УДК 574.587(285.2):591+594.1

МАКРОЗООБЕНТОС СОВМЕСТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ ДРЕЙССЕНИД (MOLLUSCA, DREISSENIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Е. Г. Пряничникова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: pryanichnikova_e@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Макрозообентос совместных поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище. – Пряничникова Е. Г. – Приведены результаты исследований структуры макрозообентоса в совместных поселениях двух видов дрейссенид (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 и *D. bugensis* Andrusov, 1897) в Рыбинском водохранилище. Максимальное видовое богатство и обилие макрозообентоса характерны для биоценоза с преобладанием *D. polymorpha*. При увеличении доли *D. bugensis* эти показатели достоверно снижаются. В макрозообентосе биоценозов поселений обоих видов дрейссенид наибольшую роль играют детритофаги-глотатели, представленные олигохетами с доминирующим видом *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, 1902.

Ключевые слова: макрозообентос, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, Рыбинское водохранилище.

Macrozoobenthos of joint communities of two dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Rybinsk reservoir. – Pryanichnikova E. G. – The results of our studies of the macrozoobenthos structure in joint communities of two dreissenid species (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 and *D. bugensis* Andrusov, 1897) in the Rybinsk reservoir are presented. The maximum species richness and macrozoobenthos abundance are typical for a biocenosis where *D. polymorpha* predominates. With the increase of *D. bugensis* these values reliably reduce. In both types of dreissenid biocenoses the most important role is played by oligochaetes with the predominance of *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, 1902.

Key words: macrozoobenthos, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, Rybinsk reservoir.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение макрозообентоса в сообществах, формируемых двумя видами дрейссенид (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 и *D. bugensis* Andrusov, 1897), имеет сравнительно небольшую историю. Это связано с тем, что второй вид – *D. bugensis* – до недавнего времени в Европе был характерен только для лиманов и искусственных водоёмов Черноморского бассейна (Харченко, 1995; Mills et al., 1996). В бассейне Средней Волги (Куйбышевское водохранилище) дрейссена бугская впервые была обнаружена в 1992 г. (Антонов, 1993), в бассейне Верхней Волги (Рыбинское водохранилище) *D. bugensis* обитает с 1997 г. (Orlova et al., 2000).

По результатам исследований различных авторов (Каратаев, Ляхнович, 1988; Перова, Щербина, 1998; Щербина, 2001; Пряничникова, 2007; Яковлева, Яковлев, 2011), дрейссениды в благоприятных для них условиях выступают как доминирующий элемент донных и перифитонных сообществ макробеспозвоночных, а так-

© Пряничникова Е. Г., 2015

же как мощный биотический фактор формирования всего облика экосистемы. Совместно с дрейссенидами встречается до 100 видов и форм других макробеспозвоночных, в том числе моллюски, ракообразные, олигохеты, пиявки, личинки насекомых и пр. (Каратаев и др., 1994). В зависимости от различных абиотических и биотических факторов в комплекс доминантов сообществ, формируемых дрейссенидами, входят различные виды макробеспозвоночных. Развитие биоценоза полиморфной дрейссены на затопленных руслах рек, особенно в речных плесах водохранилищ, способствует обогащению грунтов органическим веществом (Каратаев и др., 1994). В результате жизнедеятельности этого моллюска-фильтратора в донные отложения поступают агглютинаты и фекалии, которые служат пищей и строительным материалом для домиков многих донных беспозвоночных.

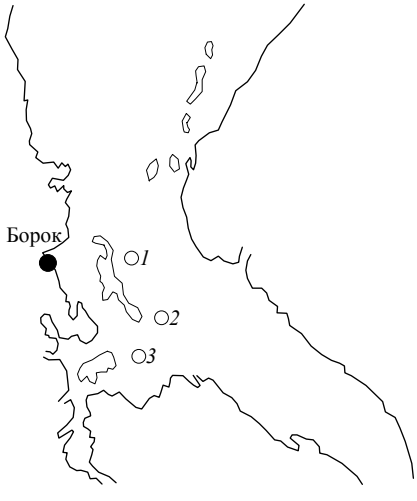
Большая часть исследований была посвящена изучению биоценозов донных макробеспозвоночных, сформированных *D. polymorpha*. В настоящее время в связи с возрастающей ролью вселившегося моллюска *D. bugensis* весьма актуально проведение сравнительного анализа структуры макрозообентоса в зависимости от преобладания одного или другого вида дрейссенид.

Цель работы – изучение характеристик сообществ макрозообентоса Рыбинского водохранилища, формирующихся в совместных поселениях дрейссенид и в зависимости от преобладания *D. polymorpha* или *D. bugensis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Совместные поселения двух видов дрейссенид в Рыбинском водохранилище были обнаружены только в Волжском плёсе (Пряничникова и др., 2011). Сбор макрозообентоса производили на трех станциях (рисунок). Глубина отбора проб изменялась от 4 до 6 м и зависела от колебаний уровня воды в водохранилище. Тип биотопа на всех станциях был сходным – заиленный ракушечник. Основную часть материала собирали через каждые 2 недели с мая по октябрь 2005 – 2007 гг. дночерпателем ДАК-100 с площадью захвата 0.01 м^2 (по 2 выемки). Грунт промывали в мешке из газа с ячеей 220 мкм непосредственно на водоёме.

Последующую обработку собранного материала проводили по стандартной методике, принятой в ИБВВ РАН (Методика изучения..., 1975), с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993). Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовались следующие показатели: численность *N*, экз./м^2, биомасса *B*, г/м^2, частота встречаемости *P*, %, число видов *S*, индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера *H*, бит/экз.



Карта-схема расположения станций отбора проб макрозообентоса в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в 2005 – 2007 гг.

При выявлении комплексов доминирующих видов применялся модифицированный индекс плотности Арнольди (Арнольди, 1949) в модификации Г. Х. Щербины (1993), рассчитанный по формуле

$$d = \sqrt[3]{P_{\%} N_{\%} B_{\%}} ,$$

где d – индекс плотности, %; $P_{\%}$ – встречаемость, %; $N_{\%}$ – процентное отношение средней численности вида в анализируемой выборке проб к средней численности всего сообщества, %; $B_{\%}$ – процентное отношение средней биомассы вида в анализируемой выборке проб к средней биомассе всего сообщества, %. Доминантами считали представителей с d >10%.

Для выявления степени сходства видового состава между станциями был применен коэффициент видового сходства Съеренсена (Sörensen, 1948).

Более подробно методика изложена в предыдущих работах (Пряничникова, 2007, 2012). Всего собрано и проанализировано > 260 проб макрозообентоса.

Биоценоз с доминированием *D. polymorpha* или *D. bugensis* выделяли по доле вида > 50% от общей численности дрейссенид.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2005 – 2007 гг. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в составе сообществ макрозообентоса биоценозов, формируемых двумя видами дрейссенид, обнаружено 103 таксона беспозвоночных, из них 97 в ранге вида. Наиболее широко представлена фауна хирономид – 40 видов и форм, несколько меньше моллюсков – 27 таксонов, олигохет – 12 видов и пиявок – 5. Кроме того, в поселениях дрейссенид обнаружены полихеты – 1 вид, ракообразные – 2, личинки поденок – 3, ручейников – 6 и мокрецов – 4 вида.

Индекс фаунистического сходства между изученными станциями Волжского плёса был достаточно высоким, наибольшее значение (0.75) отмечено между биотопами с доминированием *D. polymorpha* (станции 1 и 3), наименьшие (0.62 и 0.71) – зарегистрированы между станциями 1 и 2 и станциями 2 и 3 соответственно.

Наибольшее количество таксонов (101) обнаружено в биоценозах с доминированием *D. polymorpha* (ст. 1 и ст. 3) (табл. 1). Большинство из них представлены хирономидами (39), моллюсками (27) и олигохетами (15). В биоценозе с доминированием *D. bugensis* выявлено 55 таксонов. Основу видового богатства здесь формировали хирономиды (23) и олигохеты (11). Среднее число видов в пробе в биоценозе *D. polymorpha* (12±0.38) выше, чем в биоценозе *D. bugensis* (6±0.31).

К постоянным видам макробеспозвоночных (частота встречаемости ≥50%) биоценоза *D. polymorpha* относились 4 вида: *Potamothrix moldaviensis* (Vejdovsky et Mrazek, 1902), *Cryptochironomus obreptans (*Walker, 1856), *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862. Последние два вида также являются постоянными для биоценоза полиморфной дрейссены в оз. Плещеево (Щербина, 2008). В биоценозе с доминированием *Dreissena bugensis* выделены только два постоянных вида олигохет – *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix moldaviensis*.

Таблица 1

Средняя численность (*N*) и биомасса (*B*) дрейссенид в 2005 − 2007 гг.

Вид	2005 г.		2006 г.		2007 г.	
	N, экз./м^2	*B*, г/м^2	*N*, экз./м^2	*B*, г/м^2	*N*, экз./м^2	*B*, г/м^2
Станция 1						
D. bugensis	489±92 167−966	1172±218 205−2292	2473±503 23−4717	1319±4376 145−4715	4226±555 917−6167	3343±293 1541−4723
D. polymorpha	2679±397 883−387	3023±400 1246−472	3187±709 152−7950	2773±299 1729−508	4368±932 1383−11567	2530±238 1787−4240
Станция 2						
D. bugensis	1831±290 467−3667	4944±793 1155−8971	2039±376 67−3350	6953±661 3462−9447	2023±165 1350−2850	5864±407 4017−7993
D. polymorpha	105±36 0−300	428±267 0−364	77±34 17−367	171±68 22−657	115±62 0−617	80±39 0−342
Станция 3						
D. bugensis	363±122 15−443	446±182 108−885	1773±428 20−3483	1174±215 233−2682	3578±329 1767−4783	4693±462 2735−6443
D. polymorpha	2533±226 175−2900	2755±131 2483−3028	4723±1200 313−12800	2882±314 1057−4515	4372±161 3517−5167	2221±108 1923−2948

Примечание. В числителе – среднее значение показателя и ошибка средней, в знаменателе − минимальная и максимальная величина показателя.

В биоценозе с доминированием *Dreissena polymorpha* выше не только видовое богатство, но и видовое разнообразие (табл. 2). Между биоценозами двух видов дрейссенид существуют достоверные отличия ($p < 0.05$) по величине индекса Шеннона.

Таблица 2

Количественные характеристики макрозообентоса биоценозов дрейссенид в 2005 − 2007 гг.

Год	Биоценоз с доминированием	
	D. polymorpha	*D. bugensis*
2005	2347±390 11.1±0.86	802±105 4.7±0.55
2006	2434±234 8.0±0.28	818±152 4.1±0.46
2007	1873±297 7.8±0.50	688±111 3.2±0.17

Примечание. В числителе – численность, экз./м^2; в знаменателе – биомасса, г/м^2.

Несмотря на сходную сезонную динамику численности и биомассы, в 2005 – 2007 гг. количественные показатели макрозообентоса биоценозов при доминировании того или другого вида дрейссенид различались (табл. 3). Наибольшая численность и биомасса бентоса были в биоценозах с преобладанием *D. polymorpha*. Основную часть донных беспозвоночных в них по численности и по биомассе составляли олигохеты.

В биоценозе с доминированием *D. bugensis* олигохеты также формировали значительную долю численности макрозообентоса, но наибольший вклад в биомассу вносили хирономиды (см. табл. 3).

В сообществах обоих видов дрейссенид наибольшая встречаемость отмечена для олигохеты *Potamothrix moldaviensis*. Это связано с тем, что в Рыбинском водохранилище олигохеты *P. moldaviensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri* характеризуются высокой встречаемостью и за пределами биоценозов дрейссенид (Перова, 2004).

Таблица 3

Многолетние изменения основных характеристик макрозообентоса биоценозов дрейссенид

Показатель	Биоценоз *D. polymorpha**	Биоценоз с доминированием	
		D. polymorpha	*D. bugensis*
H_N	3.25±0.12 2.87–3.51	2.66±0.06 2.51–2.77	2.12±0.09 2.02–2.18
H_B	3.14±0.14 2.70–3.46	2.41±0.06 2.29–2.49	1.68±0.08 1.61–1.74
S (в пробе)	25±1.70	12±0.38	6±0.31
N (общая)	17542±3885 5825–29800	2214±178 988–4867	768±71 225–2017
N (хирономиды)	3483±990 1625–7525	400±46 50–1933	175±21 33–417
N (олигохеты)	13171±4006 3850–27300	1271±106 75–3350	461±55 50–1333
B (общая)	60.00±10.95 21.40–82.50	8.92±0.79 2.90–22.50	3.96±0.53 0.91–12.10
B (хирономиды)	43.47±9.03 13.43–63.03	1.72±0.28 0.04–13.88	1.54±0.36 0.04–9.20
B (олигохеты)	10.04±2.31 3.18–18.25	3.77±0.32 0.31–10.98	1.41±0.21 0.17–4.31

Примечание. * 1990 – 1993 гг., данные Г. Х. Щербины, ИБВВ РАН. В числителе – средние, в знаменателе – минимальные и максимальные значения.

В трофической структуре макрозообентоса биоценозов дрейссенид преобладали детритофаги-глотатели за счет значительного развития олигохет. Они составляли > 50% численности и ~ 40% биомассы обоих биоценозов. Это объясняется тем, что дрейссениды осаждают большое количество взвешенного органического вещества в виде фекалий и агглютинатов, составляющих основу питания олигохет (Монаков, 1998). Большое значение (до 19% численности и 44% биомассы) в биоценозах дрейссенид имели фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели (в основном представленные личинками хирономид и некоторыми видами моллюсков). Представители данной трофической группы предпочитают питаться в биоценозе дрейссенид (Львова-Качанова, Извекова, 1973; Монаков, 1998).

ОБСУЖДЕНИЕ

Повышение плотности поселений дрейссенид приводит к увеличению продуктов их жизнедеятельности, которые, оседая на дно, положительно влияют на развитие макрозообентоса, особенно олигохет и хищных беспозвоночных. Преимущество агглютинированных дрейссеной кормов может быть объяснено тем, что, ослизняясь в мантийной полости моллюсков, взвесь обогащается бактериями и становится более усвояемой, благодаря пищеварительному действию экзоферментов мукоцитов моллюска (Львова-Качанова, Извекова, 1973). Например, в 1990 г. в Рыбинском водохранилище, когда плотность друз *Dreissena polymorpha* возросла в 2.3 раза относительно 1980 г., доля олигохет в биоценозе увеличилась в 6.3 раза (Перова, Щербина, 1998). Рост биомассы донных сообществ (более чем на

порядок) был отмечен при вселении *D. polymorpha* в оз. Лукомское (Ляхнович и др., 1983).

При изучении фильтрационной активности двух видов дрейссенид в местах их совместного обитания в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища было высказано предположение, что *D. bugensis* предпочитает более мелкие фракции сестона и лучше усваивает пищу, чем *D. polymorpha* (Пряничникова, Щербина, 2005). Возможно, по этой причине качество продуктов жизнедеятельности дрейссены бугской (агглютинаты и фекалии) менее привлекательно для макробеспозвоночных. Как следствие, в биоценозе *D. bugensis* видовой состав макробеспозвоночных достоверно беднее, а количество макрозообентоса ниже, чем таковые в биоценозе *D. polymorpha.* В Куйбышевском водохранилище биоценозы с доминированием *D. polymorpha* также более благоприятны для других беспозвоночных, чем биоценозы с преобладанием *D. bugensis* (Яковлева, Яковлев, 2011).

Также следует отметить видов-вселенцев, чьи максимальные показатели сопряжены с биоценозом дрейссенид – *Gmelinoides fasciatus* и *Hypania invalida* (Щербина, 2001; Перова, Щербина, 2002; Перова, 2004). Наибольшие встречаемость и биомасса *H. invalida* были отмечены в биоценозе дрейссенид с преобладанием *Dreissena bugensis* (ст. 2), а *Gmelinoides fasciatus* – в биоценозе с преобладанием *Dreissena polymorpha* (ст. 1 и 3). В Куйбышевском водохранилище, наоборот, *Hypania invalida* предпочитает в основном друзы, сформированные *Dreissena polymorpha*, и в меньшей степени – друзы, сформированные *D. bugensis* (Яковлев, Яковлева, 2010). Гипания – пелофил (Иоффе, 1958), максимальное ее обилие зарегистрировано на заиленных песках в биоценозе *D. polymorpha* при численности последней 1550 – 2800 экз./м^2 (Щербина, 2009). По данным Ц. И. Иоффе (1958), два фактора существенно влияют на выбор места обитания полихеты – питание и возможность образовывать трубки-домики. Следовательно, продукты жизнедеятельности дрейссены являются источником пищи и материалом для строительства трубок-домиков.

В целом видовое богатство и обилие макробеспозвоночных в биоценозах полиморфной дрейссены Волжского плёса Рыбинского водохранилища до вселения бугской дрейссены были значительно выше (см. табл. 3). После формирования двувидовых сообществ дрейссенид уменьшилось видовое богатство и количественные показатели основных групп макрозообентоса – олигохет и хирономид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В составе макрозообентоса биоценозов дрейссенид Волжского плеса водохранилища обнаружено 103 таксона беспозвоночных, среди которых наибольшим богатством отличались хирономиды (40 видов и форм). Максимальное видовое богатство и обилие макрозообентоса характерны для биоценоза с преобладанием *Dreissena polymorpha*. При увеличении доли *D. bugensis* эти показатели достоверно снижаются. В макрозообентосе биоценозов обоих видов дрейссенид наибольшую роль играют детритофаги-глотатели, представленные олигохетами с доминирующим видом *Potamothrix moldaviensis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов П. И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек : тез докл. Междунар. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 1993. С. 52 – 53.

Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севастопольской биол. станции. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. Т. 7. С. 127 – 192.

Иоффе Ц. И. Обогащение донной фауны Цымлянского водохранилища // Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства. 1958. Т. 45. С. 272 – 316.

Каратаев А. Ю., *Ляхнович В. П.*, *Афанасьев С. А.*, *Бурлакова Л. Е.*, *Закутский В. П.*, *Ляхов С. М.*, *Мирошниченко М. П.*, *Мороз Т. Г.*, *Некрасова М. Я.*, *Нечваленко С. П.*, *Скальская И. А.*, *Харченко Т. Г.*, *Протасов А. А.* Место вида в биоценозах // Дрейссена : Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М. : Наука, 1994. С. 180 – 195.

Каратаев А. Ю., *Ляхнович В. П.* Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в сообществах макробеспозвоночных и водных экосистемах // Вид и его продуктивность в ареале : материалы 5-го Всесоюз. совещ. / Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Вильнюс, 1988. С. 242 – 244.

Львова-Качанова А. А., *Извекова Э. И.* Осаждение дрейссеной взвеси и использование ее личинками хирономид // Комплексные исследования водохранилищ. М. : Изд-во МГУ, 1973. Вып. 2. С. 130 – 135.

Ляхнович В. П., *Каратаев А. Ю.*, *Митрахович П. А.* Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биол. внутренних вод : Информ. бюл. Л., 1983. № 60. С. 25 – 28.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 254 с.

Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М. : Изд-во Россельхозакадемии, 1998. 318 с.

Перова С. Н. Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ : дис. …. канд. биол. наук. Борок, 2004. 157 с.

Перова С. Н., Щербина Г. Х. Многолетняя динамика структуры донных макробеспозвоночных Горьковского водохранилища // Биол. внутренних вод. 2002. № 1. С. 62 – 65.

Перова С. Н., *Щербина Г. Х.* Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биол. внутренних вод. 1998. № 2. С. 52 – 61.

Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища : дис. … канд. биол. наук. Борок, 2012. 179 с.

Пряничникова Е. Г. Сезонная динамика донных макробеспозвоночных в биоценозе дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных / отв. ред. А. В. Крылов. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 223 – 240.

Пряничникова Е. Г., *Щербина Г. Х.* Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) // Биологические ресурсы пресных вод : беспозвоночные / под ред. И. К. Ривьер. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. С. 278 – 290.

Пряничникова Е. Г., *Тютин А. В.*, *Щербина Г. Х.* Сравнительный анализ структуры сообществ двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в условиях верхневолжских водохранилищ // Биол. внутренних вод. 2011. № 2. С. 57 – 64.

Харченко Т. А. Дрейссена : ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31, № 3. С. 3 – 20.

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 : лекции и материалы докл. I Междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 23 – 43.

Щербина Г. Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биол. внутренних вод. 2001. № 1. С. 63 – 70.

Щербина Г. Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН. 1993. Вып. 69 (72). Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. С. 108 – 144.

Щербина Г. Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов : дис. … д-ра биол. наук. СПб., 2009. 468 с.

Яковлев В. А., *Яковлева А. В.* Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. № 2. С. 97 – 111.

Яковлева А. В., *Яковлев В. А.* Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 3. С. 105 – 117.

Mills L., *Rosenberg G.*, *Spiedle A. P.*, *Ludyanskiy M.*, *Pligin Y.* A review of the Biology and ecology of the Quagga mussel (*Dreissena bugen*sis), a second species of freshwater Dreissenidae introduced to North America // Amer. Zool. 1996. Vol. 36. P. 271 – 286.

Orlova M. I., *Starobogatov Ya. J.*, *Biochino G. I. Dreissena bugensis* Andr. range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea : further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO' 2000 Meeting. Book of Abstracts. Copenhagen, 2000. P. 21 – 29.

Sörensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Krifter. 1948. Bd. 5, № 4. S. 1 – 34.