

УДК(577.23:582.23)(285.33)

Т. В. Головки, В. М. Якушин, Н. И. Тронько

**ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ
БАКТЕРИОПЛАНКТОНА ВЕРХНЕГО УЧАСТКА
КАНЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА
СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ**

В 2002—2004 гг. исследовали особенности функционирования бактериопланктона в верхней части Каневского водохранилища. Показано, что снижение относительно конца 1990-х годов численности планктонных бактерий компенсировалось увеличением их функциональной активности. За истекшие годы произошло уменьшение затрат ассимилированной бактериопланктоном энергии на энергетический обмен, повышение его продуктивности (P/R) и экологической эффективности (G/A).

Ключевые слова: бактериопланктон, скорость размножения, продукция, выедание бактерий, поток энергии.

Структура сообществ микроорганизмов в природе чрезвычайно сложна, а функции бактерий, их составляющих, в процессе конкуренции за субстрат часто перекрывают спектры деятельности друг друга благодаря лабильности пищевого поведения. Поэтому в экологических исследованиях оценка структурно-пространственного разнообразия бактериопланктона, на наш взгляд, должна опираться на классификацию функций, наиболее значимыми из которых являются продуцирование и утилизация бактерий. Кроме того, определение условий изменения репродуктивных и трофодинамических показателей бактериопланктона важно для понимания устойчивости бактериального сообщества, обеспечивающей его существование на определенном количественном и качественном уровне. В силу выше изложенного основное внимание в настоящих исследованиях уделено определению функциональных показателей бактериопланктона Каневского водохранилища на современном этапе его существования.

Материал и методика исследований. Интенсивность продуцирования бактериопланктона и его потребления оценивали по результатам исследований верхнего участка водохранилища летом 2004 г., а также круглогодичных исследований на стационарных станциях в период с 2001 по 2004 г. Для обобщений использованы также ранее полученные данные [5]. Структурные показатели бактериопланктона определяли согласно [13], продукционные по [7] в модификации [2].

© Головки Т. В., Якушин В. М., Тронько Н. И., 2010

Результаты исследований и их обсуждение

Исследуемый участок Каневского водохранилища расположен в пределах 57 км от плотины Киевской ГЭС, характеризуется хорошо выраженным речным режимом и достаточно разветвленной водной системой, включающей основное русло шириной 600—800 м, пойменные водоемы, притоки, рукава, заливы. Карта-схема размещения станций отбора проб приводится по [12] (рис. 1).

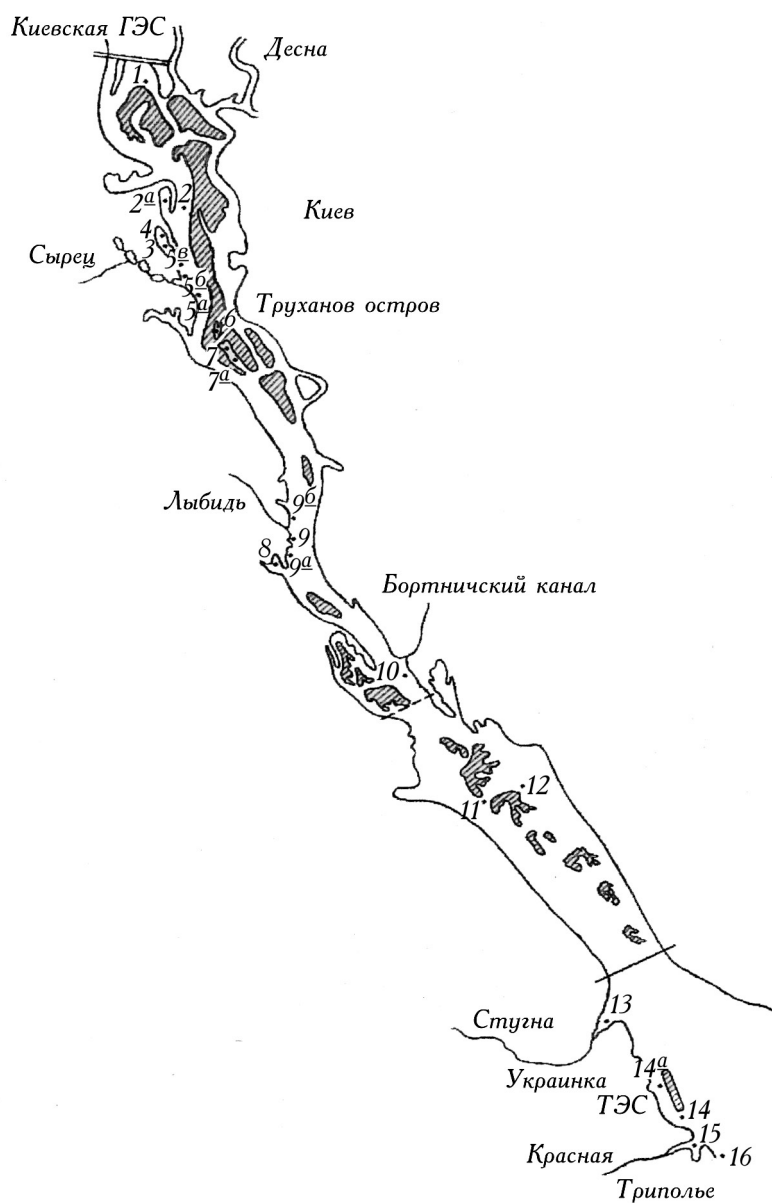
Сезонные изменения уровня воды на исследуемом участке незначительны. Более существенное значение имеют его внутрисуточные колебания, обусловленные попусками воды из Киевского водохранилища [11]. Качество воды исследуемого участка определяется наличием значительного количества объектов — модуляторов экологических возмущений. Основными среди них являются Киевская ГЭС, через которую осуществляются попуски воды из Киевского водохранилища, притоки Десна, Сырец и Лыбедь, протекающие по урбанизированным территориям, а также городские стоки терригенного и сбросного происхождения.

Согласно результатам настоящих исследований, как и по ретроспективным данным [5], величина и интенсивность продуцирования бактериопланктона значительно менялись по годам, сезонам и станциям в силу описанной выше нестабильности экологической ситуации (табл. 1, 2).

Летом 2004 г. продукционные процессы в бактериопланктоне проходили более интенсивно, чем в период летней межени в конце 1990-х годов [5]. Несмотря на существенное снижение за истекшие годы показателей обилия планктонных бактерий, константа скорости их роста увеличилась в 4,5 раза. В этом, на наш взгляд, нашла свое отражение экологическая концепция продуктивности: скорость роста достигает максимума тогда, когда плотность популяции невелика, а субстрат не является лимитирующим фактором [10].

Высокие значения функциональных показателей бактериопланктона в исследованный период могут быть также следствием его естественной сукцессии, связанной с водностью года. Увеличение интенсивности развития планктонных бактерий обычно характерно для лет с повышенной водностью в случае маловодности предшествующего года [15]. В 2004 г. этот показатель находился на высоком для Каневского водохранилища уровне и был существенно выше такового в 2003 г.

Согласно теории экологического оптимума, колебания факторов среды, то есть их астатичность, оказывают благоприятное влияние на физиологическое состояние и энергетику биоты в пределах экологической валентности видов, ее составляющих [9]. Возможно поэтому характерная особенность пространственных изменений продукционных показателей бактериопланктона на исследуемом участке водохранилища, проявлявшаяся в увеличении интенсивности его продуцирования, обусловлена сбросом воды из Киевского водохранилища, терригенным стоком в районе крупного жилищного массива и поступлением воды из р. Лыбеди, испытывающей значительную антропогенную нагрузку. В заливах и пойменных озерах, вследствие



1. Карта-схема Каневского водохранилища.

относительно низкой амплитуды колебания абиотических факторов [5], константа скорости роста планктонных бактерий была существенно ниже таковой на русловых станциях.

По результатам исследований 1997—1998 гг., в Каневском водохранилище в период летней межени была отмечена обратная зависимость между содержанием бактерий и их удельной продукцией. Коэффициент корреляции между этими показателями составлял $-0,63$ и был достоверным при высоком

1. Распределение продукционных показателей бактериопланктона в верхнем участке Каневского водохранилища летом 2004 г.

Станции	$t, ^\circ\text{C}$	$K_{об}$	P	G	$G/(B + P), \%$	$K_{сб}$
1	24,5	0,736	0,61	0,30	22	4,23
2	24,8	0,693	0,67	0,25	22	5,62
5	22,0	1,590	2,28	1,32	50	7,20
5а	24,6	0,729	0,55	0,24	22	3,09
5б	24,0	0,919	0,81	0,64	43	4,14
7	24,8	0,456	1,18	1,05	63	2,55
9а	24,2	1,055	1,12	1,20	58	7,47
9б	24,0	0,430	0,29	0,17	21	5,56
14	22,0	0,282	0,33	0,12	11	2,32
15	24,8	0,286	0,26	0,27	30	6,33
В среднем	23,8	$0,72 \pm 0,40$	$0,81 \pm 0,61$	$0,55 \pm 0,47$	34 ± 18	$4,85 \pm 1,8$

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2: $K_{об}$ — константа скорости роста (сут^{-1}); B — биомасса (мг/л); P — продукция ($\text{мг/л}\cdot\text{сут}^{-1}$); G — выедание бактериопланктона ($\text{мг/л}\cdot\text{сут}^{-1}$); $K_{сб}$ — константа скорости роста сапрофитных бактерий (сут^{-1}).

2. Сезонные изменения величин продукционных показателей бактериопланктона в верхнем участке Каневского (ст. 5б) водохранилища в разные годы

Годы	Сезоны	$t, ^\circ\text{C}$	$K_{об}$	$P(M)$	$K_{сб}$
2002 г.	Зима	1,1	0,11	0,07	-0,06
	Весна	10,3	0,12	0,12	2,60
	Лето	21,6	×	×	3,83
	Осень	9,7	×	×	0,58
	В среднем	10,6	×	×	$2,14 \pm 2,01$
2003 г.	Зима	0,8	0,05	0,03	-0,02
	Весна	10,0	-0,12	(0,09)	1,38
	Лето	21,3	0,34	0,38	2,10
	Осень	9,7	0,27	0,15	0,98
	В среднем	9,7	$0,17 \pm 0,61$	$0,13 \pm 0,17$	$1,24 \pm 1,07$
2004 г.	Зима	0,9	-0,28	(0,13)	0,21
	Весна	8,0	0,44	0,15	0,82
	Лето	18,7	0,64	0,34	4,87
	Осень	8,7	-0,04	(0,02)	-0,19
	В среднем	10,4	$0,27 \pm 0,61$	$0,13 \pm 0,25$	$3,64 \pm 1,89$

П р и м е ч а н и е. × — не определяли; M — отмирание бактерий ($\text{мг/л}\cdot\text{сут}^{-1}$).

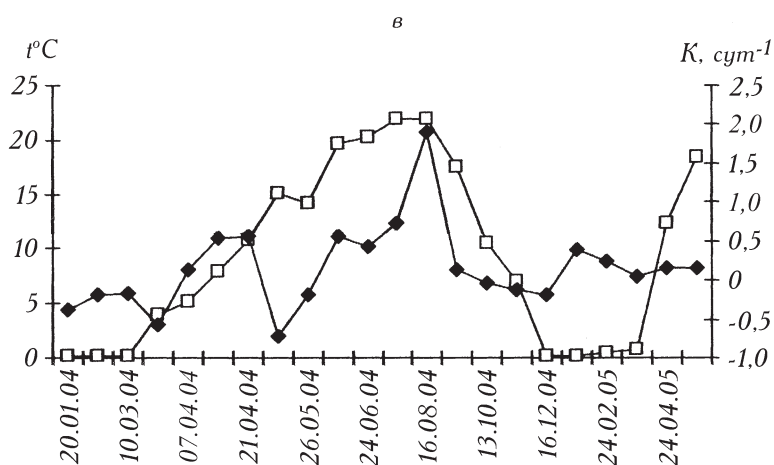
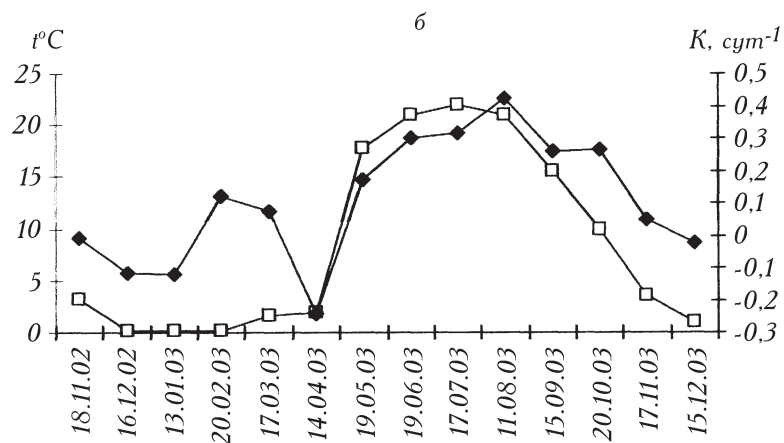
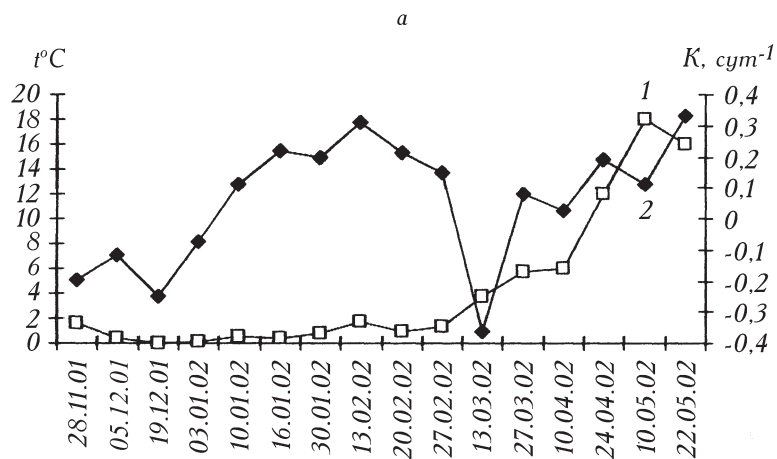
уровне значимости ($p = 0,05$) [5]. Летом 2004 г. данная зависимость была несколько ниже, но также достоверной ($r = -0,55$ при $p = 0,05$). Иными словами, при увеличении биомассы бактерий до некоторой величины интенсивность их размножения падает и наоборот. Опираясь на данный факт можно предположить, что репродуктивная активность бактериопланктона является частью регуляторного механизма его развития, препятствующего возникновению необратимых количественных изменений в бактериальном сообществе водной толщи и поддерживающего его в устойчивом состоянии.

Бактерии, минерализующие биохимически подвижные органические вещества, обладают высокой физиологической активностью, и их продукционные показатели всегда намного выше, чем у бактериопланктона в целом. Поэтому, несмотря на то, что доля сапрофитных бактерий в бактериопланктоне составляет менее 1%, их значение для функционирования последнего весьма существенно. В среднем в верхнем участке Каневского водохранилища константа скорости роста сапрофитных бактерий ($K_{сб}$) летом 2004 г. составила $4,85, \text{сут}^{-1}$, превышая таковую для бактериопланктона в целом в 7 раз (см. табл. 2).

В конце 1990-х годов в районах поступления в верхний участок Каневского водохранилища воды из притоков происходило угнетение интенсивности размножения бактерий, минерализующих биохимически подвижные органические вещества [5], то есть сапрофитные бактерии остро реагировали на неспецифические условия питания. Летом 2004 г. заметного влияния стока рек Сырец и Лыбедь на их физиологическую активность не отмечено. Обилие дождей в период исследований способствовало разбавлению и снижению в воде содержания загрязняющих веществ до уровня, не превышающего экологическую валентность развивающихся здесь сапрофитных бактерий.

Внутригодовая динамика репродуктивной активности бактериопланктона ($K_{об}, \text{сут}^{-1}$), прослеженная в стационарных исследованиях с конца 2001 по начало 2005 г., выглядит следующим образом. В начале зимы сообщество планктонных бактерий находится в неактивном состоянии. В этот период величины константы скорости роста выражаются отрицательными значениями, то есть наблюдается отмирание бактерий (рис. 2).

Начиная с середины февраля (2002 г.) или конца января (2003 г.) происходит активизация функциональной активности бактериопланктона, что подтверждается возрастанием интенсивности его размножения. Увеличение удельной скорости роста бактерий в зимний период наблюдалось также в Киевском и Рыбинском водохранилищах [8,14]. Это можно объяснить тем, что при устойчивом снижении температуры воды до зимних значений в сообществе бактериопланктона ранее доминировавшие мезофильные микроорганизмы уступают по численности психрофильным бактериям, метаболизм которых активизируется в благоприятных для них условиях. С середины марта с повышением температуры и началом половодья наблюдается кратковременное снижение величин константы скорости роста до отрицательных значений в результате новых качественных перестроек в бактериопланктоне. Далее репродуктивная активность бактерий постепенно увеличивается и достигает максимальных значений в августе.



2. Сезонная динамика интенсивности размножения бактериопланктона (на примере станции 56): а — 2001—2002 гг.; б — 2002—2003 гг.; в — 2004—2005 гг. Здесь и на рис. 3: 1 — температура; 2 — константа скорости роста.

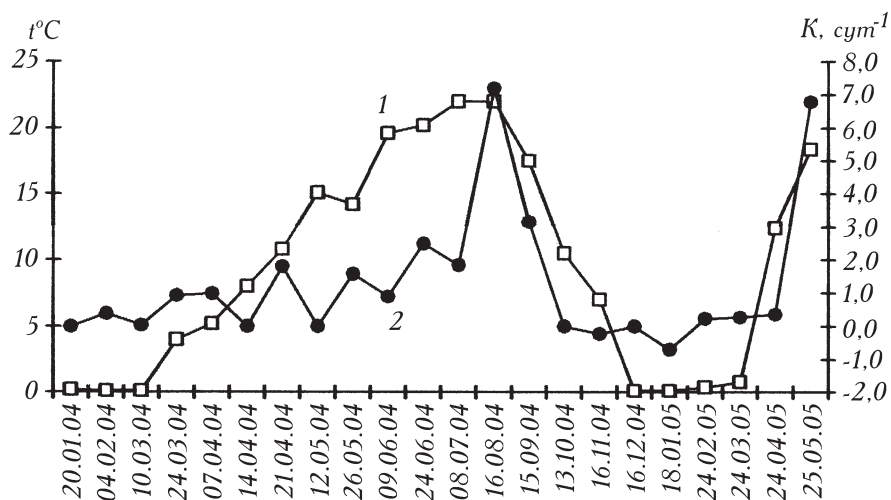
Относительно высокая активность бактерий в зимний период имеет огромное значение. Продолжающиеся бактериальные процессы деструкции и минерализации органического вещества могут определять дефицит кислорода в водохранилище. Температурный режим и ледовая обстановка в начале зимы способствуют адаптации бактериопланктона к низким температурам. Чем раньше наступит ледостав, тем большее влияние в дальнейшем на содержание кислорода будут оказывать бактериальные процессы трансформации органических веществ. Следует отметить, что в конце 2001 и 2002 гг. период открытой воды заканчивался в начале декабря. Зима 2004 г. отличалась полным отсутствием ледостава. В данной ситуации динамика репродуктивной активности бактериопланктона в зимне-весенний период имела иной характер, чем в вышеозначенные годы, находясь в строгом соответствии с температурным фактором (см. рис. 2).

Сапрофитные бактерии, требующие для своего роста более высоких концентраций лабильной органики, очень чувствительны к температуре воды. Именно поэтому скорость их размножения зимой была близкой к нулю или ее значения были отрицательными, то есть в этот период сапрофитные бактерии находились в неактивном состоянии. И только с заметным повышением температуры воды и активизацией развития фитопланктона в апреле их репродуктивная активность начинала быстро увеличиваться, достигая максимальных величин летом при оптимальных температурных условиях и обогащении воды подвижным органическим веществом (рис. 3).

По мнению А. Ф. Алимова [1], одним их важнейших достижений продукционной гидробиологии является определение основных потоков энергии и скорости ее переноса в водных экосистемах, одной из составляющих энергетического баланса которых является поток энергии через бактериальное звено планктона. Важным моментом количественного выражения участия бактериопланктона в этом процессе является определение его утилизации зоопланктоном. Изучение данного вопроса было неотъемлемой частью продукционных исследований и соответствовало месту и времени их проведения.

Летом 2004 г. выедание бактерий зоопланктоном отмечалось на всех станциях, но в разной степени даже в пределах одного сезона, возможно, из-за неоднородности количественного и качественного состава зоопланктона и его кормовой базы. В абсолютном исчислении потребление бактериопланктона в настоящий период мало отличается от такового в конце 1990-х гг., составляя в среднем 0,55 мг/л в сутки (см. табл. 1). В 2002—2004 гг., как и в предыдущие годы [5], выедание бактерий не зависело от их биомассы. Это связано в первую очередь с тем, что запасы бактериальных пищевых ресурсов практически никогда не являются лимитирующим фактором, а кормовая база беспозвоночных в исследуемом участке водохранилища включает в себя достаточное количество доступных в пищевом отношении водорослей [16].

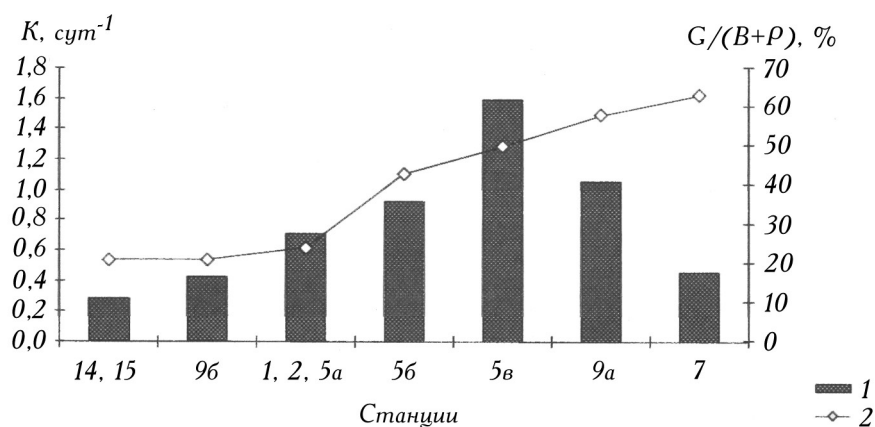
Степень утилизации бактерий оценивали по отношению величины суточного потребления бактерий к сумме их биомассы и продукции — $G/(B + P)$, % [3, 4]. В исследованиях, проведенных нами ранее на Днепровско-Бугском лимане, расчетным путем было показано, что суточное выедание $1/3$



3. Сезонная динамика интенсивности размножения сапрофитных бактерий (на примере станции 56).

биомассы бактериопланктона является оптимальным для нормального функционирования бактериальных популяций в данном водоеме. Существенное уменьшение утилизации бактериопланктона могло привести к его гиперпродукции и уменьшению удельной активности, чрезмерное увеличение — к количественному и качественному обеднению бактериального сообщества [3]. В верхней части Каневского водохранилища в конце 1990-х годов степень утилизации бактериопланктона изменялась в широких пределах и была наименьшей летом, редко достигая в этот период 30%-ного уровня [5]. При этом достоверную корреляционную связь выедания бактерий (G) с константой скорости их роста выявить не удалось. Однако отмечено увеличение степени утилизации бактериопланктона ($G/(B + P)$, %) и снижение его удельной продукции (P/V -коэффициента) относительно средних за сезон значений на станциях, где биомасса бактерий была максимальной. Есть основания полагать, что воздействие биотических факторов на бактериальное сообщество «сверху», регулирующее колебания численности бактериопланктона и повышающее его стабильность, особенно эффективно в тех случаях, когда количественные показатели рассматриваемого трофического звена достигают некоего критического уровня. В 2004 г. потребление бактерий оказывало более существенное влияние на их репродуктивную активность. Корреляция показателя $G/(B + P)$, % с интенсивностью размножения бактериопланктона ($K_{об}$, сут⁻¹) и его удельной продукцией (P/V , сут⁻¹) при высоком уровне значимости ($p = 0,01$) составила соответственно 0,70 и 0,69. При этом снижение репродуктивной активности планктонных бактерий происходило при достижении степени их утилизации 50% (рис. 4).

Из вышеизложенного следует, что прямая зависимость между скоростью размножения бактериопланктона и его потреблением зоопланктоном является общей закономерностью для различных водных экосистем. Однако для каждого водоема существует свой пороговый уровень показателя $G/(B + P)$, при котором зависимость становится обратной.



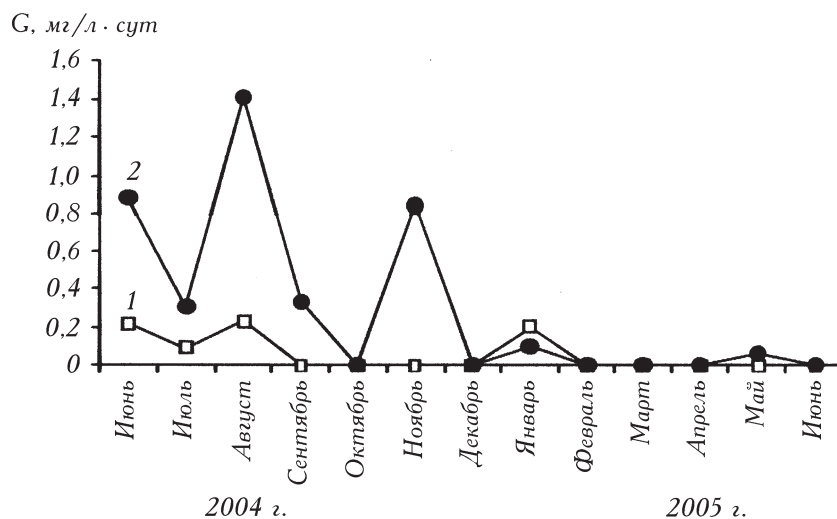
4. Зависимость между удельным выеданием бактерий (2) и интенсивностью их размножения (1).

При сравнительно низкой относительно конца 1990-х годов биомассе планктонных бактерий, активная их утилизация в 2004 г. способствовала интенсификации репродуктивной активности бактериопланктона, препятствуя снижению его содержания до критического уровня, а следовательно, и уменьшению участия во всех протекающих в водоеме процессах. В этом, на наш взгляд, нашла отражение одна общеэкологическая закономерность: утилизация в биоценозе определенного звена, снижая его численность, стимулирует размножение. При этом не только не уменьшается, а может даже увеличиваться его роль в процессах биотического круговорота.

В конце 1990-х годов на станциях, расположенных ниже стока рек Сырец и Лыбедь, потребление бактерий, как правило, увеличивалось от 2 до 15 раз. И только в 3 случаях из 10 было равным или несколько снижалось по сравнению с вышележащими участками [5]. Скорее всего это обусловлено тем, что изменение экологической ситуации под влиянием стока рек превышало адаптационные возможности зоопланктона, не успевающего перестроиться на потребление неспецифических пищевых объектов. В таких условиях водные беспозвоночные из природной смеси избирательно потребляют бактериопланктон, как наиболее массовый вид корма [6, 17, 18].

Летом 2004 г. в ответ на перестройку качественного и количественного соотношения консументов и их пищевых объектов существенное увеличение потребления бактерий наблюдалось на участках водохранилища, испытывающих антропогенное воздействие крупного жилого массива и р. Лыбеди (см. табл. 1). Влияние на водохранилище стока р. Сырец, не зарегистрированное в ходе экспедиционного выезда, выявлено в специальных стационарных исследованиях. Показано, что потребление бактерий в месте поступления воды из данного притока всегда превышало таковое на русловой станции (рис. 5).

Важной экологической характеристикой бактериопланктона является объем (A , ккал/м³·сут) и скорость проходящего через него потока энергии (A/B , сут⁻¹). Первый показатель представляет собой суммарное количество



5. Влияние стока р. Сырец на величину потребления бактериопланктона в водохранилище: 1 — выше р. Сырец; 2 — ниже р. Сырец.

энергии, использованной на конструктивный обмен и дыхание (R , ккал/м³·сут), второй — отношение количества энергии, ассимилированной планктонными бактериями в единицу времени к их биомассе. Результаты продукционных исследований позволили рассчитать величины этих показателей: A — 1,56 ккал/м³·сут, P/A — 52%, R/A — 48%, G/A — 35%, M/A — 20%, A/B — 2,62 сут⁻¹, P/R — 1,1.

Количество энергии, ассимилируемой бактериопланктоном за сутки (A) летом 2004 г. снизилось по сравнению с 1997 г. в 2 раза, с 1998 г. — в 3 раза. При этом удельная скорость потока энергии (A/B) увеличилась от 1,25 в 1997 г. до 2,62 сут⁻¹ — в 2004 г. Использование ассимилированной бактериями энергии на рост (P/A) и дыхание (R/A) летом 2004 г. было достаточно сбалансированным, составляя соответственно 52 и 48%. В это же время года в 1997 и 1998 гг. большая часть аккумулированной бактериями энергии (соответственно 88 и 66%) рассеивалась в процессе дыхания [5]. Доля энергии, переходящей на следующий трофический уровень (G/A), возросла от 16% в 1997 г. до 35% в 2004 г, то есть экологическая эффективность бактериопланктона увеличилась.

Отношение P/R служит прекрасным показателем продуктивности экосистемы, увеличение которой сопровождается возрастанием доли энергии, потраченной на процессы анаболизма, и снижением доли энергии, рассеиваемой в процессе катаболизма [10]. В период 2002—2004 гг. величина P/R была близкой к единице. Поддержание системы на таком уровне возможно только при поступлении энергии извне. Поэтому не случайно величина данного показателя была выше на участках, подверженных действию таких факторов, как поверхностный сток с территорий населенных пунктов и сброс воды через плотину Киевской ГЭС. В данном контексте закономерным яв-

ляется и то, что, по материалам конца 1990-х годов, самые низкие значения P/R зарегистрированы в закрытых водоемах [5]. Сравнение результатов исследований разных лет показало, что отношение P/R в верхней части водохранилища летом в 1997 г. составляло 0,1, в 1998 г. — 0,5, в 2004 г. — 1,1, что указывает на увеличение продуктивности бактериопланктона. Кроме того, при повышении продуктивности экосистем должно наблюдаться упрощение их структуры, сопровождающееся уменьшением вариабельности функциональных характеристик [1]. Коэффициент вариации константы скорости роста при этом в первом случае был равен 200%, во втором — в 3,3 раза ниже, в третьем — в 4,5 раза ниже.

Заключение

Энергетический подход к изучению бактерий в планктонном сообществе верхней части Каневского водохранилища позволяет сделать вывод, что на исследуемом участке скорость потока энергии через бактериопланктон и его экологическая эффективность возросли вдвое по сравнению с концом 1990-х годов.

Увеличение за истекшие годы трат ассимилированной планктонными бактериями энергии на конструктивный обмен и упрощение структуры бактериопланктона свидетельствуют о возросшей его продуктивности. Компенсирование снижения величин структурных показателей бактериопланктона увеличением его репродуктивной активности свидетельствует об активной роли бактериального населения водной толщи в процессах круговорота вещества и энергии в данном водоеме.

**

У 2002—2004 рр. досліджено особливості функціонування бактеріопланктону верхньої частини Канівського водосховища. Показано, що зменшення кількості планктонних бактерій у порівнянні з кінцем 1990-х років компенсувалося збільшенням їх функціональної активності. За минулі роки відбулося зменшення витрат на дихання ассимільованої бактеріопланктоном енергії, підвищення його продуктивності та екологічної ефективності.

**

It was investigated the functional peculiarities of the bacterioplankton in upper part of Kaney reservoir during 2002—2004. In spite of lowering of the total bacteria number last ten years its functional activity was increased. Besides that the spending of the assimilated by them energy for the breath was decreased, but at the same time productivity and ecological efficiency became higher.

**

1. Алимов А.Ф. Некоторые проблемы гидробиологии // Тез. докл. VII съезда Рос. гидробиол. об-ва. — Казань, 1996. — С. 3—5.
2. Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. — М.: Наука, 1975. — 254 с.
3. Головка Т.В. Бактериопланктон Днепровско-Бугского лимана в условиях зарегулированного стока // Гидробиол. журн. — 1995. — Т. 32, № 3. — С. 59—65.

4. Головки Т.В., Гусынская С.А., Небрат А.А. Трофическая роль бактерий в планктонных сообществах Кременчугского водохранилища // Тез. докл. Третьего симп. «Трофические связи и продуктивность водных сообществ», Чита, 28 сент. 1989 г. — Чита, 1989. — С. 23—25.
5. Головки Т.В., Якушин В.М., Тронько Н.И. Бактериопланктон Каневского водохранилища и его продукционные характеристики // Гидробиол. журн. — 2003. — Т. 39, № 4. — С. 58—65.
6. Гутельмахер Б.Л., Фурсенко М.В., Белова М.А. Соотношение размерных фракций в sestone Онежского озера и их роль в питании планктонных ракообразных // Основы изучения пресноводн. экосистем. — Л., 1981. — С. 52—57.
7. Иванов М.В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме // Микробиология. — 1955. — Т. 24, № 1. — С. 79.
8. Киевское водохранилище. Гидрохимия, гидробиология, продуктивность // Под ред. Я. Я. Цееба, Ю. Г. Майстренко. — Киев: Наук. думка, 1972. — 460 с.
9. Кузнецов В.А., Ручин А.В. Влияние астатичности некоторых экологических факторов на функционирование гидробионтов // Тез докл. Междунар. конф. «Проблемы гидроэкологии на рубеже веков», Санкт-Петербург, 23—30 окт. 2000 г. — СПб., 2000. — С. 90—91.
10. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Наука, 1975. — 740 с.
11. Оксик О.П., Тимченко В.М., Давыдов О.А. и др. Состояние экосистемы Киевского участка Каневского водохранилища и пути его регулирования. — Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 1999. — 59 с.
12. Плигин Ю.В. Формирование и современное состояние макрозообентоса Каневского водохранилища // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 5. — С. 45—52.
13. Рогина А.Г. Методы водной микробиологии. — М.;Л.: Наука, 1965. — 364 с.
14. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. — Л.: Наука, 1985. — 295 с.
15. Хороших Л.А. Бактериопланктон литорали водохранилищ // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 211—216.
16. Щербак В.І., Майстрова Н.В. Фітопланктон Київської ділянки Канівського водоймища та чинники, що його визначають. — К.: Ін-т гідробіології НАН України, 2001. — 69 с.
17. Conover R.J. Feeding interaction in the pelagic zone // Rapp et proc.-verb. reum. Coons. int. explor. mer. — 1978. — Vol. 173. — P. 66—76.
18. Okamoto K., Narita T. Seasonal change in size-selective feeding activities of *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus japonicus* on a natural phytoplankton community in Lake Biwa // Verh. Intern. Verling. Theor. und Angew. Limnol. Congr. Kyoto, 25 Aug., 1980. — Stuttgart, 1981. — Vol. 21. Pt. 1. — 600 p.