

УДК 594–134(28)+574.583(282.2):591

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ЗООПЛАНКТОНЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2014 В.И. Лазарева, Е.А. Соколова, В.Н. Столбунова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок (Россия)

Поступила 07.12.2013

По данным многолетних наблюдений на водохранилищах Верхней и Средней Волги дан анализ динамики численности велигеров, пространственного распределения их обилия и роли в структуре и функционировании планктонного сообщества. Установлено, что с 2010 г. численность велигеров резко снизилась, что связано с уменьшением количества взрослых моллюсков. В качестве возможной причины указано формирование летнего дефицита кислорода в придонном горизонте водохранилищ. Обсуждаются трофические взаимодействия между микрозоопланктоном и велигерами.

Ключевые слова: зоопланктон, меропланктон, велигеры дрейссенид, водохранилища Волги.

Lazareva V.I., Sokolova E.A., Stolbunova V.N. Veliger larvae of *Dreissena* in Zooplankton in Upper Volga River Reservoirs – Based on long-term data of the veliger dynamics, spatial distributions, abundance and its role in structure and function of the zooplankton community in the Upper Volga River Reservoirs are analyzed. Since 2010, density of veligers and adult mollusks has declined. At can be caused by summer reduction of oxygen in bottom layer of water column. The trophic interactions between microzooplankton and veligers are discussed.

Key words: zooplankton, meroplankton, veliger larvae of *Dreissena*, Volga River Reservoirs.

В пресноводных экосистемах моллюски дрейссениды относятся к организмам-эдификаторам, которые способны влиять на структуру и функционирование донных и планктонных сообществ. Это мощные фильтраторы, которые осаждают и аккумулируют сестон в своих колониях, а также обогащают его продуктами своей жизнедеятельности (Дрейссена..., 1994). Колонии дрейссенид характеризуются сложной пространственной структурой, в них находят убежище и пищу другие донные и перифитонные животные (Перова, Щербина, 1998; Жукова, 2013).

Личинка дрейссенид (велигер) обитает в толще воды и представляет временный компонент зоопланктона (меропланктон). Наличие планктонной личинки способствует расселению моллюсков, а также позволяет им использовать дополнительные пищевые ресурсы пелагиали. Однако до сих пор из-

Лазарева Валентина Ивановна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, lazareva_v57@mail.ru; Соколова Евгения Александровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник; Столбунова Валентина Никитична, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

вестно очень мало сведений о количестве и роли велигеров дрейссенид, в сообществах зоопланктона пресноводных водохранилищ. Многие исследователи вообще не учитывают велигеров в сборах планктона, полагая их не обязательным и не важным компонентом сообщества. В представленной работе мы поставили задачу показать, что это не так.

Материалом послужили регулярные (каждые две недели) сборы зоопланктона в мае-сентябре 2004-2010 гг. в пелагиали Рыбинского водохранилища, а также данные маршрутных съемок в июле-августе 2003-2013 гг. по всей акватории водохранилищ Верхней и Средней Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское и Чебоксарское). Пробы отбирали с экспедиционного судна большим (10 л) батометром системы Дьяченко-Кожевникова. В летних маршрутных экспедициях – с судна и лодки малой сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с диагональю ячеи 120 мкм тотально от дна до поверхности или послойно. Концентрацию растворенного в воде кислорода и температуру воды измеряли портативным оксиметром YSI-85 (YSI, Inc., USA).

Оценивали суточную продукцию и рацион основных трофических групп зоопланктона для разных периодов вегетационного сезона года, а также значения этих показателей в столбе воды под 1 м² с учетом сезонных изменений глубины. Продолжительность вегетационного периода принимали 180 сут, из них весна (1 мая – 9 июня) – 40 сут, первая половина лета (лето-1, 10 июня – 14 июля) – 35 сут, вторая половина лета (лето-2, 15 июля – 12 сентября) – 60 сут и осень (13 сентября – 27 октября) – 45 сут. Для видов с короткой пелагической фазой цикла развития (хищные кладоцеры, всеядные коловратки, велигеры дрейссенид) длительность вегетационного периода определяли по их фактическому присутствию в планктоне.

Суточную продукцию (P) велигеров рассчитывали на основании биомассы (B) и среднесезонного значения удельной скорости продукции (суточного P/B -коэффициента): $P = P/B \times B$. Также определяли P основных трофических групп метазоопланктона. P/B -коэффициент для велигеров дрейссенид принимали 0,26 сут⁻¹ (Алимов, 1981). Для мирных кладоцер – 0,16 сут⁻¹ (Иванова, 1985; Андроникова, 1996), для копепод – 0,10-0,12 сут⁻¹ (науплиусы 0,2 сут⁻¹, копеподиты I–III стадии 0,06 сут⁻¹ и копеподиты IV–VI стадии 0,04 сут⁻¹) (Петрович, 1973), для мирных коловраток – 0,3 сут⁻¹, для *Asplanchna* – 0,25 сут⁻¹ (Тимохина, 2000).

Суточный рацион (C) животных рассчитывали по формуле: $C = P/k_1$. Коэффициенты использования потребленной пищи на рост (k_1) принимали для всех мирных животных 0,22, для всеядных копепод 0,16 (Hart et al., 2000). Расчеты P и C зоопланктона проводили в единицах углерода. Принимали, что сухая (беззольная) масса организмов планктона составляет 10% сырой, для коловраток *Asplanchna* – 5% (Обозначения, единицы..., 1972), в ней содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975). При переходе от углерода к энергетическим эквивалентам считали, что 1 мг С=10 кал.

СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Сроки появления велигеров в планктоне зависят от темпа прогрева воды. Размножение дрейссенид начинается при температуре (T) воды 12-17°C, велигеры появляются в планктоне в мае-июне (Гальперина, Львова-Качанова, 1972; Дрейссена..., 1994). В Рыбинском водохранилище в последние 15 лет велигеры присутствуют в планктонных сборах с конца мая–начала июня до конца октября (табл. 1). В октябре их численность невелика (<1 тыс. экз./м³), только в речных плесах достигает 3 тыс. экз./м³. Единично велигеров обнаруживали в более поздние сроки, в том числе подо льдом.

В различных районах пелагиали водохранилища велигеры достигают сезонного, обычно единственного, максимума численности с разницей в 1-2 недели. В Главном плесе чаще всего он наблюдается в июле (табл. 1). Максимальная (>350 тыс. экз./м³) численность отмечена в 2006 г. в восточной части водохранилища, близкие значения регистрировали в 2007 г. в поверхностном горизонте вод Моложского плеса. Однако такая высокая численность наблюдается редко, средние значения на порядок ниже (табл. 1).

В речных плесах, за исключением Волжского, пиковая численность велигеров в среднем в 1,3-1,5 раза выше, чем в центре водохранилища. В полузащищенных биотопах литорали водохранилища наблюдают один пик численности в июле, в открытых биотопах – 2-3 пика в течение июля–августа. Пиковая численность в литорали обычно ниже (18 ± 4 тыс. экз./м³), чем в пелагиали. В мелководных заливах численность велигеров еще ниже (<5 тыс. экз./м³), она сильно варьирует от станции к станции, сезонный максимум отмечен в августе (табл. 1). В пелагиали других водохранилищ Верхней Волги пик численности велигеров обычно наблюдается в июле.

Таблица 1

Сезонная динамика численности (тыс. экз./м³) велигеров дрейссенид в пелагиали и мелководных заливах Рыбинского водохранилища в 2004-2008 гг.

Участок	n	Численность, тыс. экз./м ³					
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
Главный плес	237	$<0,1$	$0,5\pm 0,2$	$54,5\pm 17,1$	$15,0\pm 5,4$	$1,1\pm 0,5$	$0,8\pm 0,2$
Волжский плес	99	$<0,1$	$2,2\pm 1,4$	$31,4\pm 8,2$	$27,9\pm 9,7$	$1,4\pm 0,6$	$0,2\pm 0,1$
Шекснинский плес	16	–	$<0,1$	$84,5\pm 39,9$	$33,5\pm 4,6$	$0,2\pm 0,1$	$<0,1$
Моложский плес	14	0	$0,4\pm 0,2$	$70,4\pm 28,8$	$48,8\pm 40,0$	$0,3\pm 0,2$	$<0,1$
Мелководья	29	0	$2,1\pm 2,1$	2,2	$4,8\pm 4,8$	$0,4\pm 0,2$	$0,1\pm 0,1$

Примечание. n – количество наблюдений.

Количество велигеров в планктоне водохранилищ очень сильно варьирует год от года. В июле-августе 2003-2009 гг. в Рыбинском водохранилище средняя численность велигеров различалась в 3-110 раз (табл. 2). С 60-х годов прошлого века до 2008 г. в пелагиали водохранилища наблюдали тенденцию к росту численности велигеров дрейссенид на фоне значительных ее колебаний (Лазарева, Жданова, 2008). Численность велигеров резко снизи-

лась в аномально жаркое лето 2010 г. (табл. 2). В других верхневолжских водохранилищах уменьшение количества личинок дрейссенид отмечено с 2005 г. (рис. 1). Для сравнения, в июле 1991-1995 гг. на отдельных участках в Ивановском и Угличском водохранилищах регистрировали до 1,3-1,5 млн. экз./м³ велигеров (Столбунова, 1999).

Таблица 2

Многолетние изменения пиковой (июль-август) численности (тыс. экз./м³) велигеров дрейссенид в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2003-2013 гг.

Год	n	Плеса водохранилища							
		Главный		Волжский		Шекснинский		Моложский	
		Среднее	Мах.	Среднее	Мах.	Среднее	Мах.	Среднее	Мах.
2003	15	14±6	71	–	6	–	2	47±10	57
2004	24	13±5	60	11±6	48	–	–	–	–
2005	44	20±3	69	27±18	79	67±51	272	21±6	27
2006	12	164±52	367	26±18	79	–	–	–	–
2007	50	44±5	311	40±12	93	64±32	213	59±19	90
2008	35	35±15	187	34±16	106	44±41	127	–	123
2009	33	27±15	221	12±7	62	–	44	–	8
2010	63	2±1	22	1±0,6	5	9±3	28	5±3	25
2011	23	19±5	50	6±2	14	16±1	18	39±12	54
2012	20	56±13	145	46±11	59	–	–	32±13	47
2013	10	1,5±0,5	4	–	3	–	–	–	–

Примечание. n – количество наблюдений, прочерк – отсутствие данных.

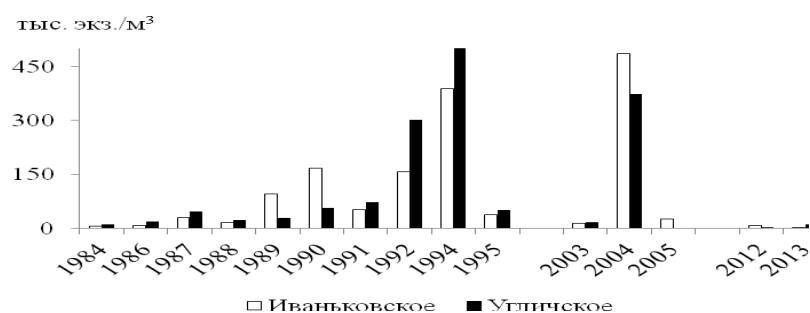


Рис. 1. Летняя (пиковая) численность велигеров дрейссенид в Ивановском и Угличском водохранилищах Волги в 1984-2013 гг.

Разумно предположить, что снижение численности велигеров в планктоне связано с уменьшением количества моллюсков в бентосе. До 2005 г. численность взрослых дрейссенид в бентосе водохранилищ Верхней Волги возрастала, за исключением Ивановского водохранилища, где она снизилась уже к началу 2000-х годов (Щербина, 2008). Начиная с 2010 г., количество моллюсков повсеместно резко уменьшилось. В совместных поселениях стала преобладать бугская дрейссена, более устойчивая к дефициту растворенного кислорода (Пряничникова, 2012). Летом 2013 г. живые моллюски в сборах дночерпателем и драгой обнаружены только на 17-21% обследованных станций (Лазарева и др., 2013). В Волжском плесе Рыбинского водохра-

нилища численность велигеров изменялась фактически синхронно с вариациями количества взрослых особей (рис. 2 и 3).

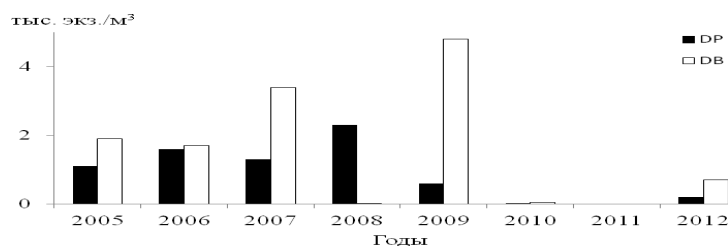


Рис. 2. Многолетняя динамика численности взрослых дрейссенид в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (по: Лазарева и др., 2013)
 DP – полиморфная, DB – бугская дрейссена

Наиболее вероятной причиной снижения численности дрейссенид и их велигеров представляется формирование летнего дефицита растворенного кислорода в придонном горизонте вод верхневолжских водохранилищ (Лазарева и др., 2013). Впервые ухудшение кислородного режима зарегистрировано в аномально жарком июле-августе 2010 г. Тогда T воды у дна достигала 25°C в Рыбинском водохранилище и выше 27°C – в Горьковском и Чебоксарском (Лазарева и др., 2012). Во всех этих водоемах наблюдали аноксию на глубине >5 м (3-5 м над дном) с интенсивным выделением газов из донных отложений.

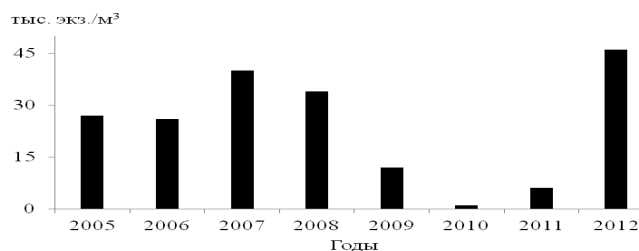


Рис. 3. Многолетняя динамика численности велигеров дрейссенид в Волжском плесе Рыбинского водохранилища

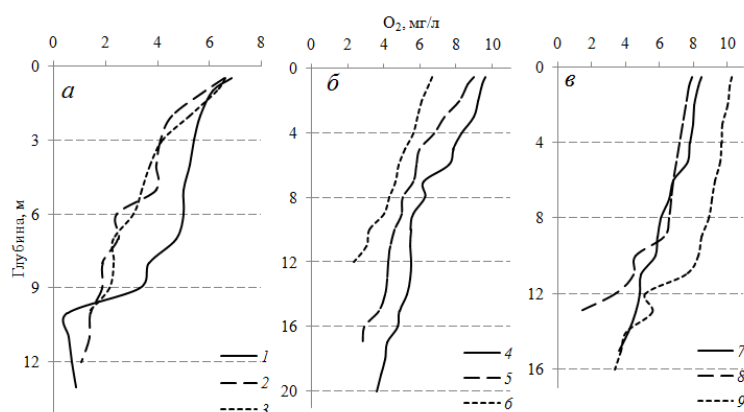


Рис. 4. Вертикальные профили изменения концентрации растворенного кислорода (O_2 , мг/л) с глубиной в Ивановском (а), Угличском (б) и Рыбинском (в) водохранилищах в августе 2013 г.

Станции: 1 – Липня, 2 – Уходово, 3 – Корчева, 4 – Грехов ручей, 5 – Калязин, 6 – р. Нерль, 7 – Средний двор, 8 – Брейтово, 9 – Каменики

В последующие годы стали обнаруживать снижение концентрации кислорода локально <4 мг/л ($<50\%$ насыщения) в слое 1-2 м над дном уже при обычном для этого времени прогреве придонных вод ($18-19^\circ\text{C}$). В августе 2013 г. на глубоководных участках (затопленные русла рек) Рыбинского и Ивановского водохранилищ T воды у дна достигала 20°C , а в Угличском – 21°C (Лазарева и др., 2013). Это привело к интенсификации процессов минерализации органического вещества и снижению содержания кислорода <4 мг/л ($<50\%$ насыщения) в слое 1-3 м над дном, на отдельных станциях до 5 м (рис. 4). Наиболее мощный (до 7 м) слой вод с дефицитом кислорода ($<30\%$ насыщения) формировался в приплотинном участке Ивановского водохранилища, здесь в метровом слое воды у дна содержание кислорода снижалось до аналитического нуля.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ

В 2005–2012 гг. летняя пиковая численность личинок дрейссенид в Рыбинском водохранилище была одной из самых высоких среди водоемов Верхней и Средней Волги (табл. 3). В большинстве водохранилищ высокая их численность приурочена к глубоководным участкам (глубина 4-10 м), расположенным над затопленным руслом Волги и крупных ее притоков (Лазарева и др., 2013). На глубинах <4 м большое количество велигеров отмечено в Горьковском и Рыбинском водохранилищах. Анализ суточных вертикальных миграций велигеров в Ивановском водохранилище и оз. Плещеево показал, что их максимальная численность наблюдается в поверхностных слоях воды в ночное время (Столбунова, 2013). В дневное время велигеры держатся в верхнем 0-5 м горизонте вод, причем наибольшая их численность наблюдается на глубине 2-4 м (рис. 5).

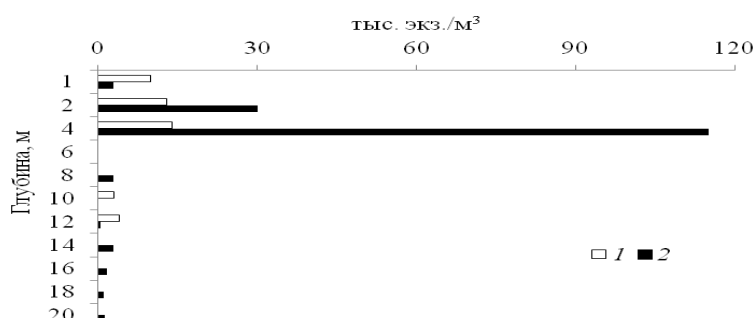


Рис. 5. Вертикальное распределение численности велигеров дрейссенид летом в Ивановском водохранилище (1) в 1984 г. и оз. Плещеево (2) в 1996 г.

В 2013 г. в условиях дефицита кислорода у дна в Ивановском водохранилище основная часть велигеров ($2-10$ тыс. экз./м³) концентрировалась в слое 0–5 м, глубже их численность резко снижалась (<1 тыс. экз./м³). При содержании растворенного кислорода у дна <2 мг/л велигеры в пробах отсутст-

вовали. Сходную картину вертикального распределения велигеров дрейссенид наблюдали также в Рыбинском водохранилище.

Таблица 3

Численность (тыс. экз./м³) велигеров дрейссен в водохранилищах Верхней и Средней Волги в августе 2005–2012 гг.

Водохранилище	2005 г.		2008 г.		2010–2012 гг.	
	Среднее	max	Среднее	max	Среднее	max
Иваньковское	16,8±8,0	72,4	–	–	8,6±5,8	32,0
Угличское	0,2±0,06	1,0	–	–	2,8±0,6	4,9
Рыбинское	10,6±2,0	49,3	27,0±5,9	89,7	21,9±4,2	145,0
Горьковское	3,9±0,76	9,1	12,8±3,0	33,8	3,8±1,1	12,6
Чебоксарское	1,7±0,22*	2,1*	0,6±0,21	3,0	11,1±4,4	86,8

Примечание: * – выше устья р. Ока.

ЗНАЧЕНИЕ ВЕЛИГЕРОВ В СООБЩЕСТВЕ ЗООПЛАНКТОНА

В современный период (2004-2009 гг.) основу численности пелагического зоопланктона водохранилищ Верхней Волги весной формируют копеподы и коловратки, летом – коловратки, осенью – клadoцеры (Лазарева, 2010). В Рыбинском водохранилище велигеры вносили заметный вклад (12-25%) в численность (N) мирного зоопланктона только летом, весной и осенью их количество не превышало 5% общего (табл. 4). Доля велигеров в биомассе (B) мирного зоопланктона была наибольшей (7%) во второй половине лета.

В отдельные годы в июле-августе концентрация велигеров превышала численность остальных фильтраторов метазоопланктона. Так, в июле 2008 г. доля велигеров составила в среднем 50% общего количества фильтраторов (велигеры+зоопланктон), в Волжском и Главном плесах водохранилища она достигала 64-83% (Лазарева, Жданова, 2008). Для сравнения, в июле-августе в оз. Лукомльском доля велигеров дрейссенид достигает 70% общей численности зоопланктона (Каратаев, 1983).

Оценки значения велигеров дрейссенид в продуктивности зоопланктона сравнительно редки. Известно (Алимов, 1981; Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969), что удельная продукция (суточный P/V коэффициент) велигеров на планктонной стадии (0,23-0,29 сут⁻¹) близка к таковой планктонных коловраток и некоторых клadoцер, тогда как для осевших велигеров она существенно ниже (0,017-0,082 сут⁻¹). По нашим оценкам в Рыбинском водохранилище продукция (P) велигеров за вегетационный период составляет 2,6 ккал/м² или 5% P животных метазоопланктона. Это близко к данным польских исследователей для Мазурских озер и расчетам А.Ф. Алимова для Куршского залива Балтийского моря (Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969; Алимов, 1981). Вклад велигеров в P фильтраторов (велигеры+метазоопланктон) заметно выше. Во второй половине лета он достигает 13%, в другое время – <2% (табл. 4). В оз. Лукомльском летом P велигеров варьирует в пределах 6-25% P зоопланктона (Каратаев, 1983).

Таблица 4

Сезонные изменения численности (N), биомассы (B) и продукции (P) основных групп мирного метазоопланктона и велигеров дрейссенид в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004-2009 гг. (расчет на среднюю глубину водохранилища)

Показатель	Весна (40 сут)		Лето-1 (35 сут)		Лето-2 (60 сут)		Осень (45 сут)	
		%		%		%		%
N , тыс. экз./м ² :								
N_{vel}	<0.01	<0.1	115±39	12	173±36	25	5±1	5
N_{cl}	23±5	14	124±14	14	65±13	9	64±9	60
N_{cop}	70±10	42	98±7	10	137±10	20	9±1	8
N_{rot}	73±15	44	600±83	64	319±53	46	28±4	26
B , мг/м ² :								
B_{vel}	<0.01	<0.1	91±31	1	182±41	7	6±1	0.4
B_{cl}	570±120	71	5275±611	84	1368±219	52	1422±275	89
B_{cop}	176±21	22	420±32	7	751±73	29	117±29	7
B_{rot}	57±11	7	471±72	8	327±64	12	55±29	3
P , кал/м ² период:								
P_{vel}	<0.1	<0.1	335	2	2234	13	17	<0.5
P_{cl}	1293	61	14924	72	6474	39	2813	84
P_{cop}	397	19	986	5	2873	17	167	5
P_{rot}	410	20	4441	21	5206	31	364	11

Примечание. vel – Veliger, cl – Cladocera, cop – Copepoda, rot – Rotifera; % – доля от суммы метазоопланктона и меропланктона.

РАЦИОН И КОНКУРЕНТНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ДРУГИМИ ФИЛЬТРАТОРАМИ

Считают (Телеш, 2004; Лазарева, 2010), что спектры питания велигеров и микрозоопланктона (коловратки) очень близки в силу сходства образа жизни, размеров тела (150-250 мкм) и потребляемых частиц сестона (1-12 мкм). Поэтому велигеры дрейссенид могут конкурировать с микрозоопланктоном за пищевые ресурсы, тем более, что фильтрационная активность велигеров и коловраток сравнима (Лазарева и др., 2013). Однако до сих пор не получено количественного подтверждения этой гипотезы. Например, в Рыбинском водохранилище обе группы планктона предпочитают поверхностные слои воды, высокая численность коловраток зарегистрирована на тех же станциях, что и максимальное количество велигеров ($r=0.60$, $p<0.01$).

Возможно, видимое отсутствие конкурентных взаимодействий между велигерами и микрозоопланктоном объясняется сравнительно невысокими пищевыми потребностями личинок дрейссенид. Для одного из польских озер C велигеров за период их пребывания в планктоне оценен в 16.8 ккал/м² или около 2% первичной продукции водорослей (Алимов, 1981). По нашим расчетам за вегетационный период 2004-2009 гг. C велигеров в Рыбинском водохранилище составил в среднем 11.8 ± 5.8 ккал/м² или ~1% от первичной продукции фитопланктона. Это близко к расчетам А.Ф. Алимова (1981) и

подтверждает его заключение о сопоставимости пищевых потребностей планктонных личинок дрейссенид и нехищных животных бентоса.

В Рыбинском водохранилище в июле–августе *C* велигеров составлял в среднем 40% рациона мирных коловраток, а после 2009 г. – <10% (Лазарева и др., 2013). При таком соотношении пищевых потребностей велигеры не могут составить конкуренции микрозоопланктону. За семь лет только однажды (2006 г.) отмечали существенно (в 8 раз) более высокую величину *C* велигеров по сравнению с коловратками. При этом пиковая численность велигеров составляла в среднем 159 ± 74 тыс. экз./м³, что в 6–12 раз выше, чем в другие годы. По-видимому, конкурентные отношения между велигерами и коловратками возможны в отдельные годы в середине лета на пике размножения моллюсков и только локально на участках с высокой численностью личинок дрейссенид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Велигеры дрейссенид в водохранилищах Верхней Волги, как и в других водоемах, наиболее многочисленны летом (июль-август). На фоне значительных колебаний их обилия, начиная с 2010 г. отмечено снижение пиковой численности велигеров. Численность взрослых дрейссенид в бентосе водохранилищ также существенно снизилась, к 2013 г. живых моллюсков обнаруживали лишь на <25% обследованных станций. Вероятная причина уменьшения количества моллюсков и их личинок – ухудшение кислородного режима придонных вод в середине лета в период интенсивного размножения моллюсков.

Велигеры дрейссенид играют существенную роль в функционировании летнего зоопланктона водохранилищ Верхней Волги. Численность велигеров в июле-августе сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов, а биомасса близка к биомассе коловраток. В Рыбинском водохранилище продукция велигеров за вегетационный период составляет около 5% *P* метазоопланктона. Вклад велигеров в *P* фильтраторов во второй половине лета достигает 13%.

Рацион велигеров составляет ~1% от первичной продукции фитопланктона и лишь 40% рациона мирных коловраток (в последние годы <10%), что подтверждает близость пищевых потребностей планктонных личинок дрейссенид и нехищных животных бентоса. При таком соотношении рационов велигеры не составляют конкуренции планктонным коловраткам, конкурентные отношения между ними могут формироваться локально в годы с высокой интенсивностью размножения дрейссенид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с. – Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Гальперина Г.Б., Львова-Качанова А.А. Некоторые особенности размножения *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *Dreissena polymorpha andrusovi* (Andrusov) // Комплексные исследования Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 3. С. 61-73.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.

Жукова Т.В. Роль дрейссены *Dreissena polymorpha* (Pallas) в функционировании Нарочанских озер // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II-ой Международной школы-конференции. Ин-т биологии внутр. вод РАН, 11-15 ноября 2013 г. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 55-59.

Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. 222 с.

Каратаев А.Ю. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема охладителя тепловой электростанции: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.

Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища (Под ред. А.И. Копылова). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 181 с. – **Лазарева В.И., Жданова С.М.** Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Материалы докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 86-90. – **Лазарева В.И., Копылов А.И., Соколова Е.А., Пряничникова Е.Г.** Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. II-ой Междунар. шк.-конф. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 18-35. – **Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М.** Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экол. журн. 2012. №4. С. 399-412.

Мордухай-Болтовская Э.Д. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Lepidodora* и *Bythotrephes* // ДАН СССР. 1958. Т. 122, №4. С. 1133-1135.

Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л.: Советский комитет по МБП, 1972. С. 723-726.

Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. №2. С. 52-61. – **Петрович П.Г.** Озеро Мястро. Озеро Нарочь. Озеро Баторино // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М.: Наука, 1973. С. 7-123. – **Пряничникова Е.Г.** Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 21 с.

Соколова Е.А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Матер. докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С.136-139. – **Столбунова В.Н.** Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. №1-3. С. 92-100. – **Столбунова В.Н.** Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволжский экол. журн. 2013. № 1. С. 71-80.

Телеш И.В. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 268-274. – **Тимохина А.Ф.** Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна, 2000. 193 с.

Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-Запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Материалы докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 23-43.

Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // Oecologia. 1975. V. 19. P. 75-97.

Hart D.R., Stone L., Berman T. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. No 2. P. 350-361. – **Hillbricht-Ilkowska A., Stanczykowska A.** The production and standing crop of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in two Mazurian lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. 1969. V. 16 (29). N. 2. P. 193-203.