

УДК 594-134(28)+574.583(282.2):591

**ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД (BIVALVIA, DREISSENIDAE)
В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

В. И. Лазарева, А. И. Копылов, Е. А. Соколова, Е. Г. Пряничникова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: lazareva_v57@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Велигеры дрейссенид (Bivalvia, Dreissenidae) в трофической сети планктона Рыбинского водохранилища. – Лазарева В. И., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. – По данным многолетних (2004 – 2013 гг.) наблюдений на Рыбинском водохранилище дан анализ динамики численности личинок и взрослых дрейссенид (*Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* Andrusov)), а также пространственного распределения обилия велигеров и их роли в функционировании планктонного сообщества. Установлено, что велигеры дрейссенид наиболее многочисленны летом (июль – август), когда их количество сравнимо с таковым ракообразных-фильтраторов, а биомасса близка к таковой коловраток. До 2010 г. продукция велигеров за вегетационный период составляла около 5% продукции метазоопланктона, а рацион ~1% первичной продукции фитопланктона. Пелагические беспозвоночные хищники за вегетационный период потребляли почти 90% продукции велигеров. После 2010 г. количество велигеров и их функциональные характеристики снизились в 5 – 6 раз. Обсуждаются трофические взаимодействия между зоопланктоном и велигерами.

Ключевые слова: водохранилище, планктон, велигеры дрейссенид, обилие, продукция, пищевые потребности, трофические взаимодействия.

Veliger larvae of *Dreissena* (Bivalvia, Dreissenidae) in the plankton foodweb of the Rybinsk reservoir. – Lazareva V. I., Kopylov A. I., Sokolova E. A., and Pryanichnikova E. G. – The abundance dynamics of adult dreissenids (*Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* Andrusov) and their larvae, the spatial distribution of the abundance of veligers and their role in functioning of the plankton community have been analyzed on the basis of the data of our long-term monitoring (2004 – 2013) in the Rybinsk reservoir. *Dreissena* veligers are most abundant in the summer (July – August) when their number is comparable with that of crustaceans filter feeders and their biomass is similar to that of rotifers. Before 2010 the production of veligers during the vegetation season was 5% of the production of metazooplankton, and the food intake was ~1% of the primary production of phytoplankton. Pelagic invertebrate predators consumed about 90% of the production of veligers for the vegetation period. After 2010, the abundance of dreissenid larvae and their functional characteristics decreased by 5 – 6 times. Trophic relationships between zooplankton and veligers are discussed.

Key words: reservoir, plankton, veliger larvae of *Dreissena*, abundance, production, food requirements, trophic interaction.

ВВЕДЕНИЕ

В пресноводных экосистемах моллюски дрейссениды (род *Dreissena*) способны влиять на структуру и функционирование донных и планктонных сообществ. Это мощные фильтраторы, которые осаждают и аккумулируют сестон в своих колониях, а также обогащают его продуктами своей жизнедеятельности (Дрейссена...,

1994). Личинка дрейссенид (велигер) обитает в толще воды и представляет временный компонент зоопланктона (меропланктон). Наличие планктонной личинки способствует расселению моллюсков, а также позволяет им использовать дополнительные пищевые ресурсы пелагиали.

Дрейссениды размножаются в теплое время года порционно. В планктоне водохранилищ р. Волги их велигеры присутствуют с конца мая – начала июня до конца октября, пик численности приходится на июль – август (Лазарева и др., 2013; Столбунова, 2013). Спектр питания велигеров близок к таковому микрозоопланктона, например, коловраток, поскольку сходен их образ жизни, размеры тела и потребляемых частиц сестона (Телеш, 2004). В принципе, личинки дрейссенид могут конкурировать за пищу со всеми активными потребителями пико- и нанопланктона (инфузории, коловратки, кладоцеры).

Однако до сих пор значение велигеров дрейссенид в сообществе зоопланктона пресноводных водохранилищ изучено недостаточно. Многие исследователи вообще не учитывают велигеров в сборах планктона, полагая их не существенным компонентом сообщества.

Цель нашей работы – проанализировать вклад велигеров в структуру зоопланктона и их значение в функционировании трофической сети пелагиали водохранилищ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили регулярные (каждые две недели) сборы планктона в мае – сентябре 2004 – 2010 гг. на шести «стандартных» станциях в пелагиали Рыбинского водохранилища, а также данные маршрутных съемок в июле – августе 2005 – 2013 гг. на 20 – 25 станциях по всей акватории. Пробы зоопланктона отбирали с экспедиционного судна большим (10 л) батометром системы Дьяченко – Кожевникова. В летних маршрутных экспедициях – малой сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеей 120 мкм) тотально от дна до поверхности. Численность велигеров подсчитывали в камере Богорова под микроскопом МБС-10 и МС-2, их биомассу рассчитывали по уравнению связи массы тела (w , мг) с длиной раковины (l , мм) (Методические рекомендации..., 1983): $w = 0.18 \times l^{2.85}$. Биомассу других видов метазоопланктона оценивали тем же способом по формулам (Балушкина, Винберг, 1979; Иванова, 1985; Ruttner-Kolisko, 1977). Всего проанализировано более 600 проб.

Первичную продукцию фитопланктона определяли радиоуглеродным методом, продукцию бактериопланктона оценивали по темновой ассимиляции углекислоты, меченной по ^{14}C (Романенко, Кузнецов, 1974). Гетеротрофных бактерий и наноплагеллят учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителей DAPI и примулина на черных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм (Porter, Feig, 1980; Caron, 1983). В составе бактериопланктона отдельно учитывали одиночные клетки бактерий с диаметром <2 мкм, одиночные клетки диаметром >2 мкм ассоциированных с частицами детрита бактерий и клетки в составе микроколоний.

Численность автотрофного пико- и нанопланктона определяли тем же методом по автофлуоресценции пигментов в их клетках (MacIsaac, Stockner, 1993). При

этом учитывали только клетки размером <15 мкм, пригодные в пищу для велигеров. Количество детритных частиц (<15 мкм), заселенных бактериями, подсчитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с окраской флуорохромом DAPI (Mastajir et al., 1995). Препараты просматривали под микроскопом Olympus BX51 при увеличении 1000х.

Определяли численность и биомассу метазоопланктона, который распределяли по девяти трофическим группам. К мирным животным (фильтраторы и седиментаторы) относили гетеротрофных флагеллят, все виды кладоцер (кроме *Leptodora kindtii* Focke и *Bythotrephes longimanus* Leydig), науплиусов циклопов и все возрастные стадии калянид рода *Eudiaptomus*, всех коловраток (кроме рода *Asplanchna*), а также велигеров дрейссенид. Аспланхн (*Asplanchna priodonta* Gosse, *A. herricki* Guerne), а также копепоидов I – III стадии циклопов, для которых характерно смешанное питание (Монаков, 1998), выделяли в отдельную группу всеядных животных (полифагов). В состав хищной части сообщества включали взрослых особей и копепоидов IV – V стадий Cyclopoida и *Heteroscope appendiculata* Sars, а также кладоцер родов *Leptodora* и *Bythotrephes*. Пищевые взаимоотношения между компонентами сообщества анализировали по литературным данным (Крылов, 1989; Монаков, 1998; Телеш, 2004; Копылов и др., 2010; MacIsaac et al., 1992).

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

Расчеты элементов баланса вещества планктона проводили в единицах углерода. Принимали, что сухая (беззольная) масса организмов метазоопланктона составляет 10% сырой, для коловраток *Asplanchna* – 5% (Обозначения, единицы..., 1972). В сухой массе содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975). Учитывали, что содержание органического углерода в сырой массе автотрофного пикопланктона составляет 20% (Weisse, 1993), автотрофного нанопланктона 14% (Rocha, Duncan, 1985), гетеротрофных нанофлагеллят 22% (Børsheim, Bratbak, 1987) и детрита 5%. Содержание углерода в сырой массе бактерий рассчитывали по уравнению, связывающему его с объемом (V , мкм³) бактериальной клетки (Norland, 1993; Копылов и др., 2010). При переходе от углерода к энергетическим эквивалентам считали, что $1 \text{ мг С} = 10 \text{ кал}$. При расчете функциональных характеристик, зависящих от температуры, вносили температурную поправку $h(T)$ (Ивлева, 1981). Значение Q_{10} принимали равным 2.25 (Винберг, 1983).

Суточную продукцию (P) велигеров рассчитывали на основании биомассы (B) и среднесезонного значения удельной скорости продукции (суточного P/B – коэффициента): $P = P/B \times B$. Также определяли P основных трофических групп метазоопланктона. P/B – коэффициент для велигеров дрейссенид принимали 0.26 сут.^{-1}

(Алимов, 1981). Для мирных кладоцер – 0.16 сут.⁻¹ (Иванова, 1985; Андроникова, 1996), для копепод – 0.10–0.12 сут.⁻¹ (науплиусы 0.2 сут.⁻¹, копеподиты I – III стадии 0.06 сут.⁻¹ и копеподиты IV – VI стадии 0.04 сут.⁻¹) (Петрович, 1973), для мирных коловраток – 0.3 сут.⁻¹, для *Asplanchna* – 0.25 сут.⁻¹ (Тимохина, 2000).

Суточный рацион (*C*) животных определяли по формуле: $C = P/k_1$. Коэффициенты использования потребленной пищи на рост (k_1) принимали для мирных животных, исключая велигеров, 0.22, для хищных и всеядных копепод – 0.16 (Hart et al., 2000). Для велигеров в водохранилище k_1 по нашим расчетам составил 0.13. Для всеядных *Asplanchna* принимали $k_1 = 0.28$ ($1/U = 0.7$) (Лазарева, Копылов, 2011). У хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* рацион зависит от температуры и в Рыбинском водохранилище составляет 21% массы тела весной и осенью, 37 – 45% летом (Мордухай-Болтовская, 1958; Монаков, 1998). Продукцию их популяций оценивали по рациону при $k_1 = 0.32$ ($1/U = 0.8$).

По материалам 2007 г., когда обилие и пищевые потребности велигеров были близки к среднемноголетним, рассчитывали суточный рацион велигеров для каждой даты наблюдений. Расчеты проводили исходя из средней скорости фильтрации и концентрации в воде водохранилища доступных пищевых частиц. Полученные данные о скорости потребления пищи велигерами использовали для оценки суточной скорости прироста их биомассы при $k_2 = 0.4$. Коэффициент усвояемости велигерами живых пищевых объектов принимали равным таковому прочих фильтраторов ($1/U = 0.6$) (Обозначения, единицы..., 1972), детрита – 0.15. Среднюю суточную скорость фильтрации для велигеров при температуре воды 20 – 21°C принимали 0.33 мл/экз. (MacJsaac et al., 1992), для коловраток – 0.11 мл/экз. (Телеш, 2004; Telesh et al., 1995).

Рацион каждого потребителя распределяли по пищевым объектам (частные рационы) пропорционально их биомассе в водоёме с учетом избирательности питания и доступности основных трофических ресурсов (Копылов и др., 2010; Лазарева, Копылов, 2011). Потребление (*G*) велигеров всеядными и хищными зоопланктонами рассчитывали как сумму частных рационов (Лазарева, Копылов, 2011; Лазарева и др., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и биомасса. Первые находки *Dreissena polymorpha* (Pallas) в Рыбинском водохранилище отмечены в 1954 г., к концу 1960-х гг. она расселилась по всем плёсам водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). В 1997 г. в Волжском плёсе водохранилища впервые зарегистрирована (*D. bugensis* Andrusov) (Orlova et al., 2000). В его Главном плёсе *D. bugensis* отмечена с 2008 г., а в 2009 г. она уже присутствовала в количественных пробах и ее доля в общей численности дрейссенид достигала 25% (Перова, 2012). В Моложском плёсе водохранилища единичные особи *D. bugensis* в донных биоценозах были обнаружены в 2005 г. (Пряничникова и др., 2011). В Шекснинском плёсе до сих пор обнаружена лишь *D. polymorpha*. Таким образом, в трех из четырех плесов Рыбинского водохранилища с 2008 г. совместно обитают два вида – полиморфная и бугская дрейссены. В Волжском плёсе преобладала *D. bugensis* (в среднем 77% общей численности двух

видов), на остальной части акватории – *D. polymorpha* (70 – 100%). Поскольку определение видовой принадлежности велигеров дрейссенид затруднительно, в настоящей работе личинок обоих видов учитывали вместе. Летом велигеры образовывали 12 – 25% численности (N) мирного зоопланктона, весной и осенью их количество не превышало 5% (табл. 1). Летняя численность велигеров сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов, а их биомасса близка к отмеченной для мирных коловраток.

Таблица 1

Сезонные изменения численности (N), биомассы (B), продукции (P) и рациона (C) основных групп мирного метазоопланктона и меропланктона (велигеров дрейссенид) в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004 – 2009 гг.

Показатель	Весна (40 сут.)		Лето-1 (35 сут.)		Лето-2 (60 сут.)		Осень (45 сут.)	
	1	2	1	2	1	2	1	2
N , тыс. экз./м ² :								
N_{vel}	<0.01	<0.1	115±39	12	173±36	25	5±1	5
N_{cl}	23±5	14	124±14	14	65±13	9	64±9	60
N_{cop}	70±10	42	98±7	10	137±10	20	9±1	8
N_{rot}	73±15	44	600±83	64	319±53	46	28±4	26
B , мг/м ² :								
B_{vel}	<0.01	<0.1	91±31	1	182±41	7	6±1	0.4
B_{cl}	570±120	71	5275±611	84	1368±219	52	1422±275	89
B_{cop}	176±21	22	420±32	7	751±73	29	117±29	7
B_{rot}	57±11	7	471±72	8	327±64	12	55±29	3
P , кал/м ² :								
P_{vel}	<0.1	<0.1	335	2	2234	13	17	<0.5
P_{cl}	1293	61	14924	72	6474	39	2813	84
P_{cop}	397	19	986	5	2873	17	167	5
P_{rot}	410	20	4441	21	5206	31	364	11
C , кал/м ² :								
C_{vel}	0.1	<0.1	2577	3	17185	19	131	1
C_{cl}	5877	58	67835	71	29431	36	12785	82
C_{cop}	2481	24	6163	6	17959	22	1046	7
C_{rot}	1865	18	20188	21	23663	29	1652	10

Примечание. Расчеты выполнены на среднюю глубину водохранилища 5.2 – 5.7 м; vel – Veliger, cl – Cladocera, cop – Copepoda, rot – Rotifera; 1 – абсолютные значения, 2 – доля (%) от суммы метазоопланктона и меропланктона.

Доля велигеров в биомассе (B) мирного зоопланктона во второй половине лета достигала 7%. В отдельные годы пиковая концентрация велигеров превышала численность остальных фильтраторов метазоопланктона. Так, в июле – августе 2006 г. регистрировали 164±52 тыс. экз./м³ велигеров, на отдельных станциях – >350 тыс. экз./м³. Доля велигеров в среднем для водохранилища составила ~70% N фильтраторов зоопланктона, максимально 90%. Это в 6 – 12 раз выше, чем в 2004 – 2005 и 2008 – 2009 гг.

Начиная с 2010 г. отмечено резкое снижение количества велигеров – <20 тыс. экз./м³, в отдельные годы <5 тыс. экз./м³. Вклад велигеров в показатели сообщества уменьшился в 5 – 6 раз. Основной причиной, вероятно, послужило уменьшение

плотности материнских поселений моллюсков, отмеченное с 2010 г. (рис. 1). Кроме того, в профундали Волжского плёса водохранилища зарегистрировано вытеснение полиморфной дрейссены бугской формой, которая размножается не каждый год (Пряничникова, 2012). С 2012 г. на фоне низкой плотности взрослых моллюсков отмечены периодические всплески пиковой численности (40 – 60 тыс. экз./м³) велигеров в пелагиали водоема. Это, по-видимому, связано с выносом личинок в открытое водохранилище из прибрежья и устьевых областей малых рек, где численность материнских популяций сохранилась достаточно высокой.

В 2012 – 2013 гг. отмечены значительные колебания пиковой

численности велигеров дрейссенид с тенденцией к ее снижению не только в Рыбинском, но и в других водохранилищах Верхней Волги. Так, в Угличском водохранилище их количество варьировало в пределах 1 – 20 тыс. экз./м³, в Ивановском – <1 – 5 тыс. экз./м³ (Лазарева и др., 2013). Для сравнения, в июле 1991 – 1995 гг. в этих водоемах регистрировали до 1.3 – 1.5 млн экз./м³ велигеров (Столбунова, 2013). Снижение количества дрейссенид в профундали водохранилищ Верхней Волги вызвано катастрофическим ухудшением кислородного режима. Летом по руслу р. Волги в Ивановском и Угличском водохранилищах содержание кислорода <4 мг/л (<30 – 50% насыщения) отмечено в слое 1 – 5 м над дном, в метровом слое у дна на ряде станций отмечали полную аноксию (Лазарева и др., 2013). При этом в Рыбинском водохранилище до сих пор численность велигеров сохранялась в 2 – 7 раз выше, чем в других водохранилищах Верхней Волги.

Пищевые потребности, состав пищи и продукция велигеров. Средняя скорость фильтрации сестоны в расчете на единицу массы тела велигеров составляет 180 мл/мг сут., что близко к таковой мирных коловраток (120 мл/мг сут.) (расчет наш по: Телеш, 2004; MacIsaac et al., 1992; Telesh et al., 1995). Для велигеров, как и для других фильтраторов, не характерно селективное питание. В их пищевом спектре преобладают объекты размером 1 – 15 мкм. Такие же частицы (1 – 12 мкм) доступны для потребления мирным коловраткам (Телеш, 2004). Мирные ракообразные способны употреблять в пищу более крупные частицы 3 – 30 мкм (Монаков, 1998). В Рыбинском водохранилище пищей для личинок моллюсков могут служить: крупные одиночные бактериальные клетки, агрегированный бактериопланктон (бактерии, ассоциированные с мелкими детритными частицами, и в со-

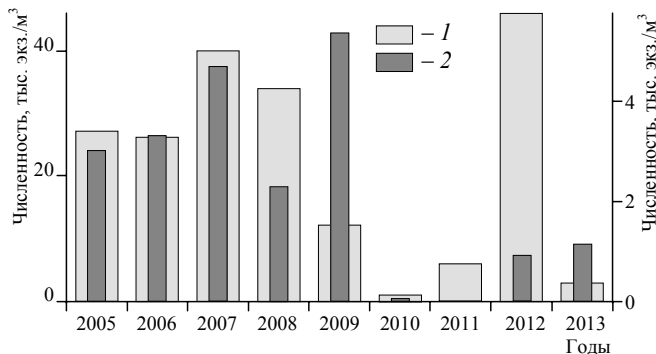


Рис. 1. Многолетняя динамика численности велигеров (1) и взрослых дрейссенид (2) в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища. Левая ось ординат – велигеры, правая – взрослые моллюски *D. polymorpha* и *D. bugensis*

ставе микроколоний), мелкий детрит растительного и животного происхождения, автотрофный пико- и нанопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты. Общее количество пищи летом существенно не изменялось, к осени снижалось в 1.5 – 2 раза (табл. 2).

Таблица 2

Численность и биомасса потенциальных пищевых объектов для велигеров моллюсков и мирных коловраток в пелагиали Рыбинского водохранилища (данные 2007 г.)

Сезон	Вид пищи	Численность		Биомасса	
		тыс. экз./мл	%	мг С/м ³	%
Весна	Бактерии одиночные (>2 мкм)	133.7±18.4	7	11.0±3.7	2
	Бактерии в составе детрита	1671.1±54.1	86	28.1±7.0	6
	Бактерии в микроколониях	42.9±18.3	2	0.8±0.3	<1
	Детрит (<15 мкм)	20.5±1.9	1	331.8±59.3	65
	Пикофитопланктон	73.3±7.4	4	13.8±2.0	3
	Нанофитопланктон	3.4±0.4	<1	94.0±12.0	18
	Нанофлагелляты	3.5±0.6	<1	31.1±9.5	6
	Общее количество	1948.4	100	510.6	100
Лето-1	Бактерии одиночные (>2 мкм)	224.9±43.6	14	40.6±7.6	7
	Бактерии в составе детрита	1306.9±444.0	79	25.9±5.9	5
	Бактерии в микроколониях	43.5±16.8	3	2.9±1.9	<1
	Детрит (<15 мкм)	20.2±2.5	1	349.5±57.2	63
	Пикофитопланктон	48.4±8.0	3	9.3±2.7	2
	Нанофитопланктон	2.8±0.4	<1	104.7±9.4	19
	Нанофлагелляты	1.3±0.4	<1	20.0±4.8	4
	Общее количество	1648.0	100	552.9	100
Лето-2	Бактерии одиночные (>2 мкм)	139.3±35.3	9	18.7±3.9	4
	Бактерии в составе детрита	1190.7±331.9	78	22.4±11.6	4
	Бактерии в микроколониях	46.0±18.8	3	2.0±1.2	<1
	Детрит (<15 мкм)	19.0±2.8	1	332.7±54.1	64
	Пикофитопланктон	119.2±14.9	8	19.1±3.6	4
	Нанофитопланктон	3.5±0.8	<1	104.6±36.8	20
	Нанофлагелляты	1.8±0.5	<1	20.7±6.7	4
	Общее количество	1519.5	100	520.2	100
Осень	Бактерии одиночные (>2 мкм)	162.5±38.6	18	17.6±4.0	5
	Бактерии в составе детрита	596.2±125.4	67	12.7±3.6	3
	Бактерии в микроколониях	66.1±18.8	7	11.6±7.7	3
	Детрит (<15 мкм)	14.8±3.1	2	274.0±50.7	72
	Пикофитопланктон	51.6±8.4	6	7.3±1.2	2
	Нанофитопланктон	1.6±0.3	<1	27.8±6.8	7
	Нанофлагелляты	1.8±0.5	<1	30.8±18.3	8
	Общее количество	894.6	100	381.8	100

В течение всего вегетационного периода 60 – 70% биомассы потенциальных пищевых объектов составлял микродетрит, по численности преобладали одиночные и ассоциированные с детритом бактерии (85 – 90%). Концентрация доминирующих пищевых частиц в пелагиали водохранилища варьировала незначительно,

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

коэффициент вариации 16 – 28%. Среди доступных велигерам живых организмов в мае – августе преобладал (45 – 65%) нанофитопланктон, в конце сентября – октябре доминировал (35 – 48%) бактериопланктон. Между численностью автотрофного нанопланктона и велигеров обнаружена тесная положительная корреляция ($r = 0.70$, $p = 0.05$), по-видимому, она свидетельствует о значительной роли нанофитопланктона в питании личинок моллюсков.

Суммарное потребление велигерами потенциальных пищевых объектов существенно изменялось в течение вегетационного сезона, максимальные его значения наблюдали летом (см. табл. 1, 3, 4). Данные об интенсивности потребления пищи велигерами использовали для расчета скорости прироста их биомассы (P) при $k_2 = 0.4$, $1/U = 0.6$ для живых пищевых объектов и $1/U = 0.15$ для детрита (см. табл. 3).

Таблица 3

Сезонная динамика функциональных характеристик велигеров дрейссенид
в Рыбинском водохранилище в 2007 г.

Дата	C , 10^{-6} мг С/экз. сут	C/w , %	A , 10^{-6} мг С/экз. сут	P , 10^{-6} мг С/экз. сут	P/w , сут. $^{-1}$
31.05	168.5	187	51.8	20.7	0.23
14.06	216.6	241	71.1	28.4	0.32
26.06	148.1	164	44.0	17.6	0.20
10.07	199.9	222	68.3	27.3	0.30
19.07	186.9	208	57.8	23.1	0.26
15.08	176.8	196	53.2	21.3	0.24
12.09	60.9	68	17.8	7.1	0.08
25.09	63.3	70	19.9	8.0	0.09
25.10	36.9	41	8.8	3.5	0.04
Среднее	139.7±22.6	155±25	43.6±7.6	17.4±3.0	0.20±0.03

Примечание. C – суточный рацион, 10^{-6} мг С/экз. сут.; C/w – рацион в процентах от массы велигера; A – усвоенное количество органического углерода, 10^{-6} мг С/экз. сут.; P – суточный прирост биомассы, 10^{-6} мг С/экз. сут.; P/w – удельная суточная скорость роста (суточный P/B -коэффициент); w – средняя масса велигера (90×10^{-6} мг С/экз.); расчеты выполнены для средней суточной скорости фильтрации воды велигерами 0.33 мл/экз. и концентрации пищевых объектов согласно табл. 2.

С конца мая до августа суточная P изменялась в пределах 17.6 – 28.4 (в среднем 23.1 ± 1.7) 10^{-6} мг С/экз. сут., в сентябре – октябре она снижалась до 3.5 – 8.0 (в среднем 6.2 ± 1.4) 10^{-6} мг С/экз. сут. Удельная скорость продукции (суточный P/B -коэффициент) велигеров летом составила 0.20 – 0.32 сут. $^{-1}$ (в среднем 0.26 ± 0.02), осенью – 0.04 – 0.09 сут. $^{-1}$ (в среднем 0.07 ± 0.02). Оценки значения велигеров дрейссенид в продуктивности зоопланктона сравнительно редки. Известно (Алимов, 1981; Шевцова и др., 1986; Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969), что удельная продукция велигеров на планктонной стадии ($0.23 - 0.29$ сут. $^{-1}$) сравнима с таковой планктонных коловраток и некоторых кладоцер, тогда как для осевших велигеров она существенно ниже ($0.017 - 0.082$ сут. $^{-1}$).

По нашим оценкам, в Рыбинском водохранилище продукция (P) велигеров за вегетационный период составила в среднем 2.6 ккал/м 2 или 5% P метазоопланктона.

на. Это близко к данным польских исследователей для Мазурских озер и расчетам А. Ф. Алимова для Куршского залива Балтийского моря (Алимов, 1981; Hillbricht-Plkowska, Stanczykowska, 1969). Вклад велигеров в P фильтраторов (велигеры+метазоопланктон) заметно выше. Во второй половине лета он достигал 13%, в другое время – <2% (см. табл. 1).

Таблица 4

Сезонная динамика численности (N , тыс. экз./м²), продукции (P_{vel} , 10⁻³ мг С/м² сут.) и рациона (C_{vel} , мг С/м² сут.) велигеров, а также количества потребленного ими фитопланктона (G_{PH} , мг С/м² сут.) и бактериопланктона (G_{B} , мг С/м² сут.) в Рыбинском водохранилище в 2007 г.

Дата	N	P_{vel}	C_{vel}	G_{PH}	$G_{\text{PH}}/P_{\text{PH}}$, %	G_{B}	$G_{\text{B}}/P_{\text{B}}$, %
31.05	0.09	0.2	<0.1	<0.1	–	<0.1	<0.1
14.06	4.3	121.6	0.9	0.2	<0.1	0.1	<0.1
26.06	7.0	122.5	1.0	0.2	<0.1	0.1	<0.1
10.07	802.7	21912.9	160.5	49.5	7.5	15.4	5.5
19.07	239.5	5532.7	44.8	9.4	0.9	3.3	0.6
15.08	154.4	3289.0	27.3	6.2	0.4	2.3	0.3
12.09	11.1	78.6	0.7	0.1	<0.1	0.1	<0.1
25.09	2.8	22.4	0.2	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
25.10	0.5	1.8	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
Среднее	135.8±88.2	3439.1±2401.3	26.2±17.6	7.3±5.4	1.1±0.9	2.4±1.7	0.7±0.6

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Вследствие низкой усвояемости детрита, преобладающего в рационе велигеров в водохранилище, коэффициент использования потребленной пищи на их рост ($k_1 = P/C$) оказался очень низким (0.13 ± 0.003). Он близок к значениям, указанным для хищных и всеядных копепоид ($k_1 = 0.16$) (Hart et al., 2000), в рационе которых также много детрита (Монаков, 1998). В течение вегетационного периода суточная продукция велигеров (P_{vel}) и их рацион (C_{vel}) различались на 5 – 6 порядков и достигали максимальных значений в июле–августе (табл. 4). Летом велигеры являлись важными потребителями фито- и бактериопланктона. В июле они выедали до 7.5% (49.5 мг С/м² сут.) суточной первичной продукции (ППФ) и до 5.5% (15.4 мг С/м² сут.) бактериальной продукции. Максимальное выедание детрита достигало 91.5 мг С/м² сут., в среднем за лето ~29 мг С/м² сут. Суммарный летний C_{vel} составил 19.8 ккал/м², в 2010 г. он снизился до <1.0 ккал/м². В июле велигеры, по-видимому, конкурировали за пищевые ресурсы с инфузориями, коловратками и, возможно, клadoцерами. Однако в среднем за сезон участие личинок моллюсков в потреблении продукции автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов было невысоким (<2% их суммарной P).

Год от года пищевые потребности велигеров варьировали в 3 – 15 раз. За вегетационный период они потребляли 4.4 – 68.1 ккал/м² (в среднем 19.9 ± 5.8 ккал/м²) или ~10% сестона, выедаемого мирным метазоопланктоном. Наибольшее выедание сестона отмечено в 2006 – 2007 гг. при высокой (летом 26 – 159 тыс. экз./м³) численности велигеров. В период исследований ППФ в водохранилище варьиро-

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

вала в пределах 875 – 1161 ккал/м² за сезон. Велигеры дрейссенид потребляли ~1% сезонной ППФ, что вдвое меньше по сравнению с коловратками (рис. 2). Однако в середине лета выедание велигерами водорослей было сравнимо с таковым инфузорий, которые наряду с кладоцерами представляют основных потребителей фитопланктона водохранилища (Копылов и др., 2010).

Полученные данные близки к расчетам А. Ф. Алимова (1981) и подтверждают его заключение о сопоставимости пищевых потребностей планктонных личинок дрейссенид и нехищных животных бентоса. В то же время мирный зоопланктон характеризуется гораздо большей величиной пищевых потребностей. Так, в умеренно эвтрофном Рыбинском водохранилище он потребляет ~30% ППФ (Копылов и др., 2010; Лазарева, Копылов, 2011), в эвтрофном Киевском водохранилище – до 64% (Алимов, 1981).

Оценка выедания велигеров разными группами планктонных хищников. Небольшие размеры (<250 мкм) и сравнительно медленный темп перемещения в пространстве делают личинок дрейссенид очень привлекательным и доступным ресурсом для различных пелагических хищников. Однако данные по выеданию велигеров хищниками в пресноводных озерах и водохранилищах очень скудны, в сводках по питанию хищного планктона они отсутствуют (Крылов, 1989; Монаков, 1998). По форме тела и плотности покровов велигеры близки к планктонным рачкам (роды *Chydorus*, *Bosmina*), которыми питаются хищные кладоцеры (Мордухай-Болтовская, 1958), циклопидные копеподы (Крылов, 1989), а также крупные (>1 мм) виды всеядных коловраток *Asplanchna*. В желудках *Asplanchna hericki* сравнительно часто (>10% просмотренных особей) отмечают велигеров диаметром до 300 мкм (Лазарева, 2004).

При оценке выедания личинок дрейссенид хищниками мы принимали, что в водохранилище их потребляют коловратки *Asplanchna*, хищные кладоцеры *Bythotrephes* и *Leptodora*, копеподиты и взрослые особи массовых видов циклопов (роды *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*). Летом в пелагиали водохранилища выедание хищниками достигало 60 – 90% *P* велигеров (табл. 5).

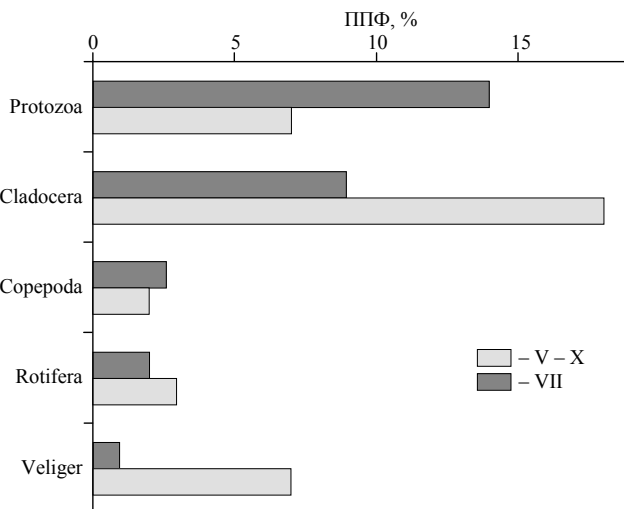


Рис. 2. Потребление первичной продукции фитопланктона (ППФ) различными группами фильтраторов в пелагиали Рыбинского водохранилища за вегетационный период (V – X) и летом (VII)

Таблица 5

Потребление велигеров дрейссенид (G , мг С/м²) разными группами хищного зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища летом 2004 – 2009 гг.

Группа планктона	Лето-1 (35 сут.)		Лето-2 (60 сут.)		Лето (95 сут.)	
	G	$G/P_{vel.}$ %	G	$G/P_{vel.}$ %	G	$G/P_{vel.}$ %
Rotifera (<i>Asplanchna</i>)	8.4	25	65.4	29	73.8	28
Cladocera	6.0	18	60.4	27	66.4	26
Cyclopoida	6.7	20	83.4	37	90.1	35
Общее потребление	21.1	63	209.2	93	230.3	89

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Все группы хищников фактически одинаково интенсивно потребляли личинок моллюсков. Поток энергии, проходящий за вегетационный сезон через меропланктон к консументам верхних уровней трофической цепи водохранилища, составил 2.3 ккал/м². Это сопоставимо с потоком энергии через некоторые другие группы мета-зоопланктона. Так, через мирных коловраток к хищникам всех уровней поступает 2.6 ккал/м², через мирных копепод – 3.0 ккал/м² (Лазарева, Копылов, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Велигеры дрейссенид играют существенную роль в функционировании трофической пелагической сети крупных водохранилищ. Продукция велигеров в Рыбинском водохранилище составляет около 5% P мета-зоопланктона за вегетационный период. Во второй половине лета вклад велигеров в P фильтраторов (велигеры+мета-зоопланктон) достигает 13%.

Рацион велигеров составляет ~1% сезонной первичной продукции фитопланктона, что близко к пищевым потребностям нехищных животных бентоса. Наибольшее потребление пищевых ресурсов велигерами наблюдается в середине лета (~7% продукции водорослей). Пелагические беспозвоночные хищники за сезон выедают почти 90% продукции велигеров. Поток энергии, проходящий через меропланктон к верхним трофическим уровням, сопоставим с таковым через коловраток и мирных копепод.

Велигеры дрейссенид наиболее многочисленны летом. Летняя их численность сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов и до 2010 г. составляла 12 – 25% обилия мирного зоопланктона. С 2010 г. отмечена тенденция к снижению пиковой численности велигеров, их вклад в структурно-функциональные характеристики зоопланктона уменьшился в 5 – 6 раз. Количество взрослых дрейссенид в бентосе глубоководных участков водохранилища также существенно снизилось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 248 с.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996: 189 с.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1979. С. 58 – 72.

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 1. С. 31 – 42.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 240 с.
- Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985. 222 с.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев : Наук. думка, 1981. 232 с.
- Копылов А. И., Лазарева В. И., Пырина И. Л., Мыльникова З. М., Масленникова Т. С. Микробная «петля» в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130, № 6. С. 544 – 553.
- Крылов П. И. Питание пресноводного хищного зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология / Всесоюз. ин-т науч. техн. информации. М., 1989. Т. 7. 145 с.
- Лазарева В. И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2004. № 4. С. 59 – 68.
- Лазарева В. И., Копылов А. И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131, № 3. С. 300 – 310.
- Лазарева В. И., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 18 – 35.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция / Гос. науч.-исслед. ин-т озерного и речного рыбного хоз-ва. Л., 1983. 52 с.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.
- Мордохай-Болтовская Э. Д. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122, № 4. С. 1133 – 1135.
- Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л. : Советский комитет по МБП, 1972. С. 723 – 726.
- Перова С. Н. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. 2012. № 2. С. 45 – 54.
- Петрович П. Г. Озеро Мясро. Озеро Нарочь. Озеро Баторино // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М. : Наука, 1973. С. 7 – 123.
- Пряничникова Е. Г., Тютин А. В., Щербина Г. Х. Сравнительный анализ структуры сообществ двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в условиях верховолжских водохранилищ // Биол. внутр. вод. 2011. № 2. С. 57 – 64.
- Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 21 с.
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 194 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.
- Столбунова В. Н. Велигеры дрейссены в верховолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволж. экол. журн. 2013. № 1. С. 71 – 80.
- Телеш И. В. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского мо-

ря) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 268 – 274.

Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2000. 193 с.

Шевцова Л. В., Жданова Г. А., Мовчан В. А., Примаков А. Б. Взаимоотношения дрейссены с планктонными беспозвоночными в экспериментальных условиях // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 6. С. 36 – 40.

Børsheim K. Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // Marine ecology. Progr. Ser. 1987. Vol. 36. P. 171 – 175.

Caron D. A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46, № 2. P. 491 – 498.

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

Hart D. R., Stone L., Berman T. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web : the importance of the microbial loop // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45, № 2. P. 350 – 361.

Hillbricht-Ilkowska A., Stanczykowska A. The production and standing crop of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in two Mazurian lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. 1969. Vol. 16(29), № 2. P. 193 – 203.

MacIsaac H. J., Sprules W. G., Johannsson O. E., Leach J. H. Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie // Oecologia. 1992. Vol. 92. P. 30 – 39.

MacIsaac E. A., Stockner J. G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology / eds. P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, J. Cole. Boca Raton : Lewis Publ., 1993. P. 187 – 197.

Mastajir B., Dolan J. R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class labile marine pico- and nano-sized detritus. DAPI Yellow particles // Aquat. Microb. Ecol. 1995. Vol. 9. P. 259 – 266.

Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology / eds. P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, J. Cole. Boca Raton : Lewis Publ., 1993. P. 303 – 308.

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.

Porter K. G., Feig Y. S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25, № 5. P. 943 – 948.

Rocha O., Duncan A. The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies // J. Plankton Res. 1985. Vol. 7. P. 279 – 294.

Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Bd. 8. S. 71 – 78.

Telesh I. V., Ooms-Wilms A. L., Gulati R. D. Use of fluorescently labeled algae to measure the clearance rate of the rotifer *Keratella cochlearis* // Freshwater Biol. 1995. Vol. 33, № 3. P. 349 – 355.

Weisse T. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems // Advances in microbial ecology / ed. J. G. Jones. New York : Plenum Press, 1993. P. 327 – 370.