In Russian].

- Alimov A.F. and Kazantseva T.I. 2007.** Definition of unit internal (physiological) time. *Biology Bulletin*, **34**: 286–291. <https://doi.org/10.1134%2FS1062359007030119>
- Alimov A.F. and Kazantseva T.I. 2010.** Longevity of animals in units of intrinsic time. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **46**: 604–612. <https://doi.org/10.1134%2FS0022093010060095>
- Balushkina E.V. 1987.** Functional significance of chironomid larvae in continental reservoirs. Nauka, Leningrad. 179 p. [In Russian].
- Golubkov S.M. 2000.** Functional ecology of amphibiotic insects. *Proceedings of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences*, **284**: 1–294. [In Russian].
- Golubkov S.M. 2014.** Body mass and excretion of phosphorus in aquatic invertebrates. *Biology Bulletin*, **41**(1): 98–102. <https://doi.org/10.1134/S106235901401004X>

Представлена 14 февраля 2020; принята 8 мая 2020