Велигеры дрейссены (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в зоопланктоне озера Плещеево (Ярославская область)

С.М. Жданова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109
zhdanova83@gmail.com

Поступила в редакцию: 23.07.2018

Принята к печати: 15.08.2018

Опубликована онлайн: 17.10.2018

DOI: 10.23859/estr-180723b

УДК 574.583(285.2):591

URL: [http://www.ecosysttrans.com/
publikatsii/detail_page.php?ID=77](http://www.ecosysttrans.com/publikatsii/detail_page.php?ID=77)

ISSN 2619-094X Print

ISSN 2619-0931 Online

По данным наблюдений 2012–2016 гг. на озере Плещеево (Ярославская обл.) проанализированы динамика численности, пространственное распределение и роль велигеров в структуре зоопланктона. Средняя численность личинок в пелагиали водоема в период массового развития (летом) изменялась в широких пределах (0.05–50.7 тыс. экз./м³). Минимальные значения характерны для 2015 г., когда взрослые особи моллюсков практически не размножались. Наибольшая плотность велигеров характерна для сублиторали и пелагиали озера. Велигеры тяготели к верхнему (0–6 м) слою водной толщи. Все перемещения в течение суток планктонные личинки совершали в эпилимнионе, с максимумом в дневное время на глубине 4–6 м, ночью они равномерно распределялись в слое 0–6 м. Летом велигеры составляли в среднем 1–38% численности мирного зоопланктона.

Ключевые слова: озера, меропланктон, велигеры *Dreissena polymorpha*, распределение, динамика численности.

Жданова, С.М., 2018. Велигеры дрейссены (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в зоопланктоне озера Плещеево (Ярославская область). *Трансформация экосистем* 1 (2), 81–91.

Введение

Дрейссены играют структурообразующую роль в водных экосистемах, изменяют донные и пелагические сообщества, участвуют в самоочищении водоемов, служат пищей для многих рыб-бентофагов (Курбатова и Лаптева, 2008; Лазарева и Жданова, 2008; Старобогатов, 1994). Наличие планктонной личинки способствует расселению моллюсков, а также позволяет им использовать дополнительные пищевые ресурсы пелагиали (Старобогатов, 1994). Велигеры, с одной стороны, способны конкурировать за пищу с фильтраторами-микродетритофагами (Лазарева и др., 2015; Телеш и Орлова, 2004), с другой – могут служить пищей для планктонофагов. Понимание

динамики бентосных популяций моллюсков требует знания о численности и распределении их личиночных стадий.

В 80-е годы XX века в озере Плещеево появился моллюск *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 (Жгарева, 1992). Личинки дрейссены были отмечены впервые осенью 1987 г. (Столбунова, 2006) и с тех пор ежегодно встречаются в планктоне озера.

Цель данного исследования – проанализировать пространственное (горизонтальное и вертикальное) распределение, сезонную и межгодовую динамику велигеров рода *Dreissena* в глубоководном озере Плещеево (Ярославская обл.).

Материалы и методы

Озеро Плещеево (N 56°43'–56°48', E 38°43'–38°50') ледникового происхождения имеет правильную овальную форму и площадь 51.5 км². Литоральная зона с глубиной до 3 м занимает 21.2% акватории, наибольшая глубина 24 м. С конца мая и до середины сентября наблюдается прямая термическая стратификация водной массы озера, в середине весны и осени – гомотермия. В озеро впадает больше 15 притоков, главным из которых является река Трубеж, вытекает река Вёкса. Период водообмена – 5.65 лет, коэффициент условного водообмена – 0.18 год⁻¹, общая минерализация – 300 мг/л (Буторин и Скляренко, 1989). Водоем характеризуется как мезотрофный с элементами эвтрофии (Буторин и Скляренко, 1989).

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в ходе комплексных исследований озера Плещеево (2012–2016 гг.). Зоопланктон изучали в литорали (глубина 1.5 м), сублиторали (глубина 4–8 м) и пелагиали (глубина 14–24 м) по трем полуразрезам: I – участок-полуразрез, направленный от устья р. Трубеж, II – участок-полуразрез, направленный от музея-усадьбы «Ботик Петра I», и III – участок-полуразрез, направленный от истока р. Вёкса, а также в сублиторали в районе Водозабора. Схема отбора проб приведена в работе Пряничниковой и Цветкова (2018). Зоопланктон собирали с помощью планктобатов Дьяченко-Кожевникова объемом 5 л (2012–2013 гг.) и Ван-Дорна объемом 4.2 л (2014–2016 гг.) по горизонтам (по два подъема) через 1 м (на станциях с глубинами 3–4 м) или через 2–4 м (на станциях с глубинами более 4 м)

с последующей фильтрацией через планктонное сито (размер ячеек 64 мкм). На мелководных станциях (глубина <1.5 м) планктон собирали мерным ведром, профильтровывая 50 л воды через планктонное сито (размер ячеек 64 мкм). Исследование суточного вертикального распределения зоопланктона проводили 06–07 августа 2013 г. на глубоководной станции по горизонтам 0, 1, 2, 4, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 16, 18, 20, 22 м через каждые три часа. Пробы фиксировали 4% формалином. Камеральную обработку проб проводили по общепринятой в гидробиологии методике (Винберг и Лаврентьева, 1984). Велигеры изучали в составе проб зоопланктона. Для оценки размерной структуры планктонных личинок измеряли их общую длину раковины с помощью окуляр-микрометра под микроскопом МС-1.

Для анализа трофической структуры представителей зоопланктона распределяли по трофическим группам с учетом способа захвата пищи: мирные кладоцеры, копеподы и коловратки, всеядные копеподы и коловратки, хищные кладоцеры, велигеры дрейссены (Лазарева и др., 2015).

Зависимость между различными показателями оценивали с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена. Для сравнения длины раковины планктонных личинок в разные сезоны года и на разных глубинах использовали непараметрический критерий Манна – Уитни.

Концентрацию растворенного в воде кислорода, электропроводность и температуру воды измеряли портативным прибором YSI-85 (YSI, Inc., USA).

Год	Зона	Глубина, м	n	Численность, тыс. экз./м ³				
				Май	Июнь	Июль	Сентябрь	Октябрь
2014	Литораль	1	3	0	6.70±2.01 2.70–9.00	11.92±5.35 3.75–22.00	1.07±0.07 0.96–1.20	0
	Сублитораль	4–8	3–5	<0.01	7.48±2.45 11.25–15.00	35.77±7.89 24.00–58.13	1.80±1.09 0.01–5.00	0
	Пелагиаль	14–24	5–6	0	3.53±0.32 2.16–4.30	6.40±1.38 3.18–13.92	1.53±0.67 0.25–4.61	0
2015	Литораль	1	3	0	0.83±0.44 0.00–1.50	0	0.10±0.06 0.13–0.25	0
	Сублитораль	3–9	1–4	0	6.00	0	0.90	0
	Пелагиаль	14–24	4–6	0	0.04±0.04 0.00–0.16	0.05±0.05 0.00–0.22	0.74±0.41 0.04–1.48	<0.01

Таблица 1. Численность велигеров *Dreissena* в оз. Плещеево в 2014–2015 гг.

Примечание: над чертой среднее ± ошибка среднего, под чертой минимум–максимум.

Результаты

Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены

В 2014 и 2015 гг. прослежены сезонные изменения численности личинок дрейссены. Однако большой промежуток времени между взятиями проб (один месяц и отсутствие наблюдений в августе) позволяет отметить только тенденции изменений в течение вегетационного периода.

В конце апреля – начале мая велигеры отсутствовали на основной акватории озера (Рис. 1, Табл. 1). Только в мае 2014 г. они были зафиксированы в сублиторали в районе впадения р. Трубеж (менее 0.1 тыс. экз./м³) при температуре воды 6–7 °С. На других участках озера велигеры обычно появлялись в начале июня в количестве 0.2–15.0 тыс. экз./м³ при температуре воды

(в слое 0–8 м) 10–21 °С. В 2014 г. в литорали и сублиторали максимум численности велигеров (до 58.1 тыс. экз./м³) регистрировали в июле при температуре воды 17–23 °С. В сентябре последовало снижение количества велигеров, и в октябре при температуре воды 10 °С на этих участках водоема личинки отсутствовали (Рис. 1, Табл. 1). В пелагиали с июня по сентябрь концентрация велигеров сохранялась примерно на одном уровне (3.2–4.6 тыс. экз./м³).

В 2015 г. в литорали и сублиторали отмечен один подъем численности планктонных личинок в июне (до 6.0 тыс. экз./м³) при температуре 17–19 °С (Рис. 1, Табл. 1). В июле на данных участках озера велигеры отсутствовали в пробах зоопланктона (температура воды 19 °С), в сентябре их концентрация несколько возрастала (0.1–0.9 тыс. экз./м³). В пелагиали личинки отмечены с июня по октябрь в незначительном количестве (до 1.5 тыс. экз./м³) с небольшим подъемом в сентябре (Рис. 1, Табл. 1).

Численность велигеров сильно варьировала год от года. Высокие значения были отмечены в годы после вселения моллюска (1988–1996 гг.) и в 2012–2013 гг. (Табл. 2). Начиная с 2014 г. летняя численность личинок дрейссены значительно снизилась (в 10–1000 раз), минимальные значения характерны для 2015 г.

Горизонтальное распределение велигеров дрейссены

В озере Плещеево велигеры дрейссены встречены на всей акватории. Максимальная концентрация личинок чаще наблюдалась в сублиторали на глубинах 4 м (Табл. 1, 3), в отдельные годы – в пелагиали в летний период (Табл. 2). В июне и июле 2014 г. южная сублитораль озера (участки I, II) более богата велигерами по сравнению с северной (участок III). В сентябре концентрация личинок, напротив, была выше на северных участках (Табл. 3).

Вертикальное распределение численности велигеров

Личинки дрейссены концентрировались в эпилимнионе: в июне–июле разных лет – в слое 0–10 м, в сентябре – в слое 0–12 м. В 2014–2015 гг. в придонных горизонтах велигеры отмечены в сентябре (Рис. 2).

В течение суток личинки осуществляли перемещения в пределах эпилимниона (Рис. 3). Вертикальное распределение температуры и содержания кислорода в воде 6.08.2013 г. приведены в работе Ждановой (2018). В дневные часы (9.00–18.00) велигеры преобладали в слое воды 2–6 м с максимумом на 4–6 м. На закате (21.00)

Рис. 1. Сезонная динамика численности велигеров р. *Dreissena* на разных участках оз. Плещеево в 2014–2015 гг. **А** – литораль участка I, **Б** – сублитораль (станция 1), **С** – пелагиаль (средняя на столб воды).
Примечание: 1 – 2014 г., 2 – 2015 г.

Дата	Численность, тыс. экз./м ³			
	Глубоководная зона (22–23 м)	Сублитораль (ст. 1)	Литораль участка I	Литораль участка III
27.07.1989*	36.2 (80)	<1	<1	<1
29.07.1996*	12.2 (115)	77.5 (176)	16	5
29.07.2004*	5.5	10.5	–	2.0
27.07.2012	50.7±0.6 (104.1)	–	–	–
07.08.2013	12.2±0.2 (84.2)	16.5±1.7 (20.0)	0.3	30.0
27.07.2014	3.2±1.3 (10)	24.0	10.0	16.4
16.07.2015	0.07±0.07 (1.7)	0.0	0.0	0.0
29.07.2016	4.0±2.1 (19.6)	0.2	1.9	1.2

Таблица 2. Межгодовые изменения численности велигеров оз. Плещеево в летний период.

Примечание. Значения указаны в виде среднее ± ошибка среднего, в скобках приводится максимум на отдельных горизонтах; «–» – данные отсутствуют; * – данные приведены по работам Столбуновой (2008) и Столбуновой и др. (2013).

личинки дрейссены поднимались в поверхностный горизонт (0–1 м). В темное время суток они распределялись равномерно в эпилимнионе в слое 0–6 м. Относительно высокая плотность велигеров у поверхности сохранялась до утра.

Размерная структура личинок дрейссены

В 2014 г. размеры планктонных личинок в пелагиали озера варьировали от 75 до 250 мкм. В начале июня средняя длина раковины составила 120±3 мкм, наиболее часто встречались особи с размерами 75–100 мкм (48%). В середине июля также преобладали велигеры с размерами 75–100 мкм (85%), при средней длине раковины 98±3 мкм. В середине сентября размеры планктонных личинок возросли и составили в среднем 150±3 мкм, чаще встречались особи с длиной раковины 125–150 мкм (55%). Различия размеров велигеров в разные месяцы достоверны ($p \leq 0.05$).

Вертикальное распределение размеров личинок дрейссены

В августе 2013 г. длина раковины велигеров изменялась от 100 до 250 мкм. Наибольшие размеры планктонных личинок характерны для глубины 8 м, наименьшие – для 6 м (Табл. 4). Различия размеров велигеров на разных глубинах достоверны ($p \leq 0.05$). В слое 2–6 м преобладали особи с длиной раковины 125–150 мкм (46–67%), на 8 м – 175–200 мкм (63%). Оценку измерений велигеров, населяющих другие горизонты, не проводили из-за их низкой численности (Рис. 3).

Роль велигеров в зоопланктоне озера

В разные годы доля велигеров в зоопланктоне озера неодинакова. В пелагиали летом 2012 и 2013 г. их вклад в общую численность зоопланктона на отдельных горизонтах мог достигать 52 и 55% от численности фильтраторов, в последующие годы максимальная доля велигеров была ниже (Табл. 5, Рис. 4). С повышением плотности личинок дрейссены в эпилимнионе глубоководной части озера в летний период наблюдалось снижение численности коловраток-фильтраторов ($r = -0.38$, $p \leq 0.05$), а в литорали, напротив, их обилия были связаны положительно ($r = 0.70$, $p \leq 0.05$). Значимые зависимости количества других групп планктонных фильтраторов и велигеров не выявлены ($p > 0.05$).

Обсуждение результатов

Время пребывания личинок в планктоне и пики их численности связаны с нерестом взрослых моллюсков, обусловленным влиянием колебаний температуры на глубине обитания (Гусева, 2009; Borcharding, 1991). У каждого водоема может быть свой уникальный сезонный характер численности личинок дрейссены (Sprung, 1993). В озерах и водохранилищах наблюдаются два–три (Громова и Протасов, 2016; Lewandowski, 1999; Nichols, 1996), один пик или вообще никаких пиков (Lewandowski and Ejsmont-Karabin, 1983) обилия велигеров.

Обычно личинки появляются в планктоне при температуре воды 12–17 °С (Старобогатов,

Участок	Глубина, м	Численность, тыс. экз./м ³		
		Июнь	Июль	Сентябрь
I	1	9.00	10.00	0.96
	4	14.06	58.13	1.00
	8	0.750	1.50	–
	14–15	3.12	13.93	0.27
II	1	8.40	22.00	1.20
	4	13.13	35.63	1.13
	8	1.90	11.00	–
	14–15	3.75	4.14	1.91
III	1	2.70	16.40	1.05
	4	11.25	25.31	5.00
	14–15	3.79	5.94	1.41

Таблица 3. Численность велигеров *Dreissena* на разных участках оз. Плещеево в июле 2014 г.

Примечание: I – участок-полуразрез, направленный от устья р. Трубеж; II – участок-полуразрез, направленный от музея-усадьбы «Ботик Петра I»; III – участок-полуразрез, направленный от истока р. Вёкса.

1994), оптимальная температура для их развития составляет 18 °C (Sprung, 1987), что совпадает с нашими и ранее проведенными наблюдениями на озере Плещеево (Столбунова, 2008; Столбунова и др., 2013). В планктоне озера велигеры дрейссены обычно присутствовали с начала июня (единично в мае) до октября, пики численности приходились на июль–август, как и в водохранилищах реки Волги (Лазарева и др., 2014; Соколова, 2015; Столбунова, 2013). Присутствие мелких (D-форма) личинок (75–100 мкм) в планктоне озера с начала июня до начала сентября свидетельствует о том, что нерест дрейссены происходит в течение всего лета и заканчивается с наступлением осени. Подобное описано и для озера Лукомльское (Старобогатов, 1994). В озере Плещеево в начале июня регистрировались как D-образные велигеры, так и великонхи (велигеры с макушкой). Известно, что длительность развития от D-образного велигера до великонха при температуре выше 15 °C составляет 6–10 дней (Львова, 1980), следовательно, дрейссена могла начать нерест в конце мая. В середине июля 2014 г. возрастала и численность личинок дрейссены, и доля мелких велигеров,

что свидетельствовало о массовом нересте моллюсков.

В разных водоемах для планктонных личинок дрейссенид характерны заметные межгодовые вариации численности (Гусева, 2009; Лазарева и др., 2014, 2015; Соколова, 2015; Lewandowski, 2001). Изменения обилия велигеров могут быть обусловлены изменениями плотности материнских популяций (Лазарева и др., 2014, 2015), различием в температурном режиме водоема и связанным с ним репродуктивным циклом дрейссены (Гусева, 2009; Львова, 1980; Borchherding, 1991; Lewandowski, 2001; Lucy, 2006). В озере Плещеево в июне 2015 г. наблюдали один подъем численности велигеров в литорали и сублиторали, в пелагиали выраженные пики отсутствовали. Низкие значения численности личинок и их необычная динамика в этот год, вероятно, обусловлены нарушением репродуктивного цикла моллюсков из-за климатических особенностей года (Пряничникова и Цветков, 2018).

Велигеры дрейссены встречались как в сублиторали, так и в пелагиали и литорали озера Плещеево, что характерно и для других водоемов

Глубина, м	Длина раковины, мкм
2	164±8 (n=122)
4	153±3 (n=421)
6	137±2 (n=217)
8	174±3 (n=40)

Таблица 4. Размеры велигеров на различных горизонтах в глубоководной части озера Плещеево в августе 2013 г.

Примечание: данные представлены в виде среднее ± ошибка среднего; n – число измерений.

Рис. 2. Вертикальное распределение численности велигеров в глубоководной части озера Пleshчеёво в различные месяцы 2014–2015 гг.: **А** – июнь 2014 г., **В** – июль 2014 г., **С** – сентябрь 2014 г., **Д** – июнь 2015 г., **Е** – июль 2015 г., **Ф** – сентябрь 2015 г.

(Гусева, 2009; Семенова, 2008; Соколова, 2015; Lewandowski, 2001). Сезонная динамика численности планктонных личинок может отличаться в отдельных частях водоема (Nalepa and Schloesser, 1993), что, вероятно, связано с различиями во времени нереста у локальных поселений. В озере Пleshчеёво в 2014–2015 гг. в литорали и сублиторали пики численности велигеров были более выражены по сравнению с пелагиалью. В озере взрослые моллюски распространены до глубины 15 м, наиболее плотные поселения дрейссены характерны для глубин 4–9 м (Пряничникова и Цвет-

ков, 2018; Щербина, 2008), поэтому именно на этих участках чаще всего наблюдали высокие значения численности личинок. Южная сублитораль более богата велигерами в летний период, что хорошо согласуется с данными по плотности взрослых моллюсков (Пряничникова и Цветков, 2018). Скопления личинок дрейссены в эпилимнионе над глубинами 20–23 м связаны с их пассивным перемещением по акватории водоема ветровыми и градиентными течениями. К. Левандовский (Lewandowski, 2001) также показал, что обилие планктонных личинок в литорали более varia-

Рис. 3. Суточное вертикальное распределение велигеров дрейссенид в оз. Пleshчеево (6–7 августа 2013 г.)

бельно по сравнению с пелагиалью. Это связано, с одной стороны, с присутствием нерестящихся моллюсков, с другой стороны – с наличием субстратов для оседания. Также в большинстве озер площадь литорали меньше площади пелагиали (Lewandowski, 2001). В водохранилищах Верхней Волги высокая численность велигеров характерна для глубоководных участков над затопленным руслом Волги и крупных ее притоков (Лазарева и др., 2014).

Распределение личинок дрейссенид в планктоне зависит от глубины, размеров тела и времени суток (Каратаев, 1981). Известно, что в водоемах, для которых характерна термическая стратификация, велигеры концентрируются в эпилимнионе (Lewandowski, 2001). Подобное отмечено и для озера Плещеево, где в верхнем слое воды созданы благоприятные условия для существования личинок дрейссены. В Ивановском и Рыбинском водохранилищах наблюдали сходную картину вертикального распределения велигеров дрейссенид, где основная часть личинок концентрировалась в слое 0–5 м (Лазарева и др., 2014).

Данные о суточном вертикальном распределении велигеров дрейссенид немногочисленны (Каратаев, 1981; Столбунова, 2008, 2013; Walz, 1973). В Ивановском водохранилище, Лукомльском и Боденском озерах выявлено, что в ночное время максимальная плотность личинок характерна для поверхностного (0–2 м) слоя воды. В озере Плещеево картина суточного вертикального распределения несколько отличалась от описанной выше. Так, в озере ночью плотность велигеров была равномерно распределена в слое 0–6 м.

Личинки моллюсков могут играть важную роль в планктонном сообществе в период их массового развития (в июле–августе), тогда как в другое время их доля в сообществе невелика

(Лазарева и др., 2014, 2015; Столбунова, 2013). Так, в Рыбинском водохранилище летом велигеры вносили заметный вклад (12–25%) в численность мирного зоопланктона (Лазарева и др., 2014). В других водохранилищах Верхней Волги их доля в общей численности фильтраторов не превышала 10%. В июле–августе в озере Лукомльское вклад велигеров дрейссенид в общую численность зоопланктона достигал 70% (Каратаев, 1981). В оз. Плещеево в 1992 и 1996 гг. при высокой плотности велигеров дрейссены, их доля в общей численности зоопланктона достигала 33% (Столбунова и др., 2013). В период исследований 2012–2016 гг. максимальный вклад личинок дрейссены в общую численность зоопланктона и в численность фильтраторов отмечен при их высокой концентрации в 2012 и 2013 гг. В последующие годы максимальная доля велигеров была значительно ниже.

Появление велигеров дрейссенид может изменять структуру зоопланктона. Например, возможно снижение численности планктонных фильтраторов и их продукции (Бурлакова, 1998). По данным Столбуновой и др. (2013), с появлением личинок дрейссены в озере Плещеево (1989–1996 гг.) наметилась тенденция к снижению средней за летний период численности зоопланктона и коловраток относительно периода до вселения моллюска (1979–1985 гг.). Летом в 2012–2016 гг. в эпилимнионе глубоководной части численность велигеров и коловраток-фильтраторов связаны отрицательно, тогда как в литорали, напротив, положительно. В Рыбинском водохранилище регистрировали положительную связь численности коловраток с обилием велигеров (Лазарева и Жданова, 2008). Сопоставление рационов коловраток и велигеров показало, что личинки дрейссенид не могут конкурировать с планктонными коловрат-

Рис. 4. Трофическая структура зоопланктона в глубоководной части оз. Плещеево в летний период 2013–2015 гг.: **А** – август 2013 г., **В** – июль 2014 г., **С** – июль 2015 г. Цифрами обозначены компоненты зоопланктона: 1 – велигеры, 2 – мирные коловратки, 3 – мирные кладоцеры, 4 – мирные копеподы, 5 – всеядные коловратки, 6 – хищные кладоцеры, 7 – всеядные и хищные копеподы.

Зона	Дата	%N _{vel}	%N _{vel-filtr}	%N _{rot-filtr}	%N _{clad-filtr}	%N _{cop-filtr}
Глубоководная	27.07.2012	36±2 (52)	38±2(55)	7±2 (9)	25±10 (36)	19±1 (20)
	07.08.2013	10±1 (40)	13±1 (47)	23±6 (74)	36±6 (67)	24±5 (75)
	27.07.2014	2±1 (7)	2±1 (8)	27±6 (62)	36±8 (76)	30±5 (61)
	16.07.2015	<1	<1	56±4 (75)	26±3 (48)	13±3 (29)
	29.07.2016	5±2 (22)	6±3 (24)	8±2 (24)	52±7 (89)	31±6 (61)
Сублитораль	07.08.2013	15±6 (27)	18±8 (32)	5±1 (6)	21±4 (26)	55±10 (72)
	27.07.2014	12±3 (25)	15±5 (29)	30±4 (41)	18±6 (41)	31±2 (39)
	29.07.2016	<1	<1	2	37	58
Литораль	07.08.2013	7±5 (17)	10±8 (25)	3±1 (5)	21±14 (54)	66±17 (90)
	27.07.2014	14±4(18)	16±5 (23)	20±5 (40)	12±5 (54)	50±7 (90)
	29.07.2016	13±5 (22)	15±5 (26)	28±4 (36)	10±3 (15)	42±9 (60)

Табл. 5. Роль велигеров в трофической структуре зоопланктона в глубоководной части оз. Плещеево в летний период.

Примечание: %N_{vel} – процент численности велигеров от общей численности зоопланктона; %N_{vel-filtr} – процент численности велигеров от численности фильтраторов; %N_{rot-filtr} – процент численности коловраток-фильтраторов от численности фильтраторов; %N_{clad-filtr} – процент численности кладоцер-фильтраторов от численности фильтраторов; %N_{cop-filtr} – процент численности копепоид-фильтраторов от численности фильтраторов. Данные представлены в виде среднее±ошибка среднего; в скобках – максимальное значение на отдельных горизонтах и участках.

ками (Лазарева и др., 2015). Спектр питания велигеров близок к таковому микрозоопланктона (инфузории, коловратки, кладоцеры), поскольку сходен их образ жизни, размеры тела и потребляемых частиц сестона (Лазарева и др., 2014, 2015; Телеш и Орлова, 2004).

Выводы

Планктонные личинки играют важную роль в структуре зоопланктона в период их массового развития (июль–август). Средняя численность личинок в пелагиали водоема в летний период изменялась в широких пределах (0.05–50.7 тыс. экз./м³). Минимальные значения характерны для 2015 г., когда взрослые особи моллюсков практически не размножались. Высокая плотность велигеров чаще регистрировалась в сублиторали, в отдельные годы – в пелагиали. Велигеры тяготели к верхнему (0–6 м) слою водной толщи. Все перемещения в течение суток планктонные личинки совершали в эпилимнионе, с максимумом в дневное время на глубине 4–6 м, ночью они были равномерно распределены в слое 0–6 м. Летняя численность велигеров в эпилимнионе до 2014 г. составляла 13–38% обилия мирного зоопланктона. С 2014 г. отмечена тенденция к снижению вклада велигеров в структурные характеристики зоопланктона.

Благодарности

Автор признательна А.И. Цветкову (ИБВВ РАН) за предоставленные гидрологические и гидрохимические данные.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № ААА-

А-А18-118012690106-7) и при финансовой поддержке Национального парка «Плещеево озеро» в рамках проекта «Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево».

Список литературы

- Бурлакова, Л.Е., 1998. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas и его роль в структуре и функционировании экосистем. *Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук*, 20 с.
- Буторин, Н.В., Складенко, В.Л. (ред.), 1989. Экосистема озера Плещеево. Наука, Ленинград, СССР, 264 с.
- Винберг, Г.Г., Лаврентьева, Г.М. (ред.), 1984. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. ГОСНИОРХ, Ленинград, СССР, 33 с.
- Громова, Ю.Ф., Протасов, А.А., 2016. Многолетняя динамика и распределение велигеров *Dreissena* в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС и их роль в структуре зоопланктона. *Гидробиологический журнал* **52** (5), 3–17.
- Гусева, Д.О., 2009. Сезонная динамика численности личинок и оседание молоди дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в карьере Прибрежный (Калининградская область). *Вестник*

- Российского государственного университета им. И. Канта 7, 23–29.
- Жгарева, Н.Н., 1992. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево. В: Семерной, В.П. (ред.), *Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево*. Ярославский государственный университет, Ярославль, Россия, 95–105.
- Жданова, С.М., 2018. *Diaphanosoma mongolicum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) в озерах Ярославской области (Россия). *Биология внутренних вод* 2, 20–28. <https://doi.org/10.7868/S0320965218020031>.
- Каратаев, А. Ю., 1981. Личиночная стадия развития *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Лукомльском водоеме-охладителе ТЭС. *Вестник Белорусского университета. Серия 2. Химия, биология, география* 3, 54–59.
- Курбатова, С.А., Лаптева, Н.А., 2008. Взаимоотношения дрейссены с планктонными сообществами в экспериментальных условиях. *Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология»*, 83–86.
- Лазарева, В.И., Жданова, С.М., 2008. Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе. *Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология»*, 86–90.
- Лазарева, В.И., Копылов, А.И., Соколова, Е.А., Пряничникова, Е.Г., 2015. Велигеры дрейссенид (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в трофической сети планктона Рыбинского водохранилища. *Поволжский экологический журнал* 1, 42–54.
- Лазарева, В.И., Соколова, Е.А., Столбунова, В.Н., 2014. Велигеры дрейссенид в зоопланктоне водохранилищ Верхней Волги. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии* 23 (2), 40–49.
- Львова, А.А., 1980. Экология дрейссены (*Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.)). В: Винберг, Г.Г. (ред.), *Бентос Учинского водохранилища*. Наука, Москва, Россия, 101–119.
- Пряничникова, Е.Г., Цветков, А.И., 2018. Основные характеристики популяции *Dreissena polymorpha* (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в озере Плещеево. *Трансформация экосистем* 1 (2), 73–80. <https://doi.org/10.23859/estr-180723a>.
- Семенова, А.С., 2008. Личинки *Dreissena polymorpha* (Pallas) в планктоне Куршского залива Балтийского моря. *Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология»*, 124–128.
- Соколова, Е.А., 2015. Влияние аномально высокой температуры на численность велигеров дрейссен (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в планктоне Рыбинского водохранилища. *Поволжский экологический журнал* 1, 90–96.
- Старобогатов, Я.И. (ред.), 1994. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. Наука, Москва, Россия, 240 с.
- Столбунова, В.Н., 2006. Зоопланктон озера Плещеево. Наука, Москва, Россия, 152 с.
- Столбунова, В.Н., 2008. Личинки дрейссены как компонент зоопланктона водоемов бассейна Верхней Волги. *Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология»*, 142–146.
- Столбунова, В.Н., 2013. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение. *Поволжский экологический журнал* 1, 71–80.
- Столбунова, В.Н., Жданова, С.М., Кафиева, Г.М., 2013. Велигеры рода *Dreissena* в планктоне оз. Плещеево. *Лекции и материалы докладов II Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология»*, 106–108.
- Телеш, И.В., Орлова, М.И., 2004. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря). В: Алимов, А.Ф., Богутская, Н.Г. (ред.), *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах*. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 268–274.
- Щербина, Г.Х., 2008. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево. *Биология внутренних вод* 4, 72–80.
- Borcherding, J., 1991. The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. *Oecologia* 87, 208–218.

- Lewandowski, K., 1999. The occurrence of zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) in a lake of diversified shoreline. *Polish Archives of Hydrobiology* **46** (3–4), 303–316.
- Lewandowski, K., 2001. Development of populations of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in lakes. *Folia Malacologica* **9** (4), 171–216.
- Lewandowski, K., Ejsmont-Karabin, J., 1983. Ecology of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes with different degree of heating. *Polish Archives of Hydrobiology* **30** (2), 89–101.
- Lucy, F., 2006. Early life stages of *Dreissena polymorpha* (zebra mussel): the importance of long-term datasets in invasion ecology. *Aquatic Invasions* **1** (3), 171–182. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.3.12>.
- Nalepa, T.F., Schloesser, D.W. (eds.), 1993. Zebra mussels: biology, impacts and control. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, USA, 810 p.
- Nichols, S. J., 1996. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia, and North America. *American Zoologist* **36**, 311–325.
- Sprung, M., 1987. Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. *Archiv fuer Hydrobiologie* **79**, 69–86.
- Sprung, M., 1993. The other life: an account of present knowledge of the larval phase of *Dreissena polymorpha*. In: Nalepa, T.F., Schloesser, D.W. (eds.), *Zebra mussels: biology, impacts and control*. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, USA, 39–53.
- Walz, N., 1973. Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* Pallas in Bodensee. *Archiv fuer Hydrobiologie* **42** (3/4), 452–482.

Veliger larvae of *Dreissena* (Bivalvia, Dreissenidae) in the zooplankton of Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Region, Russia)

Svetlana M. Zhdanova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

zhdanova83@gmail.com

The abundance dynamics, spatial distribution and role of freshwater zebra mussel veligers in the structure of zooplankton were analyzed based on observations in 2012–2016 in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Region). The mean abundance of larvae in the pelagial of the lake in the peak period (summer) ranged widely (0.05–50.7 thousand individuals/m³). The minimal values were shown for 2015 when the mollusks were virtually not reproducing. The densest populations of veligers were observed in the sublittoral and pelagial of the lake. The veligers were mostly concentrated in the upper (0–6 m) water layer. All daily movements of the plankton larvae were restricted to the epilimnion, at a depth of 4–6 m in the daytime at, while in the night they were evenly spread across the upper 6 m of water. In summer the veligers constituted on average 1–38% of the abundance of non-predatory zooplankton.

Keywords: lakes, meroplankton, veligers, *Dreissena polymorpha*, distribution, abundance dynamics.