

УДК 591.1

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИИ *DREISSENA POLYMORPHA* В ОЗЕРНОЙ СИСТЕМЕ, ИСПОЛЬЗУЕМОЙ В КАЧЕСТВЕ ОХЛАДИТЕЛЯ ТЕПЛОВЫХ ЭЛЕКТРОСТАНЦИЙ

А. А. Протасов

Институт гидробиологии НАН Украины, пр. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210 Украина
E-mail: protasov@bigmir.net

Получено 2 марта 2001

Фенотипическое разнообразие популяции *Dreissena polymorpha* в озерной системе, используемой в качестве охладителя тепловых электростанций. Протасов А. А. — На материале многолетних исследований рассмотрены особенности фенотипической структуры популяции *Dreissena polymorpha* Pallas в Конинских озерах (Польша), которые используются как охладительная система двух тепловых электростанций. Установлено существование нескольких фенотипически различающихся субпопуляционных групп.

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha*, фенотипы рисунка раковины, изменчивость, сброс подогретых вод.

The Phenotypic Diversity of *Dreissena polymorpha* Population in Lake System Used as Cooling Water Bodies of Thermal Power Plants. Protasov A. A. — The peculiarities of phenotypic structure of *Dreissena polymorpha* Pallas population in Konin Lakes (Poland) was studied during five year. Lakes are used as cooling water bodies for two thermal power plants. It was found that several subpopulation groups with different phenotypic structure exist.

Key words: *Dreissena polymorpha*, shell pattern phenotypes, variability, cooling water discharge.

Введение

Полиморфизм является одним из важнейших проявлений биотического разнообразия. Седентарные гидробионты вообще (Кауфман, 2000), а *D. polymorpha* Pallas в особенности обладают очень высокой полиморфностью (Биоцино, 1994; Balleau, Hebert, 1993; Soroka, 1997; Hebert et al., 1989). Изменчивость окраски, рисунка раковины дрейссены были исследованы как на больших участках современного ареала, так и в отдельных биотопах (Биоцино, 1994; Protasov, 1997; Протасов, 2000). Рисунок на раковине дрейссены обычно достаточно сложен. Описание и классификация признаков позволили Г. И. Биоцино (1994) выделить несколько основных фенотипов по общему характеру рисунка. Предложенная нами (Протасов, Горпинчук, 1997; Протасов, 2000) система описания характера рисуночного фенотипа основана на учете сочетания 10 «элементарных» признаков рисунка и позволяет описать и классифицировать любые сочетания признаков.

Одним из следствий антропогенного влияния на гидроэкосистемы является нарушение естественных пространственно-временных градиентов факторов. Так, озерная система, где проводилось данное исследование, используется как охладитель двух тепловых электростанций, что существенно изменило их термический режим, характер, интенсивность внутреннего водообмена. С гетерогенностью условий связано и разнообразие биотической структуры популяций, сообществ организмов.

Целью данной работы было определение пространственно-временной неоднородности фенотипической структуры популяции *D. polymorpha* в условиях озерной системы, подверженной значительному техногенному влиянию.

Материал и методы

Объектом исследования стала популяция *D. polymorpha*, обитающая в системе Конинских озер (центральная Польша). Озерная система представляет собой 5 озер общей площадью 13,03 км², водоем первичного охлаждения (ВПО) площадью 0,75 км², соединенные сетью каналов, подводящих охлаждающую воду и отводящих подогретую воду от Конинской (КТЭС) и Патновской (ПТЭС) тепловых электростанций (Zdanowski, 1994). Компенсация расхода воды по каналу в оз. Гопло и

испарения производится по Можеславскому каналу из р. Варта (бассейн р. Одры). Отбор материала проводился с использованием легководолазной техники на 44 станциях в летний период 1996–2000 гг. (рис. 1, табл. 1).

Как видно из таблицы 1 в различных районах озерной системы диапазон температур за период исследований был довольно широк, составляя 14° С (19–33°С). Наибольшие значения температур характерны для сбросного канала, оз. Лихеньского, ВПО, участков Гославского озера. Необычно низкие температуры отмечены в холодное лето 2000 г., они определили нижний уровень диапазона, на 3–5°С ниже обычного.

Всего проведено исследование более 11 тыс. особей моллюсков, то есть в соответствие с предложенной схемой (Протасов, 2000) обработано более 22 тыс. раковин. Расчеты внутривидового разнообразия μ , доли редких морф h , показателя сходства g и критерия идентичности I вычисляли по методике Л. А. Животовского (1982), также использовали показатели сходства I_H и генетического расстояния D_H , рассчитанные по методике П. Хедрика (Hedrick, 1975).

Результаты и обсуждение

Ранее было показано (Протасов, Синицына, 2000), что частоты распределения J- и G-фенотипов связаны обратной корреляцией. Поэтому представляется целесообразным сравнение 2 групп фенотипов (рис. 2): с волнообразным или волнообразным с дуговидным рисунком и дуговидным рисунком, (группы J- и G-фенотипов). Соотношение их частот мы выражаем показателем J/G, который определяется как отношение сумм частот фенотипов CDGJK, CDGJ, CDJ, CDJK к сумме частот G-фенотипов (CDGK, CDG, DG, DGK).

Для отдельных участков озерной системы характерны различные сочетания фенотипов, как это видно на примере усредненных частот фенотипов в некоторых участках системы в 1999 г. (табл. 2). По усредненным значениям частот фенотипов видны различия между большими группами выборок в отдельных водных объектах, но кроме этого имеется и менее масштабная гетерогенность.

Таблица 1. Характеристика станций отбора проб

Table 1. The characteristics of sampling stations

№ станции	Локализация в системе	Температура в период исследования, °С	Глубина отбора проб, м	Примечание
1–3	Водозаборный канал Котнинской ТЭС	19–24	0,5–3,0	Участок минимальных температур
4–9	Водоем первичного охлаждения сбросных вод КТЭС	25–33	0,6–3,0	Станции 4 и 5 разделены переливной плотиной
10, 11	Можеславский канал	19–27	3,0	В канал происходит подкачка из р. Варта и сброс вод из ВПО
12–14	Оз. Патновское	22–29	2,0–3,0	Постоянная проточность за счет сбросных каналов в восточной части озера и водозаборных в западной
15, 16	Сбросной канал КТЭС	29–33	3,0	Зона наибольших температур
17–22	Средняя и южная части оз. Лихеньского, Лихеньско-Патновский канал	26–31	2,0–3,0	Участок с постоянной проточностью
23–26	Северная часть оз. Лихеньского и Петрковицкий канал до насосной станции	20–31	0,5–3,0	Проточный участок при работе насосной Петрковицкого канала
27, 28	Петрковицкий канал после насосной станции	18–30	3,0	При неработающей насосной может частично осушаться
29–36	Оз. Слесинское, оз. Микожинское	20–28 24–27	3,0–5,0 1,0–5,0	При неработающей насосной Петрковицкого канала проточность — от ст. 33 до оз. Патновского
37–42	Оз. Гославское	21–30	3,0–4,0	Система охлаждения Патновской ТЭС
43, 44	Внешние для системы станции	20–25	2,0–3,0	Подпитка системы из р. Варта, выход из системы в канал к оз. Гопло

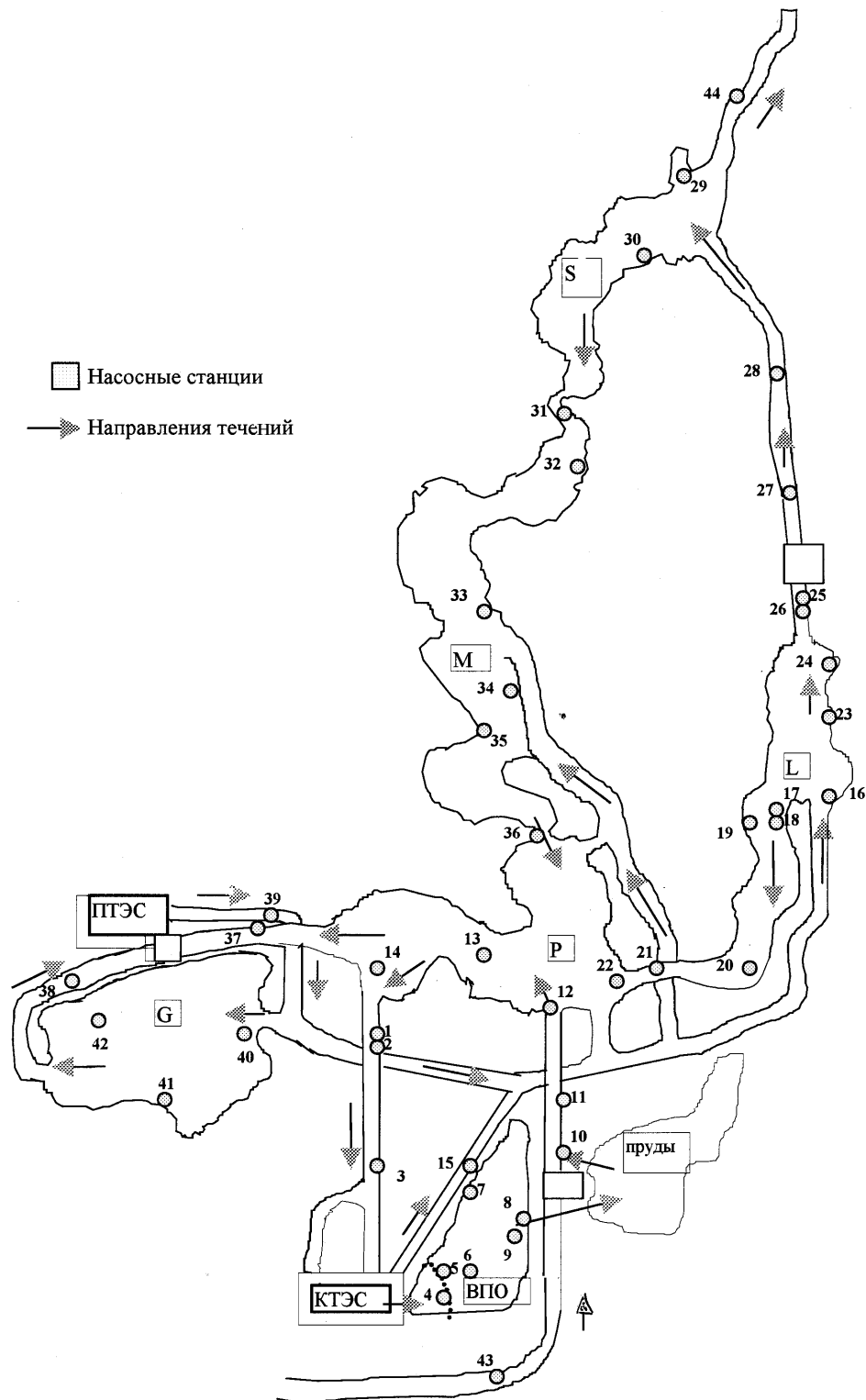


Рис. 1. Схема Конинской системы озер и станций отбора проб (S — оз. Слесинское; M — оз. Микожинское; P — оз. Патновское; G — оз. Гославское; Z — водоем первичного охлаждения сбросных вод).

Fig. 1. The scheme of Konin lake system and sampling station localisation (S — Slesinskie; M — Mikorzinskie; P — Patnowskie; G — Goslawskie; Z — zbiornik).

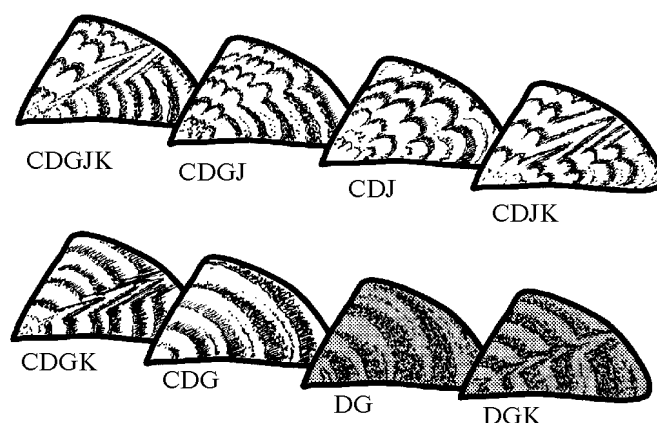


Рис. 2. Доминирующие фенотипы дрейссены в Конинской системе озер.

Fig. 2. Dominant phenotypes of *Dreissena* in Konin lake system.

В период работы двух электростанций и насосных происходит водообмен между всеми элементами водной системы. Вместе с водой перемещаются и личинки дрейссены, которых наблюдают в планктоне с начала весны и до осени (Stanczykowska, Lewandowski, 1993). Внутренний водообмен в данной водной системе характеризуется большой сложностью. Можно выделить несколько основных циркуляций, определяемых работой электростанций и насосных станций на каналах. Круговорот в направлении станций (1–3)–(4–9)–(10–14) включает 2 канала, ВПО и участок Патновского озера. Другая часть воды сбрасывается в отводящий канал и оз. Лихеньское, т. е. охватывает станции (15–16)–(17–20)–(21,22)–(13–14)–(1–3). «Большой» круговорот охватывает, кроме Лихеньского канала, северную часть Лихеньского озера (ст. 23–24), Петровицкий канал (ст. 26–28), озера Слесинское, Микожинское и Патновское (ст. 29–36, 13, 14). При неработающей насосной станции Петровицкого канала часть воды сбрасывается в среднюю часть Микожинского озера, поддерживая круговорот в направлении ст. 35, 36, 13, 14. ПТЭС получает охлаждающую воду из оз. Патновского (ст. 37), а также из Гославского озера, в котором существует своя внутренняя циркуляция.

Расположив станции по направлению тока воды в некоторых участках системы, можно проследить (данные 1999 г.) за изменениями показателей внутрипопуляционного разнообразия μ и числа редких морф h (рис. 3). В районе сброса подогретых вод (ст. 4) показатель μ резко снижается по сравнению со стан-

Таблица 2. Средние частоты фенотипов в отдельных элементах озерной системы в 1999 г.

Table 2. Average frequencies of phenotypes in the separate elements of a lake system in 1999

Фенотип	Водозаборный канал КТЭС	Може-славский канал	Озеро				
			Лихеньское	Слесинское	Микожинское	Патновское	Гославское
CDGJK	0,264	0,363	0,448	0,450	0,527	0,510	0,426
CDGJ	0,118	0,073	0,061	0,057	0,073	0,055	0,110
CDJ	0,000	0,017	0,000	0,002	0,016	0,002	0,010
CDJK	0,000	0,000	0,000	0,007	0,007	0,006	0,003
CDGK	0,119	0,179	0,204	0,187	0,131	0,169	0,140
CDG	0,267	0,258	0,234	0,174	0,159	0,157	0,216
DG	0,152	0,066	0,020	0,042	0,020	0,041	0,029
DGK	0,000	0,000	0,000	0,007	0,001	0,004	0,004
Другие	0,080	0,045	0,034	0,075	0,065	0,056	0,061

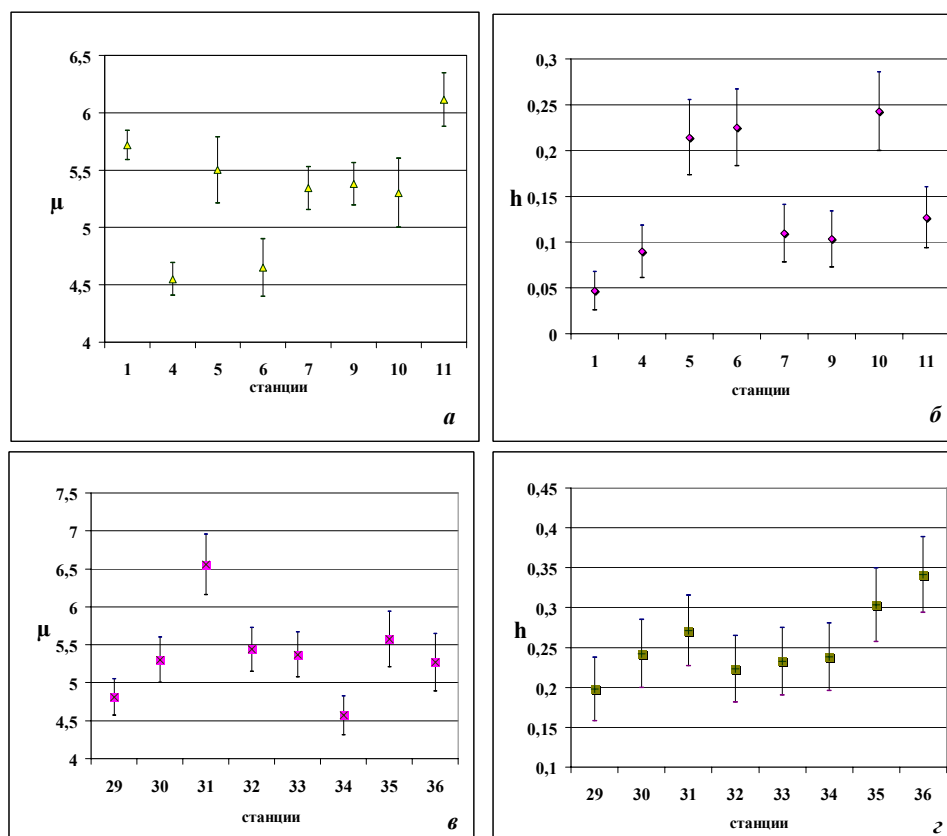


Рис. 3. Внутривидовое разнообразие μ (а, в) и доля редких морф h (б, г) на станциях водозаборного канала, ВПО, в Слесинском и Микожинском озерах.

Fig. 3. Intrapopulation diversity μ (а, в) and rare morpha frequencies h (б, г) at sampling stations of the intake channel, cooling reservoir and in Sliesinskie and Mikorzynskie lakes.

цией 1, здесь ниже частоты фенотипа CDGJK (0,264 против 0,441), и высокая частота фенотипа DG (0,152), в то время как на станции 4 он вообще отсутствовал. Далее в водоеме первичного охлаждения показатель внутривидового разнообразия изменялся от $4,649 \pm 0,251$ до $5,500 \pm 0,287$ без значительных колебаний. Далее, в Можеславском канале (ст. 11) показатель μ повышается до $6,113 \pm 0,233$, здесь опять снижается частота фенотипа CDGJK в целом повышается выровненность, на что указывает снижение показателя h .

Для двух связанных между собой озер Слесинского и Микожинского следует отметить увеличение разнообразия и доли редких морф в проливах между озерами (ст. 31 и 36). На станциях 29 и 30 из J-фенотипов (с волнообразным элементом рисунка) отмечен практически только CDGJK, на станции 31 отмечены все фенотипы и повышается общая выровненность. Для станции 36 (пролив между озерами Микожинским и Патновским) характерно повышение частоты фенотипа CDGJK (0,558), что приводит к уменьшению выровненности и повышению значений показателя h .

Соотношение частот восьми доминирующих фенотипов разнообразно, однако можно выделить 2 крайних варианта — с преобладанием J-фенотипов, при этом — значительном доминировании фенотипа CDGJK и доминировании G-фенотипов, в основном — CDGK, CDG. По данным 1996–1997 гг. типичные распределения J-типа были отмечены в водозаборном канале Патновской ТЭС (ст. 37), при сбросе подогретых вод в оз. Гославское (ст. 38), в оз. Лихеньском (ст. 17). Распределения с

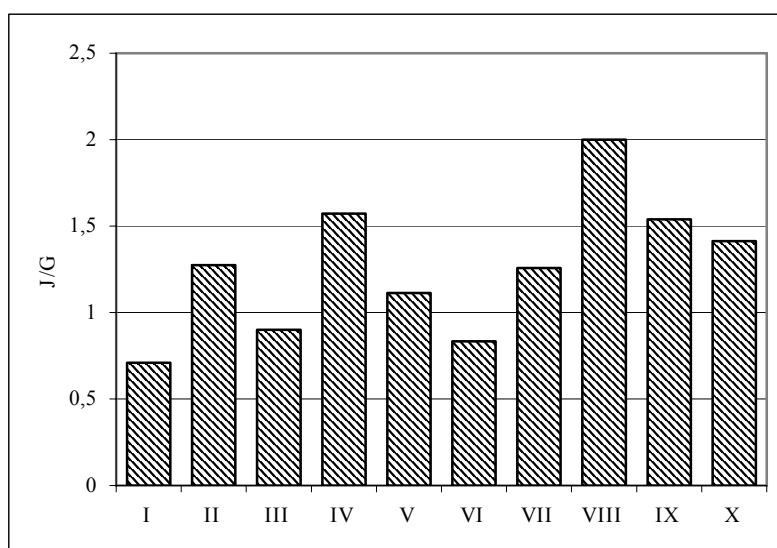


Рис. 4. Значения усредненного показателя J/G для отдельных участков озерной системы: I — водозаборный канал КТЭС; II — ВПО; III — Можеславский канал; IV — Лихеньско-Патновский канал; V — оз. Лихеньское; VI — Петрковицкий канал; VII — оз. Слесинское; VIII — оз. Микожинское; IX — оз. Патновское; X — оз. Гославское.

Fig. 4. Averaged J/G index for separate sites of a lake system: I — intake channel of Konin Power Plant; II — Cooling reservoir; III — Morzeslawski channel; IV — Lichenskie-Patnowskie lake channel; V — Lichenskie lake; VI — Petrkowicki channel; VII — Sliesinskie lake; VIII — Mikorzinskie lake; IX — Patnowskie lake; X — Goslawskie lake.

преобладанием G-фенотипов характерны для водозаборного канала Конинской ТЭС (ст. 1, 2). Приближение к двум крайним типам распределений фенотипов отражает соотношение J/G . Усредненные значения этого показателя по участкам озерной системы различались довольно значительно (рис. 4). При этом обращает на себя внимание переменное преобладание J- или G-форм, т. е. значений J/G больше и меньше 1.

Рассчитанные средние значения соотношения двух основных групп фенотипов с учетом пространственной связи между станциями за счет циркуляции вод показывают определенные закономерности распределения фенотипов (рис. 5). Поскольку мы имеем дело с циркуляциями, то выбор начальной точки, конечно, условен. Однако представляется, что водозаборный канал КТЭС может рассматриваться как наиболее подходящая начальная точка.

Для «Можеславско-Патновского» круга (рис. 5, а) характерно сохранение средних значений J/G на уровне около 1, при этом в каналах и ВПО большее количество значений находится на уровне ниже 1. В «Лихеньско-Патновском» круге (рис. 5, б) при определенном разбросе точек, начиная от выхода Лихеньского канала (ст. 16) средний показатель J/G находится на уровне около 1,5. Участок Патновского озера (ст. 13, 14) не выпадает из общей тенденции, как в предыдущем случае.

При рассмотрении изменений значений J/G в «большом» или «Петрковицко-Слесинско-Микожинском» круге (рис. 5, в) неожиданным оказалось то, что зона G-фенотипов, т. е. значений J/G ниже 1 охватывает северную часть Лихеньского озера (в то время как средняя и южная входит в зону J-фенотипов). Кроме того, в зону фенотипов с преобладанием дуговидного рисунка входит Петрковицкий канал и оз. Слесинское. От пролива между этим озером и оз. Микожинским и до входа в водозаборный канал КТЭС (ст. 14) значения J/G были около 2, т. е. значительно преобладали J-фенотипы. В районе восточного водо-

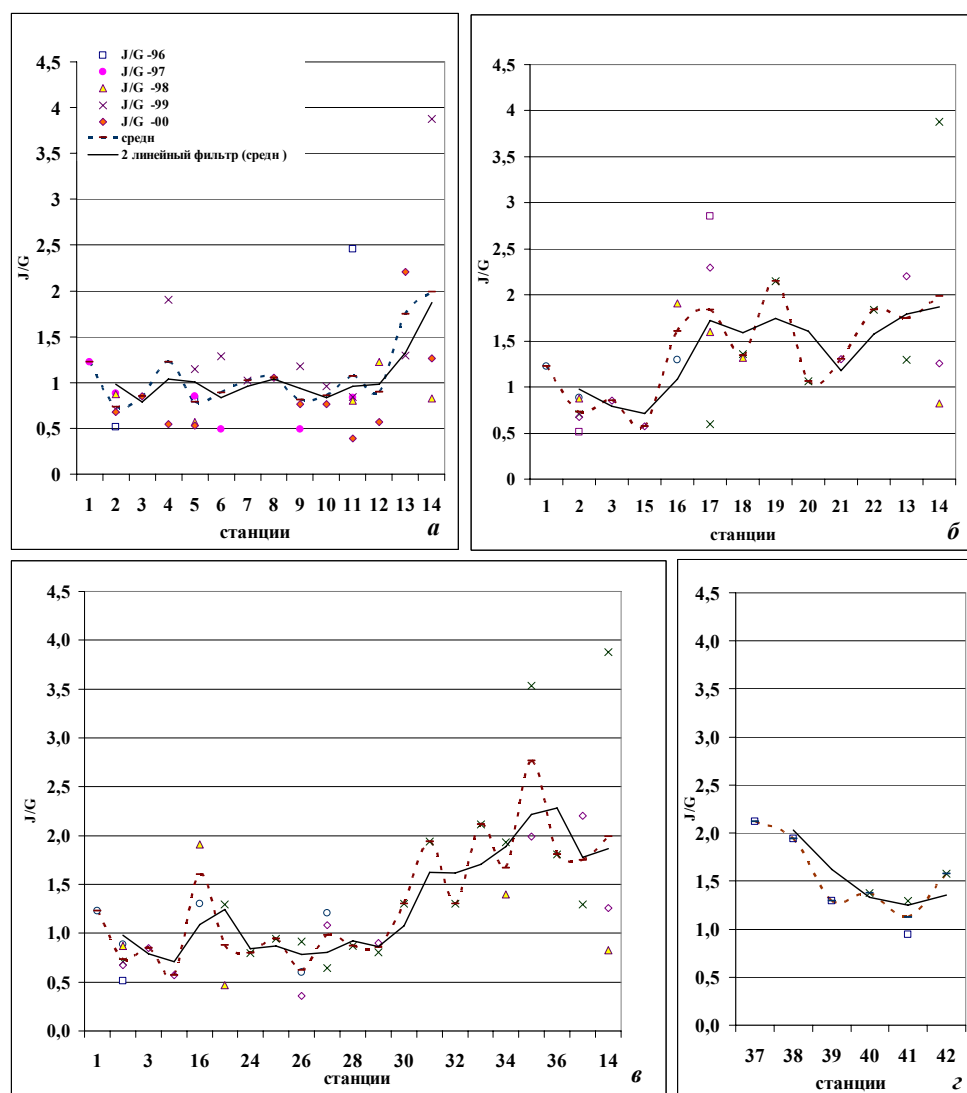


Рис. 5. Изменения показателя J/G на станциях, расположенных по направлению разных циркуляционных потоков (пунктир — средние значения, сплошная линия — скользящая средняя).

Fig. 5. Variation of J/G index at stations located on direction of different circulating streams (dotted line are average values, solid line are slip average).

забора ПТЭС так же, как и на станции 14, значения J/G были более 2 (рис. 5, г). В целом для Гославского озера характерны значения J/G более 1.

Отличия в показателе J/G определяются своеобразием распределения частот фенотипов (рис. 6). Линия соединяет средние для каждого фенотипа значения частот, в свою очередь полученных усреднением значений на станциях за все годы исследования. В соответствии со сходством показателя J/G и локализацией (рис. 1, 5) в первую группу объединены выборки станций 1–12 и 15. Во вторую — станций 23–30, в третью — станций 16–22, в четвертую — 13, 14, 31–36, в пятую — выборки из оз. Гославского. Распределения в отмеченных выше участках имеют характерный вид и могут быть представлены как несколько типов. Наиболее выраженные отличия между этими типами распределений частот в представленности фенотипа CDGJK (видно, что они возрастают от 1-го к 4-му типу) и увеличении частот фенотипов CDG, CDGK, DG в первых двух типах. Следует отметить

также отличия в распределении G-фенотипов в оз. Гославском от остальных типов: здесь преобладал фенотип CDGK, в то время как в других — CDG.

Определение сходства по критерию g (Животовский, 1982) показало, что значимо ($\beta > 0,99$, выделено в таблице 3 жирным шрифтом) отличается от единицы, т. е. достоверно несходны типы распределений 1 и 3, 1 и 4, 2 и 3, 2 и 4, 5 и все остальные.

Показатель сходства по Хедрику (Hedrick, 1975) также указывает на то, что пятый тип отличен от остальных, а третий и четвертый отличны от двух первых (табл. 4).

Можно говорить о достаточно устойчивой картине существования фенотипически различных трех (с двумя вариантами) субпопуляционных групп. Результат сравнения типов интересен еще и тем, что обсуждаемое выше сходство группировок по J/G показателю совсем не предполагало сходного распределения частот фенотипов, поскольку оно рассчитывается как отношение сумм фенотипов. Следует отметить, что показатель J/G составил от 1-го к 5-му типу соответственно 0,860; 0,871; 1,488; 1,786; 1,521.

Анализ условий обитания дрейссены в данной озерной системе не позволяет однозначно выделить какие-то отдельные факторы, определяющие распределение субпопуляционных групп. Третий и четвертый типы распределений частот фенотипов вполне определенно приурочены к зонам постоянного воздействия сбросных подогретых вод. Однако выборки из ВПО, где также постоянно осуществляется сброс подогретых вод принадлежат к первому типу. Очевидно, что термический фактор, наиболее существенный антропогенный фактор в данной системе, играет важную роль отбора, однако сходство состава и распределения фенотипов в зонах, максимально различающихся по температуре (ст. 2, 4, 5), до и после теплообменных агрегатов электростанции не подтверждают однозначность этого вывода. Определенное значение в распределении различных фе-

Таблица 3. Показатель сходства g (выше диагонали) и критерий идентичности I (ниже диагонали) между типами распределения частот фенотипов

Table 3. Similarity index g (above diagonal) and identity criterion I (below diagonal) among types of frequencies distribution of phenotypes

Тип распределения	1	2	3	4	5
1		0,996	0,9885	0,9787	0,9854
2	16,0292		0,9893	0,9843	0,9831
3	41,8405	31,8429		0,9979	0,9889
4	84,4165	51,3147	6,3836		0,9863
5	47,8352	49,8128	28,8045	37,463	

Таблица 4. Показатель сходства I_H (выше диагонали) и генетическое расстояние D_H (ниже диагонали) между пятью типами распределения частот.

Table 4. Similarity index I_H (above diagonal) and genetic distance D_H (below diagonal) among types of frequencies distribution of phenotypes

Тип распределения	1	2	3	4	5
1		0,9918	0,9493	0,9050	0,9491
2	0,0082		0,9690	0,9373	0,9565
3	0,0507	0,0310		0,9913	0,9792
4	0,0950	0,0627	0,0087		0,9657
5	0,0510	0,0435	0,0208	0,0343	

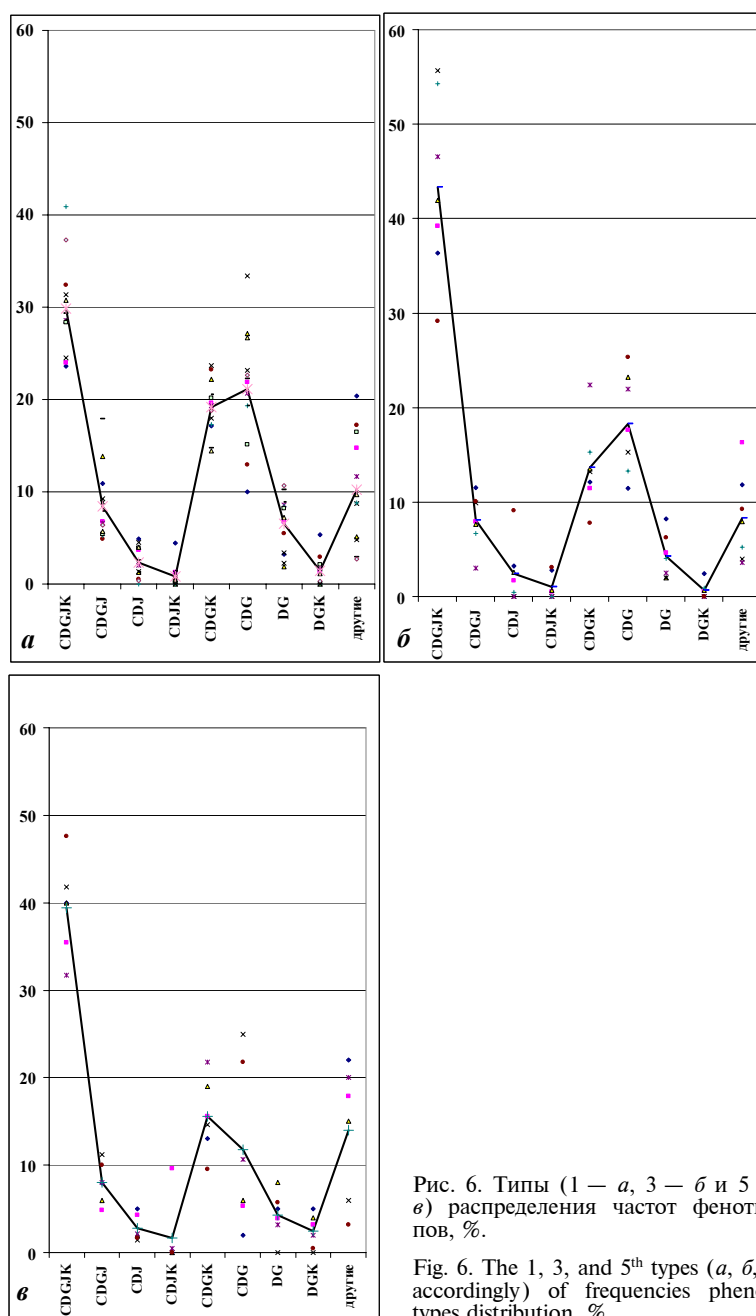


Рис. 6. Типы (1 — а, 3 — б и 5 — в) распределения частот фенотипов, %.

Fig. 6. The 1, 3, and 5th types (а, б, в accordingly) of frequencies phenotypes distribution, %.

нотипов имеет и лотический фактор. Первый и второй типы больше приурочены к условиям каналов, а третий, четвертый и пятый — озер. Очевидно, что существует целый комплекс взаимодействующих факторов, определяющих существование и специфическую локализацию субпопуляционных фенотипических групп. Термический режим определяет периоды размножения, неодинаковые в различных участках системы, время пребывания личинок в планктоне, скорость роста и полового созревания моллюсков. Проточность определяет благоприятные трофические условия, перенос личинок из одной части системы в другую. При этом мы должны констатировать, что водообмен, охватывающий все элементы системы, либо не обеспечивает полного континуума фенотипиче-

ской структуры, либо какие-то факторы (термический, вероятно, в первую очередь) определяют биотопическую селективность фенотипов. Ранее мы уже отмечали (Протасов, Сеницына, 2000), что фенотипические группы имеют достаточно различающиеся структурно-функциональные характеристики. Так, средняя масса особей J-фенотипов составляла $279,5 \pm 43,2$ мг, а G-фенотипов — $417,3 \pm 19,0$ мг.

Обмен планктонными личинками между отдельными частями популяции должен нивелировать различия между ними, тем не менее исследования изменчивости изоферментных систем у дрейссены в одном из литовских озер показали (Запкувене, 1992), что по некоторым локусам обособлены субпопуляционные группы в закрытых заливах озера. Автор делает заключение об ограниченности связей между отдельными акваториями, что приводит к обособлению частей популяции.

На основании данных электрофореза белков было сделано заключение, что популяция дрейссены Конинских озер отличается от популяций других польских озер чрезвычайно высокой изменчивостью (Soroka, 1997). Автор полагает, что это связано в первую очередь с общим повышением температуры воды за счет подогретых сбросов.

Таким образом, техногенные факторы не только способствуют повышению изменчивости, но и, определяя высокую гетерогенность условий, способствуют повышению разнообразия на следующем уровне — уровне субпопуляционных групп.

В связи со значительной локальной изменчивостью возникает вопрос о правомерности заключений, касающихся закономерностей изменения фенотипической структуры в пределах ареала. Анализ имеющегося у нас материала позволил заключить (Протасов, 2000), что показатель J/G выше 1 для северо-западной части европейского ареала и ниже в его южной и северо-американской частях ареала. Усреднение всех данных по Конинским озерам за 5 лет исследований показывают, что J/G составляет 1,20, то есть этим подтверждается выше отмеченное положение о закономерностях распределения фенотипов с дуговидным и волнообразным рисунком. Тем не менее материалы по локальной изменчивости требуют учитывать сходство и различия характера водоемов, проведение исследований внутренней гетерогенности популяций. Так для дрейссены из Можеславского канала (ст. 43) и станции 44 характерна высокая выравненность частот J- и G-фенотипов (для CDGJK — 0,142, CDGK — 0,126, DG — 0,091). При этом, высока частота «прочих», в первую очередь — с мощной ростовой скульптурой. Показатель J/G внешних для озерной системы станций составлял всего 0,430.

Система Конинских озер испытывает значительные антропогенные нагрузки (Zdanowski, 1994), однако популяция дрейссены в целом существует достаточно успешно, в отличие, например, от популяций Мазурских озер, где в связи с сильным эвтрофированием происходит их угнетение (Stanczykowska, Lewandowski, 1993). Можно предположить, что именно высокая степень разнообразия структуры популяции является основой механизма ее устойчивости.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Украины (проекты 2М/1091–97 и 2М/242–99), Комитета научных исследований Польши. Автор выражает глубокую благодарность директору Института рыбного хозяйства в Ольштыне профессору Богуславу Здановскому за оказание помощи в проведении исследований.

Биоцино Г. И. Полиморфизм и географическая изменчивость // Дрейссена полиморфа: систематика, экология, практическое значение. — М. : Наука, 1994. — С. 56–66.

Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. — М. : Наука, 1982. — С. 38–45.

Запкувене Д. Генетическая изменчивость двусторчатого моллюска *D. polymorpha* в водоемах-охладителях и озере-мониторе Дрингис. 3. Генетическая изменчивость 5 изоферментных

- систем у взрослых особей дрейссен в озере-мониторе Дрингис // *Ekologija*. — 1992. — № 1. — С. 24–33.
- Кауфман З. С.* Седентарный образ жизни. — Петрозаводск : Б. и. — 2000. — 42 с.
- Протасов А. А., Горпинчук Е. В.* О фенетической структуре популяций *Dreissena polymorpha* (Pall.) // *Гидробиол. журн.* — 1997. — 33, № 2. — С. 21–32.
- Протасов А. А.* Изменчивость признаков рисунка, скульптуры и формы раковины *D. polymorpha* в европейской и североамериканской частях современного ареала // *Вестн. зоологии*. — 2000. — 34, № 6. — С. 57–64.
- Протасов А. А., Симицына О. О.* Фенотипическая дифференциация субпопуляционных групп дрейссены в условиях гетерогенной водной системы // *Гидробиол. журн.* — 2000. — 36, № 1. — С. 3–14.
- Boileau M., Hebert P.* Genetics of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in populations from the Great Lakes region and Europe // *Zebra mussel. Biology, impact and control*. — Boca Raton : Lewis Publishers, 1993. — P. 227–238.
- Hebert P., Muncaster B., Mackie G.* Ecological end genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1989. — 46. — P. 1587–1591.
- Hedrick P. W.* Genetic similarity and distance: comments and comparisons // *Evolution*. — 1975. — 29. — P. 362–366.
- Protasov A.* The phenotype diversity of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas) populations from Ukraine, Byelorussia and Poland // 7th Intern. Zebra Mussel and Aquatic Nuisance Species Conf. Conf. Proc. (New Orleans, January 28–31, 1997). — New Orleans. — 1997. — P. 139–145.
- Soroka M.* Wpływ różnych warunków środowiska na strukturę genetyczną populacji *Dreissena polymorpha* // Wykorzystanie badań malakologicznych w ekologii i ochronie środowiska. XIII Krajowe seminarium malakologiczne (Swinoujście, 23–25 kwietnia 1997). — Szczecin. — 1997. — S. 77–78.
- Stanczykowska A., Lewandowski K.* Thirty years of studies of *Dreissena polymorpha* ecology in Mazurian Lakes of Northeastern Poland // *Zebra mussel. Biology, impacts and control*. — Boca Raton : Lewis Publ., 1993. — P. 3–39.
- Zdanowski B.* Characteristic of heated Konin Lakes, pollution sources, main results and conclusion // *Arch. Polish Fish.* — 1994. — 2, Fasc. 2. — P. 139–160.