

На правах рукописи

ПАВЛОВА Вера Валерьевна

**ЭКОЛОГО – ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
DREISSENA POLYMORPHA И *DREISSENA BUGENSIS*
(MOLLUSCA, BIVALVIA)**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок – 2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Изюмов Юрий Глебович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Яковлев Владимир Николаевич
доктор биологических наук, профессор
Васильев Алексей Геннадьевич

Ведущая организация: Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Защита состоится 11 ноября 2010 года в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Учреждении Российской академии наук Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, тел./факс (48547) 24042.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН и в сети Интернет на сайте <http://www.ibiw.ru>

Автореферат разослан _____ 2010 года

Учёный секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук



Корнева Л.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

Изменчивость является одним из фундаментальных свойств живого, проявляется на всех уровнях организации живой материи. В генетике, экологии, систематике, эволюционной теории изменчивость является ключевым понятием. В экологии изменчивость необходимо учитывать при рассмотрении взаимодействия популяций со средой. Разнокачественность особей обуславливает популяционную устойчивость и пластичность, играющие главную роль в поддержании гомеостаза – регулирования структуры и функций популяций при флуктуациях параметров среды. В масштабах ареала изменчивость особей и их адаптации к локальным комплексам факторов приводят к формированию сложной популяционной структуры вида. Изучение экологических и географических закономерностей формирования популяционной структуры у различных видов вносит вклад в решение проблем устойчивого функционирования популяций и экосистем. Кроме того, исследование механизмов возникновения и поддержания разнокачественности особей важно для выяснения процессов адаптации, закономерностей микроэволюции.

Исследование описанных явлений особенно актуально в отношении видов-вселенцев. Успех инвазии зачастую обусловлен высокой пластичностью аллохтонных видов. Кроме того, в процессе расселения виды могут приобретать новые адаптации. В результате этого трансформируется комплекс видовых свойств, в том числе особенности воздействия вселенца на аборигенные сообщества и на хозяйственную деятельность человека. Таким образом, изучение изменчивости особей вида в процессе расселения способствует выявлению механизмов инвазий, их причин и последствий, что является одним из наиболее актуальных направлений современной экологии.

Удобными объектами для подобных исследований являются моллюски семейства Dreissenidae, имеющие обширные ареалы, обладающие значительной морфологической изменчивостью – *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*, процесс расселения которых продолжается и в настоящее время. Изучение любых сторон и особенностей биологии этих видов важно связи со значительной ролью дрейссен в водных экосистемах. Вследствие мощной фильтрационной деятельности эти моллюски вносят значительный вклад в процессы трансформации вещества и энергии. Они являются видами-эдификаторами, определяющими облик бентосных сообществ, разнообразие связей в них, продукционные характеристики. Поэтому вопросы изменчивости дрейссен напрямую связаны с проблемой сохранения биоразнообразия в водных экосистемах.

Несомненный интерес представляет также сравнительный анализ фенотипической изменчивости у филогенетически и экологически близких видов, каковыми являются *D. polymorpha* и *D. bugensis*, т.к. он позволяет выявить общие и специфические закономерности изменчивости широко распространённых и расселяющихся видов.

Цель исследования: провести сравнительный анализ изменчивости формы и окраски раковин моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в разных частях их ареалов.

Задачи:

1. Изучить морфологические особенности (форму раковин, степень пигментированности, изменчивость рисунка на раковинах в онтогенезе) *D. polymorpha* и *D. bugensis* из различных частей ареалов.

2. Выявить эколого-географические закономерности изменчивости морфологических признаков *D. polymorpha* и *D. bugensis*.

3. Проанализировать диапазон и направленность изменчивости формы и окраски раковин у *D. polymorpha* и *D. bugensis* при синтопном обитании.

Научная новизна

Впервые проведены систематические исследования изменчивости формы и окраски раковины *Dreissena bugensis* из различных частей ареала. Осуществлён сравнительный анализ морфологического разнообразия *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Впервые при изучении моллюсков сем. Dreissenidae применён метод геометрической морфометрии, который сделал возможным статистический анализ особенностей очертаний раковин. Полученные результаты расширяют представления об изменчивости и процессах адаптации родственных и сходных экологически видов при совместном обитании, а также в процессе расселения. Выявлены сходства и различия морфологических признаков, параллелизмы в экологической изменчивости двух видов. Разработан и опробован колориметрический метод оценки степени пигментированности раковин моллюсков с использованием цифровой фотографии и компьютерных программ анализа изображений. С применением оригинальной методики, при изучении обширного материала, проанализирована онтогенетическая изменчивость рисунка на раковинах дрейссен. Обнаружена географическая изменчивость очертаний и степени пигментированности раковин.

Практическая значимость

Изучение внутривидовой морфологической изменчивости *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* способствует развитию систематики этих полиморфных видов и точной идентификации их в природных популяциях, что является ключевым моментом при экологических исследованиях популяций моллюсков и оценке их роли в функционировании экосистем и определении продуктивности. Эколого-морфологический анализ популяций дрейссен в ареале позволяет отслеживать и прогнозировать их расселение и возможное воздействие на экосистемы-реципиенты и гидросооружения.

Разработанные методики колориметрического анализа и описания онтогенетической изменчивости рисунка на раковинах дрейссен могут использоваться для изучения полиморфизма моллюсков различных таксономических групп.

Апробация работы

Основные результаты работы были доложены и обсуждены на следующих научных симпозиумах и конференциях: Второй международный симпозиум по

изучению инвазионных видов «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок, 2005 г.); Седьмое (шестнадцатое) совещание по изучению моллюсков «Морские, пресноводные и наземные моллюски: Современные результаты исследований в области таксономии, экологии и филогении» (Санкт-Петербург, 2006 г.); III Международная научная конференция «Моллюски: результаты, проблемы и перспективы исследования» (Житомир, 2006 г.); XIII Международная школа-конференция молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2007 г.); I Международная школа-конференция «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология» (Борок, 2008 г.); XVI Всероссийская молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2009).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе одна в издании, рекомендованном ВАК РФ.

Структура и объём работы

Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка литературы, приложения. Объём работы составляет 121 страницу текста с 14 таблицами и 45 рисунками. Список литературы включает 145 источников.

Благодарности

Автор выражает огромную благодарность всем, кто способствовал выполнению данной работы. Научному руководителю к.б.н. Ю.Г. Изюмову – за интересную тему, постоянное внимание и создание благоприятной атмосферы для работы. Коллегам к.б.н. Ю.В. Герасимову, Д.Д. Павлову, к.б.н. И.А. Столбунову, доктору Т.Ф. Налепе, к.б.н. А.Н. Касьянову, к.б.н. И.С. Ворошиловой, Д.А. Вехову, Е.В. Никитенко, к.б.н. Д.А. Гусевой, к.б.н. И.В. Поздееву, Б. Мичковичу – за помощь в сборе материала. За ценные советы и замечания при работе над рукописью выражаю признательность к.б.н. Д.Ф. Павлову, за помощь в обработке и печати фотографий – Д.Д. Павлову.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Основные результаты изучения морфологической изменчивости *D. polymorpha* и *D. bugensis* (литературный обзор)

В главе приводятся основные результаты изучения формы и окраски раковин дрейссен, со времени описания Палласом первого вида семейства *Mytulus polymorphus* (1771) до начала XXI века. Отмечено, что эта область является недостаточно изученной, особенно в отношении вида *D. bugensis*. Обосновывается необходимость применения современных методов для описания морфологии моллюсков (геометрической морфометрии, колориметрии).

Глава 2. Объект исследования

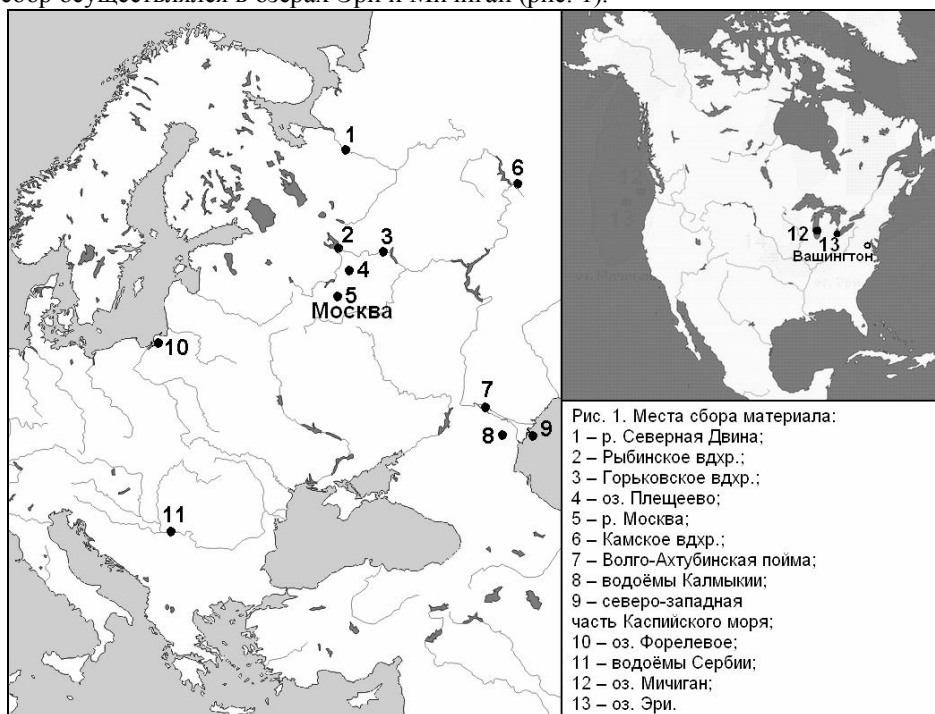
Объект исследования

Объектом являлись моллюски *D. polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae). Большинство выборок *D. polymorpha* были представлены подвидом *D. p. polymorpha*. В пробе с Малой Жемчужной банки (далее – МЖБ) (северо-западная часть Каспийского моря) содержались представители подвидов *D. p. polymorpha* и *D. p. andrusovi*. *D. bugensis* была представлена типичным и глубоководным экофенотипами. В пробах из оз.

Мичиган (Северо-Американские Великие озёра) содержалась только глубоководная форма *D. bugensis* – *profunda*, во всех остальных выборках – лишь типичные *D. bugensis*.

Краткое описание исследованных водоёмов и состояние популяций дрейссен в них

В европейской части ареала были исследованы моллюски из водоёмов России и Сербии. В России пробы были собраны в р. Северной Двине, Рыбинском и Горьковском водохранилищах, оз. Плещеево, р. Москве, Камском вдхр., Волго-Ахтубинской пойме (р. Ахтуба, ерики Калинов и Яроватый, оз. Связные), водоёмах Калмыкии (оз. Шароны, Чограйское вдхр., канал РР-1), северо-западной части Каспийского моря (Белинский банк и МЖБ), оз. Форелевом. В Сербии пробы были получены из р. Дуная и из водохранилищ, расположенных на его притоке второго порядка – р. Дрине (Перучица и Спайча). В Северной Америке сбор осуществлялся в озёрах Эри и Мичиган (рис. 1).



Все указанные местообитания – пресноводные, за исключением МЖБ, где солёность достигала 4 ‰.

В исследованных водоёмах популяции дрейссен многочисленны. В некоторых из них обитает только *D. polymorpha* (р. Северная Двина, оз. Плещеево, Камское вдхр., оз. Форелевое, водоёмы Сербии), при совместном обитании соотношение по численности *D. polymorpha* и *D. bugensis* в пробах варьировало в широких пределах.

Моллюсков отбирали вручную, драгой, донным тралом в осенние месяцы 2004 – 2008 годов, с глубин 0,5 – 20 м, за исключением оз. Мичиган, где пробы отбирались с глубин 25 и 45 м. Сразу после сбора пробы фиксировали этиловым спиртом (96 %) или формалином (2 %). В лаборатории проводили анализ формы и окраски раковин. Объем обработанного материала приведен в табл. 1. Всего обработано 50 проб *D. polymorpha* и 28 – *D. bugensis*.

Табл. 1. Объем обработанного материала (количество проанализированных особей)

	Стандартный морфометрический анализ	Геометрическая морфометрия	Колориметрический анализ	Описание рисунка
<i>D. polymorpha</i>	5059	486	2753	2661
<i>D. bugensis</i>	1960	287	1168	1119

Глава 3. Форма раковин дрейссен

В начале главы обсуждаются литературные данные о влиянии условий обитания и образа жизни двустворчатых моллюсков на форму их раковин.

Материалы и методы

Стандартный морфометрический анализ. Длину (L), высоту (H) и выпуклость (B) раковин моллюсков измеряли штангенциркулем, с точностью до 0,1 мм. Рассчитывали стандартные габитуальные индексы H/L, B/L и H/B. Статистическая обработка данных проводилась в программе Statistica (t-тест Стьюдента, дисперсионный, корреляционный анализ (по Пирсону и по Спирмену), графические методы).

Методы геометрической морфометрии. У дрейссен наблюдается латеральная асимметрия очертаний раковин, поэтому у всех моллюсков обработке подвергались створки только одной стороны (правой). Предварительно моллюсков вскрывали, удаляли мягкие ткани, раковины высушивали на воздухе при комнатной температуре. Отсканированные изображения створок обрабатывали в пакете программ Shape (Iwata, Ukai, 2002) с помощью эллиптического Фурье-анализа (EFA). Полученные коэффициенты, характеризующие очертания створок, затем использовались как признаки в многомерном анализе (анализе главных компонент). Дальнейшая статистическая обработка проводилась в программе Statistica (корреляционный анализ и графические методы).

Изменчивость габитуальных индексов

Индивидуальная изменчивость

По средним значениям рассматриваемых габитуальных индексов виды значительно различаются. Особи *D. polymorpha* имеют более низкие значения индекса высоты раковины (H/L) и более высокие – индекса выпуклости (B/L) по сравнению с особями *D. bugensis*. Отношение H/B у первого вида слабо отличается от единицы, а у второго – значительно. Диапазоны значений индексов сильно перекрываются у двух видов (табл. 2).

Табл. 2. Значения габитуальных индексов двух видов дрейссен

Вид/Индекс	<i>D. polymorpha</i> (N=5059)	<i>D. bugensis</i> (N=1968)
L, мм	17,4 ± 0,08 (5,3 – 37,4)	19,3 ± 0,14 (5,3 – 36,5)
H/L	0,519 ± 0,0005 (0,373 – 0,746)	0,585 ± 0,0009 (0,452 – 0,767)
B/L	0,493 ± 0,0007 (0,326 – 0,693)	0,433 ± 0,0014 (0,261 – 0,714)
H/B	1,064 ± 0,0018 (0,707 – 1,672)	1,377 ± 0,0043 (0,878 – 2,031)

Примечание. Для всех признаков указаны средн. ± ош.ср. (min-max).

Межпопуляционная изменчивость

Размерно-возрастная структура изученных популяций сильно различалась. Поэтому для адекватного анализа межпопуляционной изменчивости мы сочли необходимым прежде всего установить характер зависимости габитуальных индексов от длины моллюсков.

В подавляющем большинстве выборок наблюдается корреляция между продольным размером моллюсков и индексами H/L, B/L и H/B. Между длиной и отношениями H/L и H/B отмечена обратная зависимость, а между длиной и B/L – прямая (см. рис. 2 и 3). У обоих видов выявлена аллометрия: с увеличением длины раковины выпуклость нарастает быстрее, чем высота.

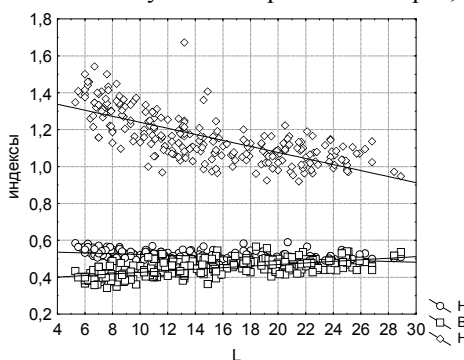


Рис. 2. Зависимость индексов H/L, B/L и H/B от длины раковины *D. polymorpha* (на примере выборки из вдхр. Перучица).

Коэффициенты корреляции ($p < 0,001$):
 $r_{H/L} = -0,45$; $r_{B/L} = 0,61$; $r_{H/B} = -0,72$

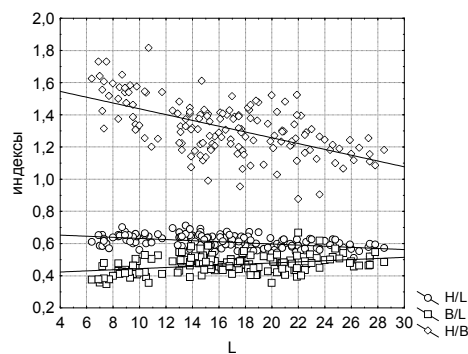


Рис. 3. Зависимость индексов H/L, B/L и H/B от длины раковины *D. bugensis* (на примере выборки из р. Ахтубы).

Коэффициенты корреляции ($p < 0,001$):
 $r_{H/L} = -0,45$; $r_{B/L} = 0,36$; $r_{H/B} = -0,58$

Так как на значения индексов H/L, B/L и H/B значительное влияние оказывает продольный размер моллюсков, для анализа изменчивости указанных показателей мы разбили весь объем выборок по каждому виду на группы по близости значений средней длины особей. Изучение морфологических особенностей моллюсков проводилось между выборками внутри групп. При этом влияние длин особей на обнаруженные различия считалось несущественным и не учитывалось.

Наиболее подробно нами изучены дрейссены из Рыбинского и Горьковского водохранилищ (пробы получены с 17 и 7 станций соответственно).

Выявлены морфологические различия между особями популяций из разных частей водоёмов. Так, в Рыбинском водохранилище сходство наблюдается между *D. polymorpha* из Волжского и Приплотинного плёсов, с одной стороны, и Моложского и Шекснинского, с другой. Для особей из первых двух плёсов характерны относительно низкие значения индексов Н/Л и В/Л, для особей из двух других – относительно высокие. Для моллюсков с Главного плёса отмечены промежуточные значения признаков.

D. bugensis занимает лишь часть Рыбинского водохранилища: Волжский, Главный и Приплотинный плёсы. У представителей вида из Волжского плёса значения индексов Н/Л и В/Л в среднем меньше, чем у особей из Главного. В целом, при анализе особей двух видов из мест совместного обитания выявлено, что межпопуляционные различия внутри вида *D. bugensis* больше, чем внутри *D. polymorpha* (рис. 4).

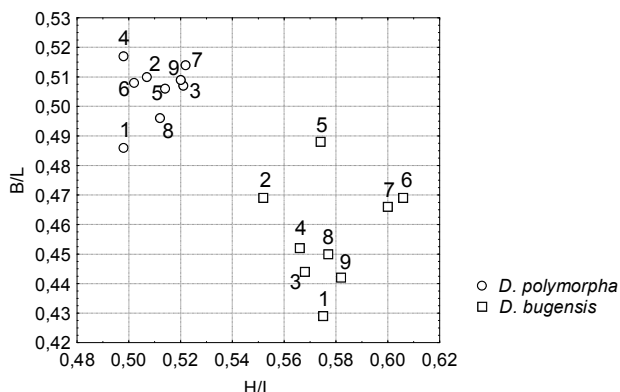


Рис. 4. Распределение выборок дрейссен из совместных поселений в Рыбинском водохранилище по средним значениям индексов Н/Л и В/Л. Обозначения станций: 1 – Шумаровский; 2 – Сутка; 3 – Мостово; 4 – Первомайка; 5 – Брейтово; 6 – Всехсвятское; 7 – Городок; 8 – Горькая Соль; 9 – Волково.

Для дрейссен Горьковского водохранилища отмечена дифференциация по индексу выпуклости раковин. Моллюски из речной части водоёма, где наблюдаются высокие скорости течения, обладают более выпуклыми раковинами (средневыборочные значения В/Л варьируют в пределах 0,505 – 0,523), чем из озёрной (В/Л составляет 0,489 – 0,493).

Причинами морфологических различий между локальными популяциями дрейссен Рыбинского и Горьковского водохранилищ являются дифференциация разных частей крупных водоёмов по экологическим условиям и, вероятно, разная степень интенсивности генетического обмена между локальными популяциями.

Для удобства анализа морфологических особенностей дрейссен из различных частей ареалов мы приняли за точку отсчёта моллюсков Рыбинского водохранилища.

По значениям габитуальных индексов наибольшее сходство с *D. polymorpha* из Рыбинского водохранилища проявляют моллюски из оз. Форелевое и р. Северной Двины. Отклонение средневыборочных значений от «типичных» (характерных для моллюсков из Рыбинского водохранилища) в большинстве случаев идёт в сторону одновременного уменьшения или увеличения обоих индексов. В сторону низких значений Н/Л и В/Л отклоняются выборки из канала

РР-1, Чограйского вдхр., МЖБ (*D. p. andrusovi*), из водохранилищ Камского, Перучица, Спайча и из оз. Плещеево. В сторону высоких значений индексов отклоняются выборки из р. Ахтубы, МЖБ (*D. p. polymorpha*) и с Белинского банка. Для выборок из озёр Шароны, Эри и Мичиган характерны в среднем более низкие значения Н/Л и более высокие значения В/Л, чем для таковых из Рыбинского вдхр. Представители *D. polymorpha* из р. Дуная и ер. Калинова почти не отличаются от типичных по индексу В/Л, но имеют более высокие значения Н/Л.

По сравнению с *D. bugensis* из Рыбинского водохранилища, моллюски из р. Ахтубы и оз. Шароны имеют более высокие значения В/Л, из Белинского банка и из оз. Эри – пониженные. Представители вида из р. Москвы характеризуются более высокими значениями Н/Л. От перечисленных выборок значительно отличаются пробы с МЖБ и из оз. Мичиган: первая – очень высокими значениями Н/Л и В/Л, вторая – очень низкими.

Анализ распределения выборок *D. polymorpha* и *D. bugensis* в одном пространстве признаков (рис. 5) показал, что для обоих видов дрейссен индекс выпуклости раковины является более варибельным признаком, чем индекс высоты. Размер области, соответствующей *D. bugensis*, больше такового для *D. polymorpha*, несмотря на меньшее количество выборок и меньший размер обследованной части ареала первого вида. Это свидетельствует о большей межпопуляционной изменчивости первого вида, что было отмечено выше для моллюсков Рыбинского водохранилища (рис. 4).

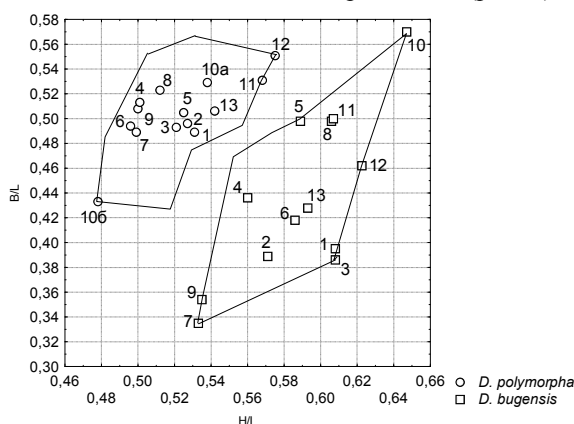


Рис. 5. Распределение выборок двух видов дрейссен из совместных поселений по средним значениям признаков Н/Л и В/Л (кроме Рыбинского водохранилища). Обозначения станций: 1 – 5 – станции Горьковского вдхр.; 6 – оз. Эри; 7 – оз. Мичиган-1; 8 – оз. Шароны; 9 – оз. Мичиган-2; 10 – МЖБ (10 – *D. bugensis*; 10a – *D. p. polymorpha*; 10b – *D. p. andrusovi*); 11 – р. Ахтуба-1; 12 – р. Ахтуба-2; 13 – Белинский банк. Линиями ограничено пространство, построенное по средним значениям индексов для всех изученных выборок.

По значениям индексов Н/Л и В/Л внутри вида *D. polymorpha* обособляются выборки из Волго-Ахтубинской поймы (р. Ахтуба) и МЖБ, внутри *D. bugensis* – из оз. Мичиган и МЖБ. Представители обоих видов из Волго-Ахтубинской поймы располагаются в областях с высокими значениями индексов. В оз. Мичиган и МЖБ изменчивость видов имеет разную направленность. Мичиганские *D. polymorpha* входят в состав центрального массива выборок, в то

время как *D. bugensis profunda* из этого водоёма сильно отклоняются в область низких значений индексов. На МЖБ *D. p. andrusovi* имеет тенденцию к отклонению в сторону низких значений индексов, а *D. bugensis* – в противоположную.

Следовательно, в различных местообитаниях морфологические признаки видов дрейссен могут изменяться как согласованно, так и несогласованно.

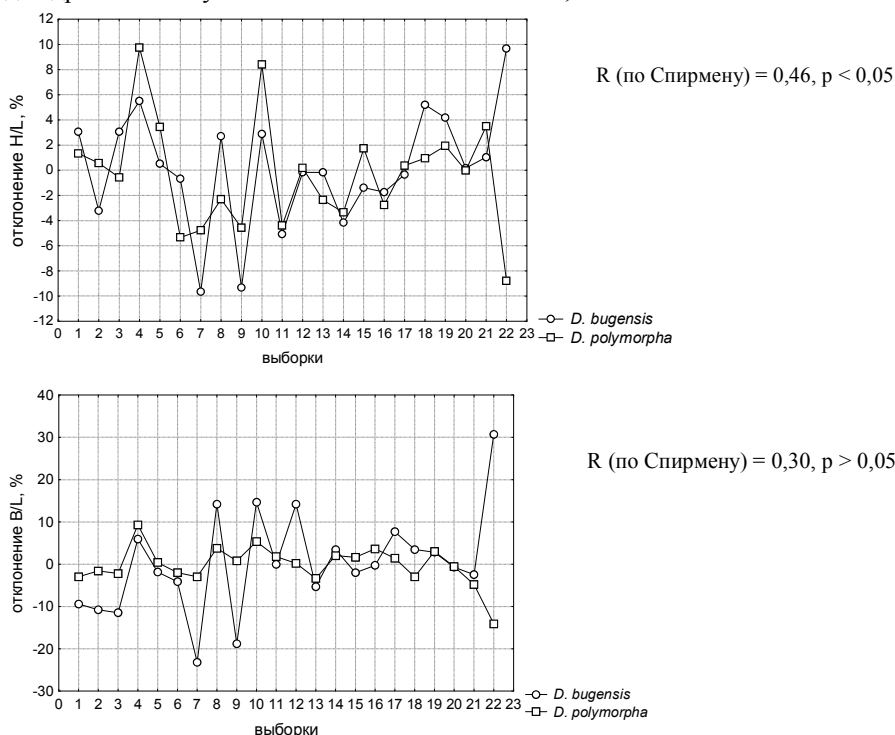










Рис. 6. Изменение отклонений индексов Н/Л и В/Л от средних значений у двух видов дрейссен в синтопных выборках. Обозначения выборок: 1 – 3, 11 – 13 – станции Горьковского вдхр.; 4 – р. Ахтуба-1; 5 – Белинский банк; 6 – оз. Эри; 7 – оз. Мичиган-1; 8 – оз. Шароны; 9 – оз. Мичиган-2; 10 – р. Ахтуба-2; 13 – 21 – станции Рыбинского вдхр.; 22 – МЖБ, *D. p. andrusovi*.

Корреляционный анализ отклонений (в %) средневыворочных значений индексов от средних, рассчитанных для вида в целом, показал, что при синтопном обитании между двумя видами проявляется согласованность изменений по индексу Н/Л, а по В/Л такая согласованность отсутствует (рис. 6). В целом наименьшая согласованность по обоим признакам наблюдается в оз. Мичиган и МЖБ (при удалении выборок из этих местообитаний из анализа сила корреляционной связи увеличивается: для Н/Л $R = 0,62$, для В/Л $R = 0,54$, $p < 0,05$ в обоих случаях).

Изменчивость очертанийМежвидовая изменчивость

В результате анализа изображений, полученных с помощью пакета программ Share (табл. 3), выявлено, что характер изменчивости очертаний створок у двух рассматриваемых видов в целом схож: очертания варьируют в одних и тех же участках.

Табл. 3. Результаты анализа главных компонент по данным пакета программ Share.

ГК	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>	Вклад компоненты в общую изменчивость очертаний, <i>D. polymorpha/D. bugensis</i> , %
ГК 1			48,3 / 55,5
ГК 2			15,3 / 15,0
ГК 3			10,1 / 12,4
ГК 4			6,0 / 3,3

Примечание. Для каждого вида моллюсков даны очертания среднего объекта и отклонения от него (± 2 станд. откл.). ГК – главные компоненты.

Наибольший вклад в изменчивость очертаний моллюсков обоих видов дрейссен вносит высота раковины. Это подтверждается анализом корреляции между средневыборочными значениями первой главной компоненты – ГК 1 – и индекса H/L: для *D. polymorpha* $r=0,89$ ($p < 0,001$), для *D. bugensis* $r=0,97$ ($p < 0,001$). Второй по значимости параметр (ГК 2) – форма брюшного края створки (выпуклый/вогнутый).

Третий по силе вклада в изменчивость признак (ГК 3) – относительная длина и форма верхнего края (прямой/выпуклый). Вариабельность по этому признаку более наглядно проявляется у *D. bugensis*. У *D. polymorpha* изменчивость этого параметра мала: верхний край прямой почти во всех случаях. Четвёртая компонента (ГК 4) характеризует переход между задним и брюшным краями

(закруглённый или острый), его форма иногда сочетается с наличием выемки сзади носика.

В целом обращает на себя внимание большая вариабельность (степень отклонения от средних на изображениях) *D. bugensis* по сравнению с *D. polymorpha* по всем компонентам.

Для *D. bugensis* характерно большее разнообразие форм и большая их «экстремальность» (рис. 7). Очертания варьируют от каплевидных до треугольных, форма брюшного края изменяется от сильно выпуклого до сильно вогнутого. У *D. polymorpha* облик отличается большим постоянством.

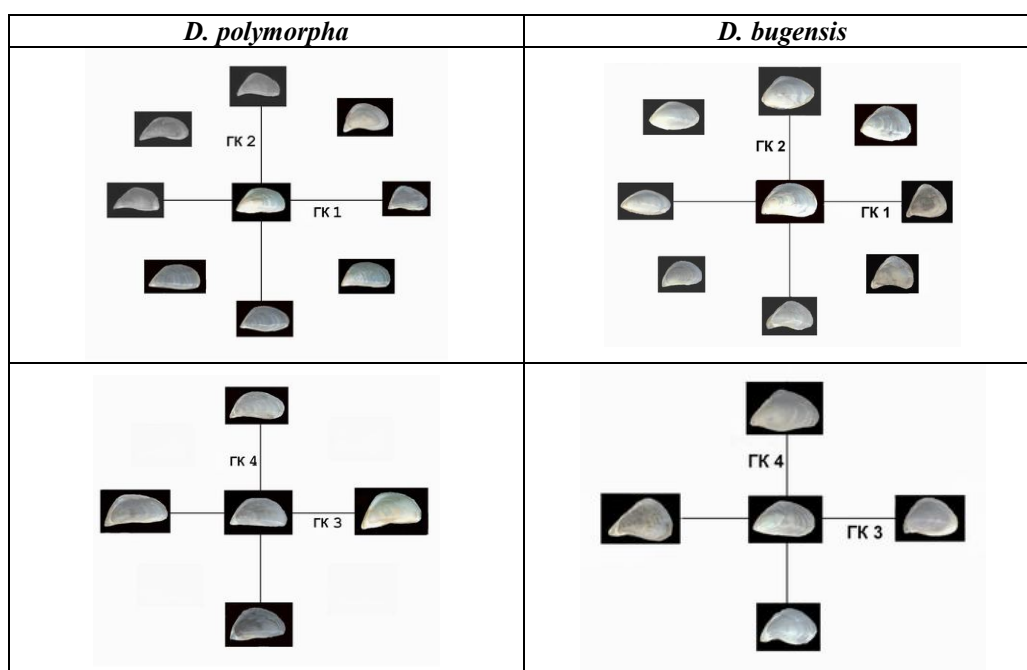


Рис. 7. Крайние варианты очертаний створок дрейссен в системе координат главных компонент.

Внутривидовая изменчивость

Анализ главных компонент показал, что для *D. polymorpha* наиболее типичными выборками, для которых характерны средние значения счетов компонент, являются таковые из Рыбинского вдхр., оз. Форелевого и вдхр. Спайча (рис. 8). Они характеризуются отсутствием экстремальных черт в облике. Максимальные значения ГК 1 и высоты раковины имеют моллюски из р. Ахтубы, минимальные значения этих параметров – *D. p. andrusovi* из МЖБ. Особи из вдхр. Перушица отклоняются от основной массы выборок в сторону низких значений ГК 2 – они имеют выпуклый брюшной край. В противоположную сторону отклоняются выборки из оз. Шароны, Чограйского вдхр., р. Ахтубы и *D. p. polymorpha* из МЖБ. Их представителям свойственен вогнутый брюшной край.

Крайние значения ГК 3 имеют моллюски из р. Северная Двина и МЖБ (*D. p. polymorpha*). Для первых характерен короткий выпуклый верхний край, для вторых – длинный прямой. Рассеяние по четвёртой компоненте мало, обособлена лишь выборка из р. Дуная: в отличие от остальных, моллюски из этого водоёма имеют заострённый переход между задним и брюшным краем.

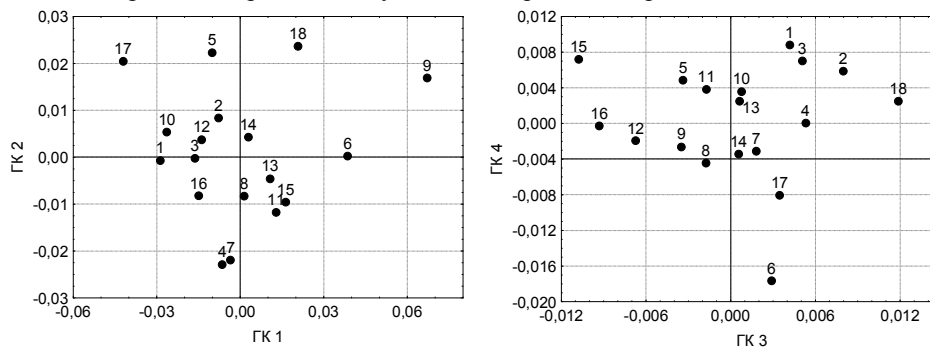


Рис. 8. Распределение выборок *D. polymorpha* в пространстве четырёх первых главных компонент. Обозначения: 1 – оз. Эри; 2 – оз. Мичиган-2; 3 – оз. Мичиган-1; 4 – Перучица-1; 5 – оз. Шароны; 6 – р. Дунай; 7 – Перучица-2; 8 – вдхр. Спайча; 9 – р. Ахтуба-2; 10 – оз. Плещеево; 11 – Горьковское вдхр.; 12 – Чограйское вдхр.; 13 – Рыбинское вдхр.; 14 – оз. Форелевое; 15 – р. Северная Двина; 16 – Камское вдхр.; 17 – МЖБ, *D. p. andrusovi*; 18 – МЖБ, *D. p. polymorpha*.

Среди представителей *D. bugensis* средние значения четырёх первых главных компонент характерны для выборки из р. Ахтубы (рис. 9).

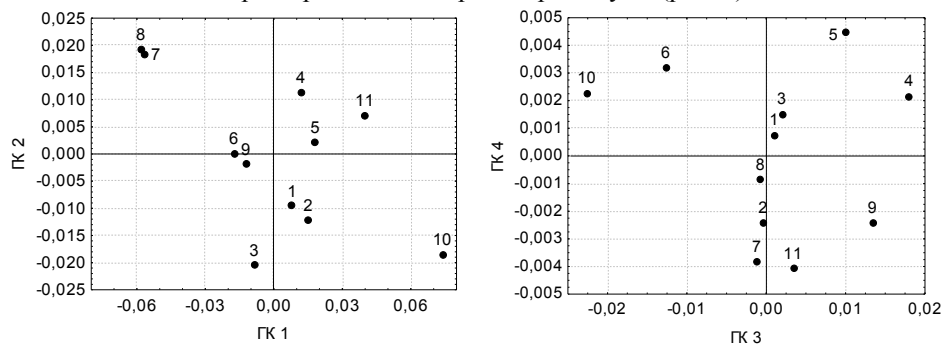


Рис. 9. Распределение выборок *D. bugensis* в пространстве четырёх первых главных компонент. Обозначения: 1 – р. Ахтуба-1; 2 – р. Ахтуба-2; 3 – Белинский банк; 4 – Рыбинское вдхр.; 5 – оз. Шароны; 6 – оз. Эри; 7 – оз. Мичиган-2; 8 – оз. Мичиган-1; 9 – Горьковское вдхр.; 10 – МЖБ; 11 – р. Москва.

По значениям ГК 1 и ГК 2 от основной массы выборок обособлены пробы из оз. Мичиган и из северной части Каспия. Для первых характерны раковины модиолообразной (близкой к овальной) формы, низкие, с выпуклым нижним

краем, для вторых – треугольные раковины, высокие (МЖБ) или средние по высоте (Белинский банк), с вогнутым нижним краем. Максимальные значения ГК 3 и выпуклый верхний край характерны для особей из Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Минимальные значения ГК 3 отмечены для выборки из МЖБ, представители которой имеют прямой верхний край. Крайние варианты изменчивости по четвёртой компоненте представлены пробами из р. Москва и Мичиган-2, с одной стороны, и из озёр Шароны и Эри, с другой. Для первых свойственен закруглённый, для вторых – заострённый переход между задним и брюшным краями.

Обнаружена корреляционная связь средневыборочных значений главных компонент, описывающих очертания раковин моллюсков, с географической широтой их местообитания. По всему массиву выборок корреляция выявлена для ГК 3: для *D. polymorpha* R (по Спирмену) = 0,66 ($p < 0,05$), для *D. bugensis* R = 0,84 ($p < 0,05$). Следовательно, в северных районах чаще встречаются особи обоих видов с закруглённым верхним краем, а в южных – с прямым. При анализе выборок только из бассейна р. Волги и северо-западной части Каспия выявлена сильная корреляция с географической широтой и по ГК 2: для *D. polymorpha* R = 0,86 ($p < 0,05$), для *D. bugensis* R = 0,79 ($p < 0,05$). Изменчивость по этой компоненте связана с формой брюшного края. В волжском бассейне с продвижением на север форма брюшного края моллюсков обоих видов сменяется с вогнутой на выпуклую. Для *D. bugensis* из бассейна р. Волги выявлена также корреляция между значениями ГК 2 и ГК 3 (R = 0,76, $p < 0,05$): для моллюсков с выпуклым брюшным краем часто характерен короткий скруглённый верхний край, а для особей с вогнутым брюшным – длинный и прямой верхний.

Глава 4. Окраска раковин дрейссен

В начале главы обсуждаются различные подходы к анализу окраски раковин дрейссен и обосновывается применение используемой автором схемы описания рисунка.

Подготовка материала для анализа окраски

Зафиксированных в этиловом спирте (96 %) моллюсков вскрывали, раковины очищали от мягких тканей и высушивали на воздухе при комнатной температуре. С наружной поверхности створок аккуратно удаляли загрязнения и обрастания. Проводился анализ только правых створок раковин моллюсков, т.к. нами и ранее другими авторами (Протасов, Горпинчук, 1997) была отмечена латеральная асимметрия окраски раковин, оценка которой не входила в наши задачи.

Степень пигментированности раковин дрейссен

Описание метода

Степень пигментированности раковин дрейссен оценивали по оригинальной методике колориметрического анализа (Изюмов, Павлова, 2008). Обработку изображений створок моллюсков, полученных в одинаковых для всех выборок условиях с помощью цифровой фотокамеры, проводили с использованием программы Image-Pro Plus 3.0. Для каждой створки определяли среднее значение яркости (Density Lum (DL)). Значение DL соответствует

количеству отражённого света: при полном отражении света (чисто белый цвет) $DL=255$, при полном поглощении (чисто чёрный цвет) $DL=0$. Таким образом, данный показатель обратно пропорционален степени пигментированности створок. Полученные данные обрабатывали в программе Statistica. Для оценки различий между выборками применяли тест Манна-Уитни; корреляционный анализ проводили с помощью критериев Пирсона и Спирмена.

Степень пигментированности раковин дрейссен

Колориметрический анализ показал, что индивидуальные значения индекса яркости DL варьируют в диапазоне 86,7 – 226,0 для *D. polymorpha* и 112,7 – 228,2 для *D. bugensis*. Крайние значения присущи особям, не имеющим чётко выраженного контрастного рисунка. Моллюски с разнообразными полосами имеют средние значения показателя яркости.

Средневыборочные значения DL варьируют от 115,9 до 165,8 у *D. polymorpha* и от 137,2 до 190,7 у *D. bugensis*. Во всех синтопных выборках *D. bugensis* имеет большее среднее значение DL (у представителей этого вида более светлые раковины), чем *D. polymorpha* (различия статистически значимы во всех случаях; тест Манна-Уитни, $p < 0,05$). Причиной более светлой окраски *D. bugensis* может служить более слабая, в сравнении с *D. polymorpha*, пигментированность брюшной поверхности раковины, а также видовые особенности встречаемости различных типов рисунка – у *D. bugensis* более распространены типы рисунка, сопровождающиеся слабой пигментацией.

Среди представителей *D. polymorpha* наиболее низкими значениями DL обладают моллюски из Рыбинского и Горьковского водохранилищ (станции Рыбинская ГЭС и Мальгинская воложка соответственно), из р. Дуная, наиболее высокими – из Чограйского вдхр., канала РР-1, р. Ахтубы.

Самые низкие значения DL среди *D. bugensis* отмечены у моллюсков со станции Городок Рыбинского вдхр. Высокие показатели этого индекса характерны для моллюсков из Великих Американских озёр. Наиболее светлыми являются *D. bugensis* из оз. Мичиган, где этот вид представлен формой *profunda*. Отличия выборок из этого водоёма от остальных статистически значимы (тест Манна-Уитни, $p < 0,05$ во всех случаях). Отметим, что *D. polymorpha* из оз. Мичиган не отличается средними значениями индекса яркости от большинства выборок.

В проявлении признака DL у дрейссен наблюдается клинальность: с увеличением широты его значение уменьшается – моллюски становятся темнее (для *D. polymorpha* R (по Спирмену) = - 0,60, для *D. bugensis* R = - 0,75 ($p < 0,05$ в обоих случаях)).

Выявлена параллельность изменений DL от станции к станции у двух видов (рис. 11). Коэффициент корреляции R составляет 0,64 ($p < 0,05$). Наименьшая согласованность наблюдается в выборках из МЖБ и оз. Мичиган.

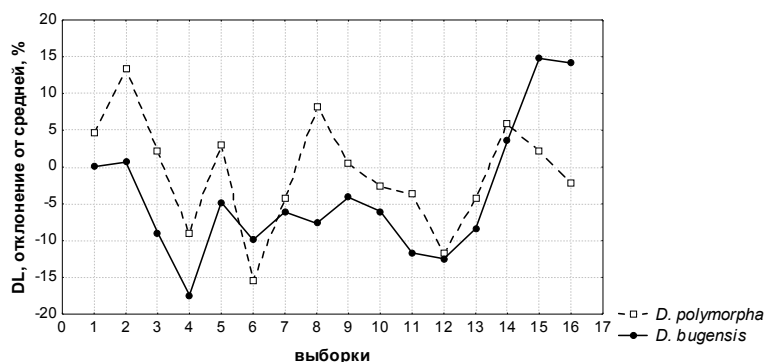


Рис. 11. Изменения индекса яркости DL у двух видов дрейссен в синтопных выборках. Обозначения выборок: 1 – оз. Шароны; 2 – р. Ахтуба-1; 3 – р. Ахтуба-2; 4 – 6, 9 – 11 – станции Горьковского вдхр.; 7 – Белинский банк; 8 – МЖБ; 12, 13 – станции Рыбинского вдхр.; 14 – оз. Эри; 15 – оз. Мичиган-1; 16 – оз. Мичиган-2.

Изменчивость рисунка

Описание метода

В результате визуального анализа было выявлено, что участки раковин дрейссен, разделённые годовыми линиями, обычно имеют различный рисунок, то есть при образовании линии происходит смена окраски. Поэтому при описании окраски необходимо учитывать всю последовательность рисунков на раковине, сменяющих друг друга в онтогенезе моллюска.

В целом рисунок составлен поперечными и продольными элементами, которые могут сочетаться на одной раковине. Поперечные компоненты разделялись по степени их изогнутости: от С – линии по всей высоте зигзагообразные, до А – ровные дугообразные линии (см. рис. 12). Промежуточными между ними были АС, Ad, АСs, АСi, АСs-d, АСi-d и АСs-i-d. К поперечным элементам условно отнесён D – светлая раковина без рисунка. Продольные элементы представлены одиночным широким радиальным лучом – светлым (Rd) или тёмным (Ro); множественными тонкими лучами (Rm); границей между участками с разными элементами, проходящей вдоль раковины (F).

Описанные элементы образуют типы рисунка. **Тип рисунка – сочетание элементов на одновозрастной части раковины**, которое мы полагаем операционной единицей изучения онтогенетической изменчивости окраски дрейссен.

Поперечные элементы образуют одноимённые простые типы и входят в составные, продольные элементы образуют только составные типы – в совокупности с другими. В целом для *D. polymorpha* отмечено 16 типов рисунка, для *D. bugensis* – 35.

Анализ рисунка заключался в учёте всех типов на раковинах дрейссен, сменяющих друг друга в онтогенезе моллюсков. При этом на каждой створке фиксировали последовательность смены типов в индивидуальном развитии, начиная от возраста 0 + (см. рис. 12). Часть раковины одного возраста имеет один

тип рисунка. Чем старше моллюск, тем больше типов рисунка несёт его створка. Возраст дрейссен определяли по годовым линиям, при этом учитывали распределение особей по длинам в выборке. После возраста 3+ смена типов рисунка на нашем материале не зафиксирована, поэтому учёт производился только до этого возраста.

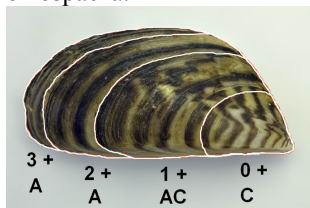


Рис. 12. Выделение типов рисунка на раковине *D. polymorpha*. Запись онтогенетической последовательности имеет вид С – АС – А – А.

Данные, полученные для индивидуальных створок, суммировались. Для каждой выборки получали частоты типов рисунка для возрастов 0+, 1+, 2+, 3+. Причём словосочетание «возраст 0+» относится к раковинам сеголеток (0+) и передним частям раковин до первой годовой линии (возраст 1 года) моллюсков более старших возрастов. «Возраст 1+» соответствует области раковины после первой годовой линии для годовиков (1+) и области между первой и второй годовыми линиями (возраст 2 года) всех моллюсков более старшего возраста. Таким образом, формулировка «возраст ...+» обозначает не моллюсков этого возраста, а части раковин, образованные в этом возрасте. Частоты встречаемости разных типов в выборках оценивали как отдельно по возрастам, так и в целом, суммируя данные по разным возрастам. Степень сходства популяций оценивали по критерию γ Животовского (Животовский, 1982). Этот же показатель использовали для расчёта расстояний между выборками: дистанции рассчитывали как разность между единицей и γ : $d = 1 - \gamma_{\text{жив}}$. По матрицам дистанций проводили кластерный анализ – методом взвешенного попарного среднего. Корреляционный анализ проводился по ранговому показателю Спирмена.

Суммарная встречаемость типов рисунка

В результате анализа выявлено, что типы рисунка на раковинах дрейссен делятся на основные, встречающиеся во всех популяциях, и второстепенные, характерные лишь для некоторых из них.

Для *D. polymorpha* основными являются С, АС, Ad, А, суммарная встречаемость которых варьирует от 73,8 до 100% в разных выборках. Рисунок представлен только этими типами в 6 из 26 проб (р. Ахтуба; Белинский банк; некоторые станции Рыбинского вдхр.). Из двенадцати второстепенных типов наиболее часто встречаются АСs и АСi, самые редкие – АFD, АCRo и DRo. Максимальное разнообразие наблюдалось в пробе с МЖБ (14 типов).

У *D. bugensis* к основным относятся типы А, ARm и Ad. Суммарная частота их в разных пробах варьирует от 34,1 до 96,6%. Частыми являются также типы АСi, ARd, ARdRm. Самые редкие, обнаруженные лишь в одной выборке, – АСs-d, АСsRd, CRm, АСi-dRm, CRdRm, АСsRdRm, АCRo, ARdRmRo, AdFD, ARmFD. Минимальное количество типов представлено в выборке со станции

Туношна Горьковского вдхр. (4 типа – А, ARd, ARm, ARdRm), максимальное – со станции Пучеж этого же водоёма (23 типа).

Общими для двух видов моллюсков являются 14 типов рисунка. Внутрипопуляционное разнообразие в среднем выше у *D. bugensis* (12,9 типов), чем у *D. polymorpha* (6,3 типа).

Подвид *D. p. andrusovi* и глубоководный экофенотип *D. bugensis profunda* отличаются от номинативных представителей видов наличием специфических типов рисунка (DRo и ACRo для первого и ACi-dRm, ACi-s-d, ACsRd, ACsRmRd, CRm, AdFD для второго).

Разнообразие типов рисунка в популяциях *D. bugensis* увеличивается с продвижением на юг (значение коэффициента корреляции составляет - 0,70, $p < 0,05$). Для *D. polymorpha* сходная тенденция наблюдается лишь за счёт *D. p. andrusovi* с МЖБ ($R = - 0,41$, $p < 0,05$); у подвида *D. p. polymorpha* количество типов не связано с географической широтой местообитания ($R = - 0,37$, $p > 0,05$).

Степень межвыборочного сходства, рассчитанная по показателю Животовского, в среднем выше для *D. polymorpha*, чем для *D. bugensis* (0,892 и 0,787 соответственно). Минимальные значения показателя отмечены для пар Дунай – Мичиган-2 (*D. polymorpha*) и Мичиган-2 – Туношна (Горьковское вдхр.) (*D. bugensis*). Максимальные – для выборок Тутаев – Туношна (обе относятся к Горьковскому вдхр.) (*D. polymorpha*) и Ахтуба – Шароны (*D. bugensis*). Минимальная степень сходства выявляется в парах выборок из сильно удалённых местообитаний, а максимальная – из близкорасположенных. Значения этого показателя в целом коррелируют с географическим расстоянием между популяциями (для *D. polymorpha* $R = 0,53$ и для *D. bugensis* $R = 0,29$, $p < 0,05$), однако $r_{жив}$ варьирует в широких пределах, как для близлежащих, так и для удалённых друг от друга популяций.

Встречаемость типов рисунка в разных возрастах

Общие закономерности

Наибольшее разнообразие рисунка наблюдается в самом раннем возрасте, наименьшее – в возрасте 3+. Для *D. polymorpha* в целом в возрасте 0+ отмечено 15 типов рисунка, в 1+ – 14, в 2+ – 11, в 3+ – 6. Для *D. bugensis* в возрастах от 0+ до 3+ выявлено соответственно 31, 29, 24, 10 типов рисунка.

Для некоторых типов обнаружена приуроченность к определённым возрастам. Так, для *D. polymorpha* тип С характерен для ранних периодов онтогенеза, его частота уменьшается от возраста 0+ к 3+. Встречаемость типа А, напротив, увеличивается к поздним возрастам. Описанная закономерность является «базовой» для *D. polymorpha*, отмечается во всех выборках, но в некоторых случаях отмечаются специфические отклонения от неё.

У *D. bugensis* одиннадцать типов рисунка встречаются только в возрастах 0+ и 1+. Типы, частоты которых увеличиваются с возрастом, – А и Ad. Это увеличение и можно считать «базовой» особенностью, характерной для выборок *D. bugensis*. В ранних периодах онтогенеза разнообразие типов чрезвычайно велико и набор их индивидуален для каждой выборки.

Сходство между выборками изменяется в онтогенезе у двух видов по-разному. Среднее значение показателя Животовского у *D. polymorpha* уменьшается с возрастом: с возраста 0+ до 3+ оно составляет последовательно 0,856, 0,856, 0,780, 0,730. У *D. bugensis* максимальное сходство отмечается в средние возраста (1+ и 2+) – $\gamma_{\text{жив}}$ составляет 0,736 и 0,729 соответственно, в 0+ и 3+ значения показателя равны 0,675 и 0,689 соответственно. Таким образом, по всем возрастам сходство между популяциями *D. bugensis* в среднем ниже, чем между таковыми *D. polymorpha*.

Локальные особенности

Описанная выше «базовая» закономерность распределения типов по возрастам характерна для всех выборок из Рыбинского и Горьковского водохранилищ, оз. Форелевого, вдхр. Перучица, р. Дуная. Отличия *D. polymorpha* из оз. Плещеево заключаются в очень низкой частоте типа С в возрасте 0+ и раннем появлении в онтогенезе типа Ad. Для особей из р. Северной Двины характерно преобладание типа С не только в возрасте 0+, но и в 1+. Для многих выборок отмечено отклонение от «базовой» схемы, выражающееся в высокой частоте типа А уже в ранних возрастах (пробы с Белинского банка, МЖБ, из канала РР-1, водохранилищ Чограйского и Камского, из озёр Эри и Мичиган). В целом для *D. polymorpha* можно отметить, что различия между популяциями касаются встречаемости в разные возраста основных типов С, АС, Ad и А. Редкие типы проявляют слабую возрастную и межпопуляционную изменчивость.

Главные различия между выборками *D. bugensis* выявляются по редким типам рисунка. Они отмечаются в основном в возрастах 0+ или/и 1+, в старших почти не встречаются, поэтому зависимость их частоты от возраста не обнаружена. Общая закономерность увеличения с возрастом частоты основных типов Ad и А отмечается для всех выборок, кроме мичиганских. Среди их представителей суммарная частота Ad и А почти не изменяется с возрастом. Тип ARm встречается обычно в 0+ и 1+, в старших возрастах он отмечен лишь для моллюсков из Рыбинского и Горьковского водохранилищ, Белинского банка и оз. Мичиган.

Последовательность смены рисунка в онтогенезе

Переход от возраста к возрасту может осуществляться с сохранением типа рисунка или с его сменой (например, в последовательности АС – АС – А – А смена происходит только при переходе от 1+ к 2+). В различных популяциях соотношение особей с «сохраняющимся» и «меняющимся» рисунком различно, однако в целом для вида *D. polymorpha* характерна более частая смена типов рисунка при переходе от возраста к возрасту, чем для *D. bugensis*. С увеличением возраста моллюсков у обоих видов сохранение типа рисунка наблюдается чаще.

Переход от типа к типу осуществляется не хаотически. Обычно в течение онтогенеза рисунок меняется от зигзагообразного (тип С) к дугообразному (тип А). Образно говоря, происходит «распрямление» линий с возрастом (см. рис. 12). Тип А может считаться «финальным»: после его осуществления рисунок не меняется, вне зависимости от возраста, в котором он появился. Описанный порядок характерен для *D. polymorpha*. У *D. bugensis* данная схема усложняется

из-за наличия многочисленных продольных элементов, которые имеют тенденцию к сохранению в нескольких возрастах.

Разнообразие последовательностей зависит от разнообразия типов рисунка в выборке. Так, для пробы *D. p. andrusovi* из МЖБ, в которой было выявлено наибольшее число типов рисунка, разнообразие рядов также максимально (25 в возрасте 1+). Для *D. bugensis* наибольшее число последовательностей в возрасте 1+ выявлено в пробе из р. Ахтубы (20).

В популяциях выделяются основные последовательности, встречающиеся чаще других, и редкие, отмечаемые у отдельных особей. Встречаемость основных рядов, однако, невысока и спектр последовательностей в основном составлен из большого числа редких рядов (рис. 13).

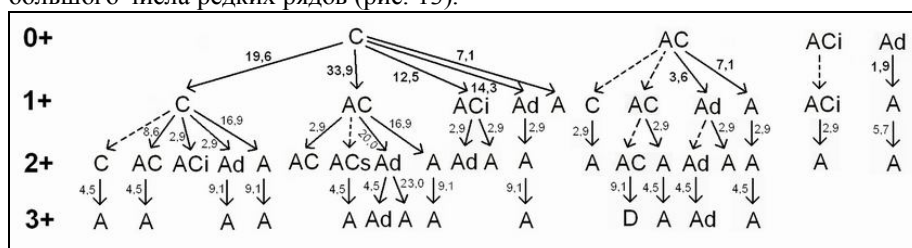


Рис. 13. Онтогенетическая схема смены рисунка у особей *D. polymorpha* (на примере выборки Перучица-2). Объединённая схема для моллюсков возрастов 1+ – 3+. Цифрами обозначены частоты встречаемости особей (в процентах), у которых отмечена данная последовательность в данном возрасте. Пунктиром обозначены переходы, не отмеченные в текущем возрасте, но выявленные у моллюсков старших возрастов.

Популяции из разных местообитаний одного водоёма различаются лишь второстепенными рядами. При значительном удалении они проявляют несходство и по основным последовательностям. Кроме того, по этому признаку выявляются географические закономерности. Так, для *D. polymorpha* из бассейна р. Волги последовательность С – А маркирует популяции южных водоёмов, а С – АС – северных. Для р. Северной Двины характерна последовательность С – С. Таким образом, в южных популяциях наблюдается быстрое «распрямление» линий рисунка в онтогенезе (от С к А без промежуточных стадий, уже к возрасту 1+), а в северных – более медленное (через промежуточные АС и Ad в возрастах 1+ – 2+); в самой северной пробе из нашего материала (из р. Северной Двины) тип С сохраняется дольше всего, он сменяется лишь в возрасте 2+.

Глава 5. Влияние отдельных экологических факторов на морфологические особенности дрейссен

Формирование любых признаков организма происходит по заложенной в генотипе программе под воздействием условий среды. В нашем исследовании рассмотрено влияние факторов течения, глубины и солёности на форму и окраску раковин дрейссен.

Течение

На моллюсках из Рыбинского и Горьковского водохранилищ выявлено, что выпуклость раковин зависит от скорости течения воды в местообитании: чем

выше скорость, тем выпуклость (В/Л) больше. Данная закономерность формообразования связана с необходимостью снижения сопротивления потоку воды в гидродинамически активной среде. Она характерна и для других моллюсков, обитающих в подобных условиях, – прежде всего, в приливно-отливных зонах морей.

Глубина

При сравнении моллюсков с разных глубин обнаружены статистически значимые различия по форме и окраске раковины у особей *D. bugensis*. У *D. polymorpha* такие различия не отмечены ни нами, ни другими исследователями (Claxton et al., 1998).

Глубоководные представители *D. bugensis* (*profunda*) из оз. Мичиган по сравнению с типичными имеют раковины с меньшей высотой и выпуклостью, слабее выраженным килевым перегибом, более выпуклым брюшным краем и более тонкими стенками. Для особей *profunda* характерны также более светлая окраска, наличие специфических типов рисунка и особенности распределения частот типов в разные возраста. По данным других исследователей, представители глубоководного экофенотипа имеют черты, характерные для моллюсков-эндобионтов: они частично погружены в грунт, вследствие чего их сифоны длиннее, а биссус развит гораздо слабее, чем у типичных представителей *D. bugensis* (Dermott, Munawar, 1993). Кроме того, для особей *profunda* характерен ряд физиологических адаптаций для успешной жизнедеятельности в условиях профундали. Основные из них – возможность созревания половых продуктов при низких температурах (Claxton, Mackie, 1998) и эффективное использование пищевых ресурсов (Baldwin et al., 2002).

Светлая окраска экофенотипа *profunda* является его характерной чертой (Dermott, Munawar, 1993) и, вероятно, обусловлена переходом к частично-эндобионтному образу жизни и обитанием на значительных глубинах. Перестройки обмена *D. bugensis*, связанные с жизнедеятельностью в условиях глубоководных местообитаний, могут затрагивать синтез пигментов и особенности функционирования клеток-хроматофоров мантии. Результатом этого может быть наблюдаемое нами снижение количества пигмента в раковине и/или доминирование определённых режимов работы хроматофоров, отличных от таковых у мелководных моллюсков.

Вследствие отсутствия влияния глубины на морфологическую изменчивость *D. polymorpha* мы предполагаем, что этот вид не обладает специфическими адаптациями к жизни на значительных глубинах. Наличие межвидовых различий по влиянию глубины на морфологию раковин мы связываем с происхождением таксонов: вид *D. bugensis* произошёл от глубоководных предков, *D. polymorpha* возникла в реках северной части Паратетиса и изначально была приурочена к мелководным местообитаниям (Старобогатов, 1994).

Солёность

Изучение морфологических особенностей дрейссен при повышенной солёности проводилось на выборках с МЖБ. Изменчивость представителей двух

видов имеет противоположную направленность: для *D. polymorpha* характерно снижение относительной высоты и выпуклости (крайние проявления этого процесса наблюдаются у *D. p. andrusovi*), для *D. bugensis* отмечено увеличение этих признаков.

При повышении солёности у *D. polymorpha* параллельно с изменениями формы происходят перестройки и водно-солевого обмена: уменьшается роль двухвалентных катионов и водного обмена и увеличивается роль одновалентных ионов и солевого обмена. Это позволяет моллюскам поддерживать гомеостаз в воде различной солёности (Карпевич, 1955). Отличия *D. p. andrusovi* от номинативного подвида заключаются также в особенностях окраски: диапазон варибельности степени пигментации у него шире и разнообразие типов рисунка гораздо выше. Мы полагаем, что физиологические перестройки при повышении солёности затрагивают и процессы синтеза пигментов и распределения их в раковине.

Известно, что *D. bugensis* является менее солеустойчивым видом, чем *D. polymorpha* (Антонов, Шкорбатов, 1990; Алексенко, 1991). Однако изучение особенностей обмена *D. bugensis* в средах разной солёности не проводилось. Поэтому мы можем только предполагать, что *D. bugensis* обладает меньшим адаптационным потенциалом к рассматриваемому фактору. Интересно отметить, что адаптация к солёности у *D. polymorpha* связана с образованием более мелких раковин. У *D. bugensis* – наоборот, особи с МЖБ – самые крупные в нашем материале.

Зародившись в реках Паннонского бассейна в позднем миоцене, *D. polymorpha* многократно пережила периоды осолонения, приобрела способность к выживанию в водах повышенной солёности и дала начало множеству ныне вымерших солоноватоводных подвидов. *D. bugensis* является более молодым видом, образовавшимся в эстуариях почти пресного Новозвксинского моря, солёность которого составляла 0 – 5 ‰ (Старобогатов, 1994). Таким образом, различия двух видов дрейссен по солеустойчивости сложились исторически и сохранились до настоящего времени.

Высокая изменчивость морфологических признаков дрейссен отражает варибельность условий обитания этих моллюсков. Приспособление к тем или иным условиям затрагивает разные системы организма. Из рассмотренных нами факторов – скорости течения, глубины и солёности – первый оказывает влияние лишь на форму раковины, последние два – и на форму, и на окраску. Причём изменения морфологии под воздействием течения гораздо менее значительны (касаются только относительной выпуклости раковины), чем под влиянием двух других факторов, в результате которого существенно меняются пропорции и очертания раковины, особенности пигментации и рисунка. Вероятно, обитание в условиях глубины или солёности требует более значительной перестройки обмена веществ, чем влияние течения. Различия эколого-морфологических черт двух видов мы связываем с особенностями происхождения и исторического развития.

Глава 6. Географические закономерности изменчивости морфологических признаков дрейссен

В результате нашей работы была выявлена корреляция широты местности с некоторыми морфологическими признаками дрейссен: с особенностями очертаний раковин, степенью пигментированности и изменчивостью рисунка.

Очертания раковины

Описанную выше зависимость формы брюшного края раковин от географической широты у дрейссен бассейна Волги и северо-западной части Каспия мы связываем с изменениями морфологических признаков в процессе расселения. Распространение дрейссен по Волге шло в направлении с юга на север, из мест с большими скоростями течения (нижние незарегулированные участки) в более спокойные (водохранилища). Вероятно, при этом необходимость в сильном прикреплении снижалась и признаки, необходимые для него, – значительная мощность биссуса и вогнутый брюшной край (Андрусов, 1897; Bell, Gosline, 1997) – перестали поддерживаться отбором и стали редки.

Степень пигментированности, количество типов рисунка и онтогенетические ряды

В результате колориметрического анализа для обоих видов дрейссен выявлено увеличение средней степени пигментированности раковин с юга на север. Изменение онтогенетических последовательностей с географической широтой у *D. polymorpha* заключается в более раннем переходе от зигзагообразного рисунка к дугообразному в южных популяциях и длительное сохранение зигзагообразного в северных. Мы полагаем, что обе закономерности связаны с особенностями протекания физиологических процессов у моллюсков в разных географических зонах под воздействием факторов с широтными градиентами (прежде всего, температурного). Это выражается, прежде всего, в дифференциальном частотном распределении типов рисунка в разных частях ареала. От наличия тех или иных типов рисунка в значительной степени зависят закономерности их смены в онтогенезе и средний уровень пигментированности в популяции.

Таким образом, географическая изменчивость дрейссен обусловлена особенностями расселения моллюсков и их адаптациями к некоторым факторам с широтными градиентами.

Глава 7. Параллелизмы в морфологической изменчивости *D. polymorpha* и *D. bugensis*

Параллельность изменчивости дрейссен оценивалась в совместных поселениях по характеру отклонения признаков от средних значений. Выявленные параллелизмы касаются вариабельности формы раковины (по стандартным габитуальным индексам) (рис. 12) и степени пигментированности (рис. 6). Степень согласованности морфологических изменений видов варьирует от станции к станции. В большинстве рассматриваемых местообитаний проявления морфологической изменчивости у двух видов дрейссен сходны, при этом моллюски представлены номинативными таксонами. В этих местообитаниях условия оптимальны для обоих видов (под этим выражением мы подразумеваем

отсутствие экстремальных проявлений факторов). В таких условиях дрейссены изменяются сходным образом, реакции их не имеют видовой специфичности. Мы объясняем это сходством их образа жизни.

В условиях, выходящих за границы оптимума хотя бы для одного вида, изменчивость имеет различный характер. Для изученного нами материала такими условиями являются значительные глубины (в оз. Мичиган) и повышенная солёность (на МЖБ). В результате их влияния проявляются несходные, видоспецифичные реакции на экологические факторы, что выражается образованием внутривидовых таксонов – *D. p. andrusovi* и глубоководного экофенотипа *D. bugensis profunda*. Специфичность реакций сформирована в ходе исторического развития.

Заключение

В морфологической изменчивости дрейссен можно выделить несколько составляющих. Во-первых, это черты, характерные для моллюсков с подобным образом жизни – эпибионтным с биссусным прикреплением. К ним относятся общая форма и пропорции раковин, особенности аллометрического роста, характер варибельности очертаний, преобладание степени варьирования относительной выпуклости (В/Л) над относительной высотой (Н/Л). Эти признаки сходны у двух видов дрейссен. Во-вторых, характеристики, сформировавшиеся в течение исторического развития таксонов, полученные от предков (предковых видов или более ранних поколений их вида): изменчивость формы и окраски раковины под действием факторов глубины и солёности. В данном случае наблюдаются различия между *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Третьей компонентой является «собственная», современная варибельность видов: различия морфологических черт между особями, между локальными популяциями одного водоёма, между популяциями различных водоёмов и т.п. Эта составляющая специфична для каждого вида дрейссен, сходные черты и параллелизмы являются совпадением вследствие влияния одинаковых факторов на родственные виды.

Выводы:

1. Анализ морфологических признаков моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* показал, что второй вид более изменчив по форме и окраске раковин.

2. В изменчивости двух видов дрейссен выявлены сходные черты, свойственные также другим двустворчатым моллюскам с эпибионтным образом жизни, прикрепляющимся к субстрату с помощью биссуса: мидиеобразная форма раковины, особенности аллометрического роста, характер внутривидовой варибельности очертаний раковины, большая степень варибельность выпуклости, чем высоты раковины.

3. Изменения морфологии представителей *D. polymorpha* и *D. bugensis* из совместных поселений в различных местообитаниях могут иметь согласованный или несогласованный характер. В условиях, оптимальных для обоих таксонов, морфологическая изменчивость у них однонаправлена, выявляются параллелизмы. В условиях, субоптимальных хотя бы для одного из них, проявляется несогласованность варибельности, её видоспецифичность. Последняя отмечена для популяций, обитающих на большой глубине или при повышенной солёности.

4. Для изменчивости степени пигментации раковин обоих видов дрейссен в ареале характерна клинальность: с продвижением на север раковины становятся темнее.

5. У *D. polymorpha* и *D. bugensis* из бассейна р. Волги зафиксирована направленность изменчивости формы брюшного края раковин: для представителей северных популяций характерен выпуклый брюшной край, для представителей южных – вогнутый.

6. Смена рисунка раковины в онтогенезе дрейссен имеет эколого-географическую обусловленность. Для популяций характерен специфический набор основных и второстепенных онтогенетических рядов. Наибольшее сходство этих рядов отмечено для географически близких популяций. Для *D. polymorpha* европейской части ареала выявлена широтная закономерность смены основных онтогенетических последовательностей.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Изюмов Ю.Г., Павлова В.В. Использование колориметрического метода для описания изменчивости окраски раковин *Dreissena polymorpha* (Dreissenidae, Bivalvia) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 5. С. 1 – 4.

Публикации в других изданиях:

2. Павлова В.В. Изменчивость формы раковины у *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* из России и США // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго межд. симпоз. по изучению инвазионных видов. Борок, Россия 27 сент. – 1 окт. 2005 г. Борок, 2005. С. 94 – 95.

3. Павлова В.В. Морфометрический анализ моллюсков рода *Dreissena* (Mollusca, Bivalvia) Рыбинского водохранилища // Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения. Сборник статей молодых ученых. Оренбург: Печатный дом «Димур», 2006. С. 87 – 94.

4. Павлова В.В. Особенности морфологической изменчивости раковин дрейссен // Моллюски. Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология (Седьмое (XVI) совещание по изучению моллюсков). Сборник научных работ. С-Пб: ЗИН РАН, 2007. С. 192 – 195.

5. Павлова В.В. Присутствие близкородственного вида может влиять на морфологию раковин дрейссен // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Збірник наукових праць. 2-й вип. Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка. 2006. С. 208 – 211.

6. Павлова В.В. Морфологическая изменчивость дрейссен (Dreissenidae, Bivalvia) Рыбинского водохранилища при совместном и раздельном обитании // Ruthenica. 2007. Т. 17 (№ 1-2). С. 73 – 77.

7. Павлова В.В. Сравнительный анализ окраски раковин дрейссен *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* с использованием колориметрического метода // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I-ой Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 103 – 106.