

УДК 594.1(4)+(7/8)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ РИСУНКА, СКУЛЬПТУРЫ И ФОРМЫ РАКОВИН *DREISSENA POLYMORPHA* В ЕВРОПЕЙСКОЙ И СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОЙ ЧАСТЯХ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА

А. А. Протасов

Институт гидробиологии НАН Украины, пр. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210 Украина

Получено 15 ноября 1999

Изменчивость признаков рисунка, скульптуры и формы раковин *Dreissena polymorpha* в европейской и североамериканской частях современного ареала. Протасов А. А. — Рассмотрены особенности фенотипов *Dreissena polymorpha* Pallas по признакам рисунка раковины, интенсивности окраски, ее формы на примере 16 популяций из Европы и Северной Америки. Обоснована точка зрения о южноевропейском происхождении популяций дрейссены Северной Америки.

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

The Variability of Characteristics of *Dreissena polymorpha* Shell Pattern, Sculpture, and Form in Europe and North-American Parts of Recent Areal. Protasov A. A. — The peculiarities of *Dreissena polymorpha* Pallas phenotypes in aspects of the shell pattern, melanisation and shape are discussed. Four populations from North America and twelve from Europe were investigated. The hypothesis of the South Europe origin of the American population is discussed.

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

Введение

Моллюск дрейссена (*Dreissena polymorpha* Pallas) уже в течение 200 лет расширяет свой ареал (Старобогатов, Андреева, 1994; Morton, 1997), заселив многие водоемы Европы. С начала 90-х гг. этот вид интенсивно расселяется и в водоемах Северной Америки. Его распространение по водоемам Европейского континента, а также источники заселения Американского материка неоднократно дискутировались (Биочино, Слынько, 1990; Smirnova, Biochino, Vinogradov, 1993).

Изменчивость интенсивности окраски, рисунка, скульптуры раковины исследовалась нами (Протасов, Горпинчук, 1997; Protasov, 1997; Протасов, 1998) и другими авторами (Биочино, 1994). Однако по поводу принципов выделения фенотипов и описания изменчивости рисунка раковины нет единого мнения, и вопрос этот требует дополнительного рассмотрения.

Мы считаем, что в основе формирования рисуночно-скульптурного фенотипа дрейссены лежат 5 исходных морф (верхний ряд на рисунке 1). При различной интенсивности темного пигмента (D) и светлого фона (C) рисунок формируется по концентрическим дугам и/или по радиусам, а также в виде нерегулярных пятен. Снижение интенсивности темного рисунка на светлом фоне до его исчезновения приводит к появлению раковины чисто светлой (C₂), а полная пигментация приводит к формированию чисто темной раковины (D₂). Сочетания основных типов формирования рисунка и создают все его разнообразие. Так, наличие темного безрисуночного поля и светлого, разделенного радиально (E) может быть дополнено, например, дуговидным рисунком (EG). Если радиальные смещения на дуговидном рисунке имеют локальный характер, формируется рисунок зигзагообразный (F), волнообразный (J) или лучевой (K). Очень крупный зигзагообразный рисунок может быть представлен в виде его отдельного варианта (H).

Раковина может быть гладкой, то есть скульптура раковины отсутствует. Но если скульптура имеется, то представлена либо радиальными кольцами нарастания (M), либо вмятинами или бугорками (N).

Материал и методы

Рассматриваемый в данной работе материал получен в 16 точках современного ареала дрейссены (табл. 1, рис. 2). Для описания элементов рисунка (фенов) использовали буквенную схему (рис. 1) (Протасов, Горпинчук, 1997); степень меланизации (преобладание более светлых или более темных участков в рисунке раковин) определяли по 7 градациям с помощью предложенного ранее коэффициента меланиза-

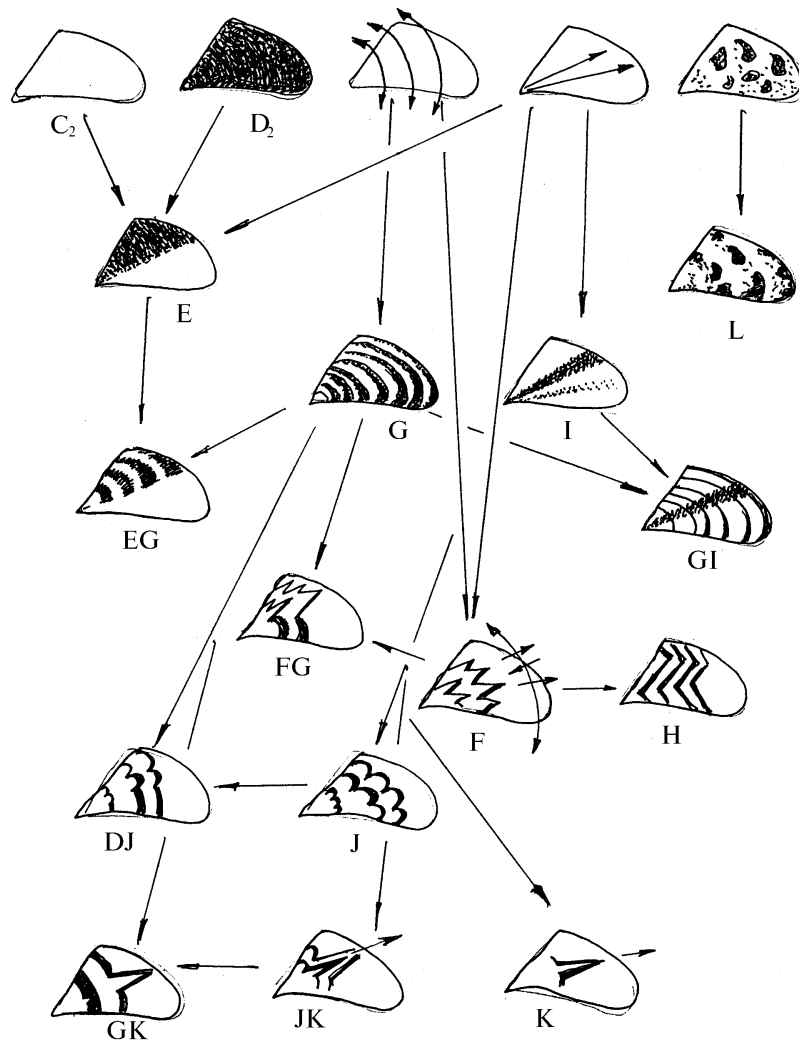


Рис. 1. Схема формирования фенотипов рисунка и скульптуры раковины *Dreissena polymorpha* (объяснения в тексте).

Fig. 1. Scheme of pattern and sculpture phenotype forming on shell of *Dreissena polymorpha*.

ции (K_m), рассчитываемого как сумма произведений частот каждой из семи градаций меланизации и констант от 0 до 1, при допущении, что переход к каждой более меланизированной градации увеличивал константу на $1/6$ (Протасов, 1998). Сходство в распределении частот фенотипов, а также их сочетаний (фенотипов) определяли по показателю сходства — g и критерию идентичности — I Л. А. Животовского (1982), а также по показателю — I_n (Hedrick, 1975). Кроме рисунка и интенсивности окраски изучали также особенности формы, скульптуры раковины. С каждой станции были отобраны по 100 особей размером от 6 мм в естественном (как в природе в данной популяции) соотношении размерных групп (с шагом 5 мм). Всего обработано около 3200 раковин моллюсков.

Результаты и обсуждение

Общий тон окраски раковин во всех исследованных точках ареала различался мало: рисунок формировался в основном из элементов от темно-охристого до оливково-черного цвета на светлом охристом или сером фоне. Следует отметить очень малую изменчивость по цвету раковины: если между отдельными точками были отличия в отмеченном выше диапазоне цветовых вариаций, в пределах одного водоема моллюски не отличались по общему цвету раковины.

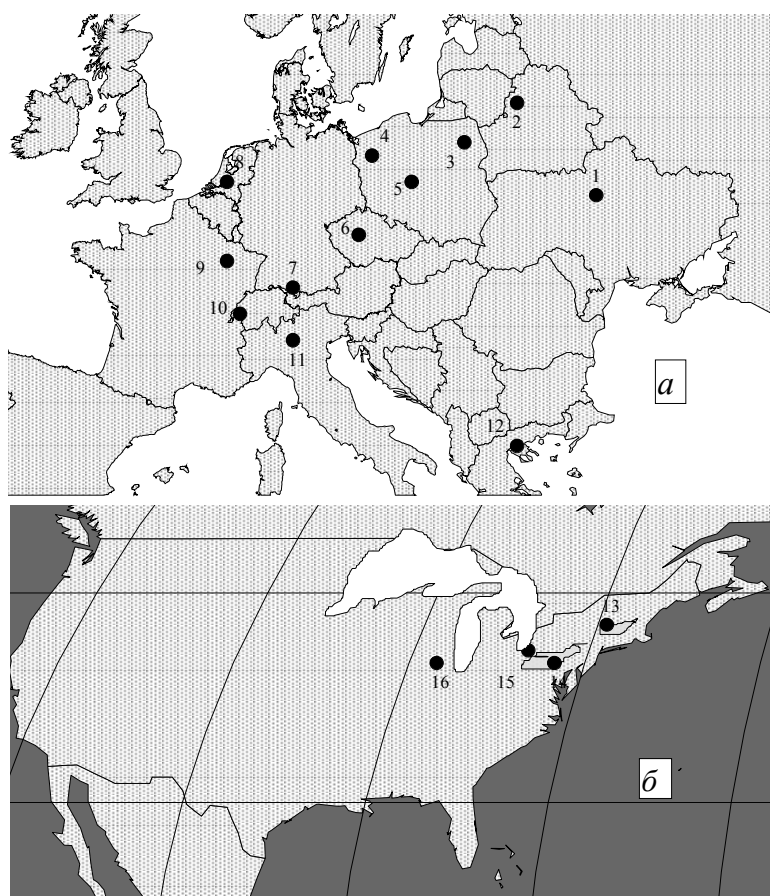


Рис. 2. Расположение исследованных популяций в европейской (а) и американской (б) частях ареала *Dreissena polymorpha*.

Fig. 2. Investigated population location in Europe (а), and American (б) parts of *Dreissena polymorpha* areal.

Доля светлых раковин с малозаметным светлым рисунком (C_2 +любой рисунок, например G) в популяциях была невысокой, однако в оз. Волви достигала 23%. Следующая градация — C_2D_1 (преобладание светлого фона над темным рисунком) — достигает здесь и в американской популяции № 16 уже 40%. В большинстве же популяций преобладали сочетания C_1D_1 , то есть одинаковые площади на раковине темного рисунка и светлого фона (рис. 3). Доля темных без рисунка и светлых раковин была незначительной: наибольшая — (около 10%) — в днепровской популяции (№ 1), в других она составляла не более 1%, либо они полностью отсутствовали.

Максимальные значения коэффициента меланизации отмечены для популяций № 1 (р. Днепр) — 0,669, № 5 (Можеславский канал) — 0,616, № 13 (оз. Онтарио) — 0,604; наименьший коэффициент — 0,341 отмечен для дрейссены оз. Волви. В направлении с востока на запад, а также с севера на юг в популяциях имеется слабо выраженная тенденция снижения коэффициента меланизации.

Изменчивость и разнообразие рисунка раковины определяли частотами фенотипов E–L, учитывая ростовую и другую скульптуру (фены M и N). Из фенотипов рисунка частота встречаемости была наибольшей у дуговидного элемента G (до 0,653), волнообразного J (до 0,312) лучевидного K (до 0,310). Следует отметить, что в североамериканских популяциях частота фена G была выше, чем в большинстве европейских: $0,5910 \pm 0,0570$ и $0,4430 \pm 0,0601$, соответственно; в то же время, в европейских (за исключением оз. Волви) явно выше частота фена K — $0,2245 \pm 0,0827$ против $0,1117 \pm 0,0233$ в американских популяциях.

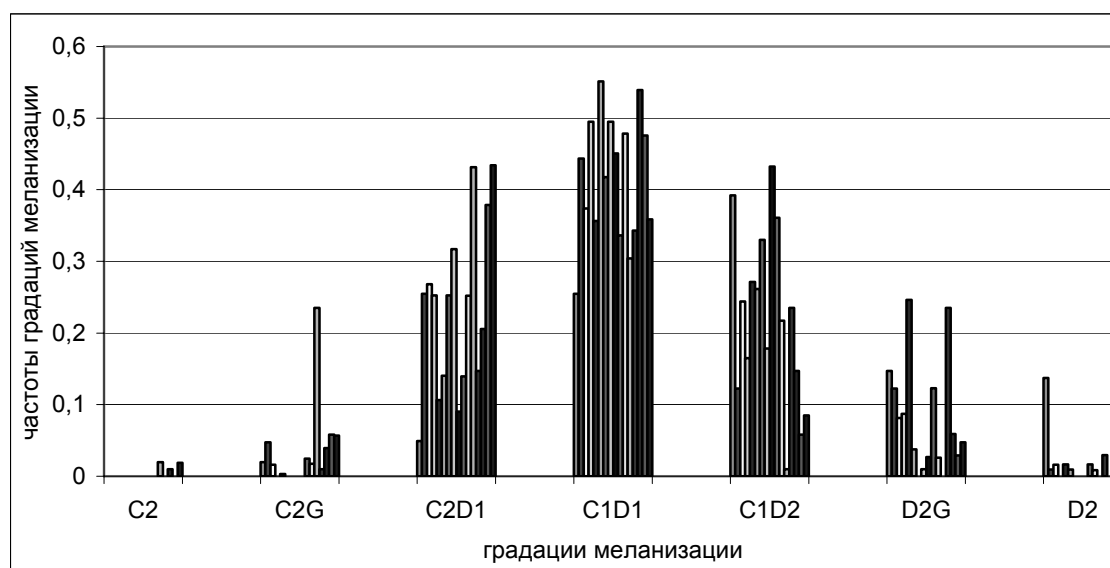


Рис. 3. Распределение частот градаций меланизации в исследованных популяциях *Dreissena polymorpha* (последовательность как в таблице 1).

Fig. 3. Frequencies of melanization level in population *Dreissena polymorpha* (succession as in table 1).

Оценка внутривидового разнообразия по показателю среднего числа морф μ (Животовский, 1982) позволяет сделать заключение о значительных различиях между популяциями. При расположении популяций с востока на запад имеет место общее снижение показателя μ . В целом при достаточно большом диапазоне μ среднее значение для европейских популяций несколько больше ($4,6476 \pm 0,800$), чем для американских ($4,0978 \pm 0,530$). При расположении на графике значений μ с севера на юг можно проследить для европейских популяций сначала повышение от 3,580 (популяция 2) до 6,136 (популяция 1), а затем снижение (рис. 4).

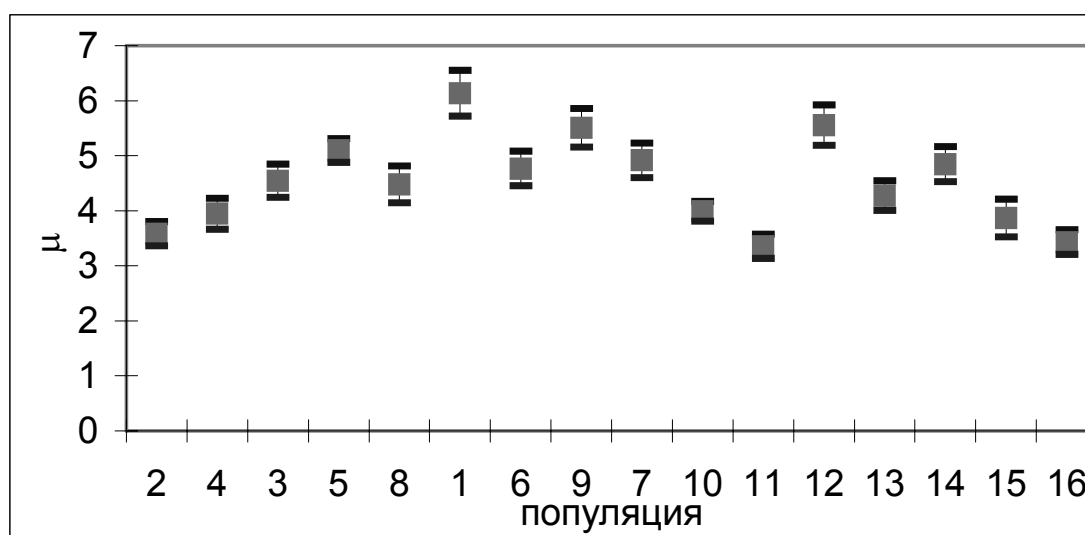


Рис. 4. Изменения значений показателя μ в популяциях при их расположении с севера на юг.

Fig. 4. The change of μ value in populations from north to south.

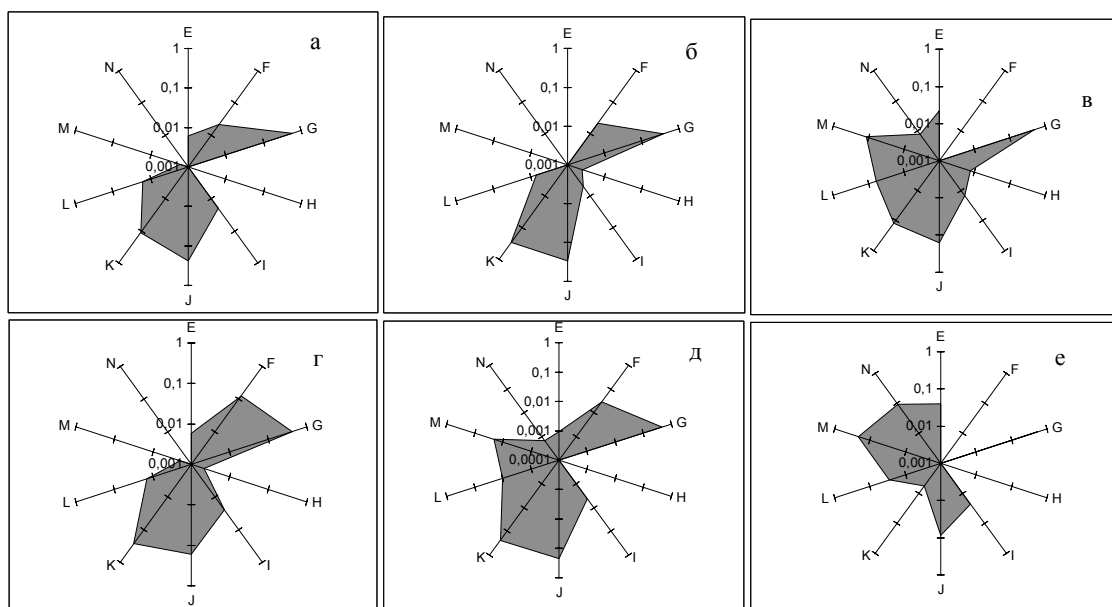


Рис. 5. Частоты фенев Е–N, усредненные для популяций, сходных по критерию γ : 13–16 (а); 2, 4, 8 (б); 1 (в); 7, 9 (г); 3, 5, 6, 10, 11 (д); 12 (е). Масштаб логарифмический.

Fig 5. Frequencies of phenes E–N, mean for similar in criterion γ populations: 13–16 (a); 2, 4, 8 (б); 1 (в); 7, 9 (г); 3, 5, 6, 10, 11 (д); 12 (e). Log scale.

Изменения доли редких морф в популяциях (показатель h ; Животовский, 1982) в целом были незначительными (около 0,30), и только в популяции 10 (Женевское озеро) отмечена меньшая величина ($0,202 \pm 0,036$), а для одной из американских (№ 15) — большая ($0,447 \pm 0,049$).

Можно выделить «оригинальные», имеющие по показателю I_n наименьшие средние показатели, т. е. наименьшее сходство с прочими: популяция оз. Волви (0,7815), оз. Инско (0,8861), в то время как для других показатель был выше (0,9100). Для показателя сходства γ учитывали минимальные значения для каждой популяции (то есть наибольшую близость γ к 1) в том случае, если критерий I был меньше табличного значения χ^2 . Для двух популяций (оз. Волви и р. Днепр) все значения γ (сходство с другими станциями) были с большой достоверностью ($p > 0,999$) отличны от 1.

Результаты сравнения по γ показали, что американские популяции образуют отдельную группу, а в европейских можно выделить 3 группы и 2 самостоятельные точки с характерными для каждой частотами фенев (рис. 5).

Для американских популяций характерны наибольшие частоты фена G, невысокие значения частот фена K, для популяций 7 и 9 отмечена повышенная частота фена F (зигзагообразный рисунок) и пониженная частота волнообразных (J) элементов рисунка. Из европейских популяций северо-западная группа (2, 4, 8) отличается от юго-западной (3, 5, 6, 10, 11) большей частотой фена J, но меньшей G, а также меньшей частотой фена I, отсутствием фена E и скульптуры. Для популяций из р. Днепр и оз. Волви характерно увеличение частот фена M — ростовой скульптуры в виде колец нарастания раковины.

Частоты отдельных элементарных признаков являются характеристикой популяции, и в определенном сочетании они создают фенотип, свойственный каждой особи. Частоты фенотипов в популяции могут быть рассмотрены самостоятельно и как частоты фенев.

Как наиболее распространенные и часто встречающиеся можно выделить 6 фенотипов (без учета градаций показателей C и D): CDGJK, CDGJ, CDJ, CDJK, CDGK,

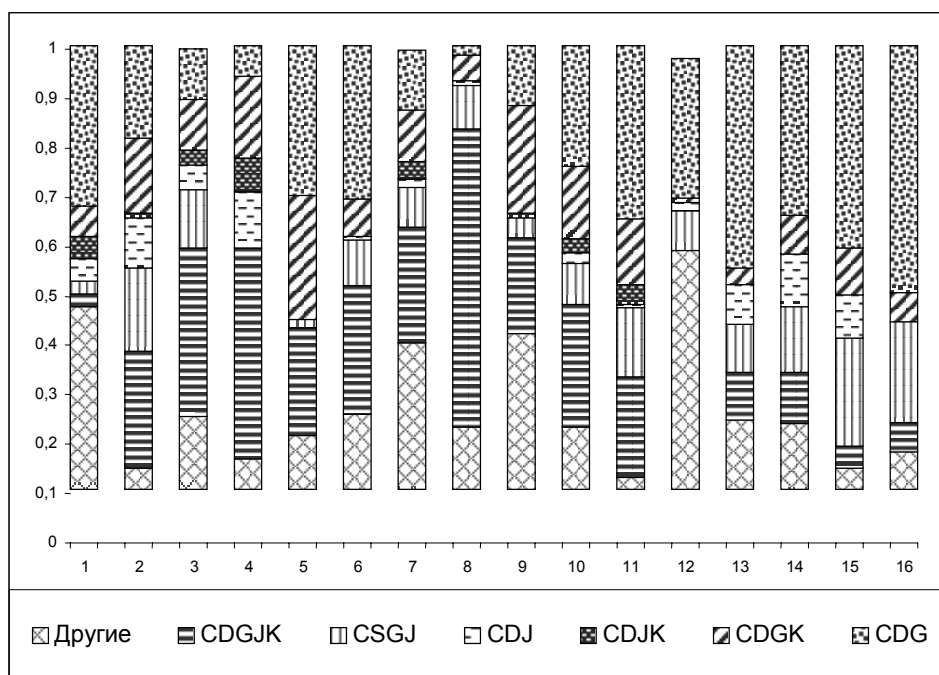


Рис. 6. Соотношение частот фенотипов рисунка в популяциях.

Fig. 6. Frequencies of phenotypes in populations.

CDG. Только в 4 популяциях доля других фенотипов была существенной — более 30% (рис. 6).

В некоторых популяциях доминирование одного фенотипа значительно, например, фенотипа CDGJK в популяции 8, CDG в популяции 10 — более 50%. В других же отсутствует выраженный доминирующий фенотип, как, например, в популяции оз. Нарочь или оз. Женевском.

Для сравнения популяций по частотам фенотипов были проведены расчеты показателя сходства γ и критерия идентичности I . Американские популяции с доминированием фенотипа CDG представляют собой единую группу при значительном сходстве между собой (при общем сходстве отсутствие в популяции 15 фенотипа CDJ несколько снижает ее сходство с другими американскими).

Группа европейских популяций далеко не однородна. Большим сходством обладают популяции озер Боденского и Мозель (7 и 9) — сходство по частотам фенотипов совпадает с распределением фенотипов. Кроме сходства в распределении указанных выше фенотипов у них сходны и «прочие» — это фенотипы CDGJK.

Сильное доминирование фенотипа CDGJK характерно для популяции оз. Маарсевиен (8). Критерий идентичности был меньше χ^2 в группе популяций 6, 10, 11, что свидетельствует об их сходстве. Также сходными по составу и частотам фенотипов оказались популяции 2 и 3 (оз. Нарочь и оз. Ханча). Состав фенотипов сохраняется, но все более увеличивается доля фенотипа CDGJK в ряду оз. Нарочь–Ханча–Инско–Маарсевиен, т. е. с востока на запад.

Группы выделенных фенотипов можно разделить и по другому критерию — имеющие фен J в сочетании с другими и фен G. Соотношение суммарных частот этих фенотипов в американских популяциях ниже 1, то есть явно преобладают «G-фенотипы». В европейских популяциях, при расположении их в направлении север–юг (табл. 1) прослеживается четкая тенденция снижения показателя J/G, то есть доли J-фенотипов к доле G-фенотипов.

Таблица 1. Соотношения J- и G-фенотипов в европейских и североамериканских популяциях при расположении их с севера на юг

Table 1. J and G phenotypes ratio in Europe and American populations in North to South direction

Популяция	Водоем	Страна	J/G
2	оз. Нарочь	Беларусь	1,52
4	оз. Инско	Польша	2,70
3	оз. Ханча	Польша	1,45
8	оз. Маарсевен	Нидерланды	4,14
5	канал Можеславский	Польша	0,43
1	р. Днепр	Украина	0,26
6	водохр. Зиливка	Чехия	0,67
9	оз. Мозель	Франция	0,37
7	оз. Боденское	Германия	0,69
10	оз. Женевское	Швейцария	0,75
11	оз. Гарда	Италия	0,80
12	оз. Волви	Греция	0,13
13	оз. Онтарио	Канада	0,43
14	оз. Эри	Канада	0,67
15	оз. Лун Лэйк	США	0,69
16	оз. Уайт Стар	США	0,46

Увеличение к югу частот фенотипов с дуговидным рисунком отмечено и для Восточной Европы (Биочино, 1994). Явно выраженное преобладание дуговидного рисунка у американской дрейссены может свидетельствовать об южно-европейском источнике заселения американских водоемов, хотя и своеобразие условий среды, безусловно, нашло свое отражение в характере изменчивости. Следует отметить, что американские популяции находятся намного южнее большинства исследованных европейских.

Особенности формы раковины учитывали по принципу отклонения от «нормы» чаще всего встречающегося сочетания морфометрических показателей (Протасов, Горпинчук, 1997). В популяции 2 (оз. Нарочь) около 8% особей имели низкую раковину (отношение длины к высоте более 1,5), в Днепре — 3%, а у 12%, напротив, раковина была высокой (длина/высота менее 1,5). Еще большей частота высокой раковины была в популяции оз. Волви — 16%. Кроме того, здесь у 8% раковин отмечен признак тупоносости — резкое смещение верхушки раковины вперед. На фоне в целом малой изменчивости формы в других популяциях, раковины дрейссены оз. Волви очень изменчивы. В связи с этим следует отметить мнение Я. И. Старобогатова и С. И. Андреевой (1994) о том, что в Греции обитает всего 2 вида дрейссен — *Dreissena hellenika* и *D. minor*. Однако в значительной части имеющейся у нас выборки, раковины ближе по очертаниям, например, к приводимой Я. И. Старобогатовым (1994) *D. elata abchasica*. В то же время, D. Strayer (1991), характеризуя европейскую часть ареала *D. polymorpha*, вполне определенно указывает и на ее присутствие в Греции. Мы склоняемся к мнению, что выборка из оз. Волви принадлежит популяции *D. polymorpha*, однако следует отметить ее чрезвычайно большую изменчивость. В связи с этим можно заметить, что некоторые выборки, например, 8 (оз. Маарсевен), 9 (оз. Мозель), совершенно не обладают изменчивостью формы, в то время как другие (из р. Днепр, оз. Волви) имеют большую изменчивость.

За относительно небольшой период времени ареал дрейссены значительно расширился (Ludianskiy, 1993). Имеются работы, в которых проведено сравнение фенотипов европейских и североамериканских популяций *D. polymorpha* (Smirnova, Biochino, Vinogradov, 1993; Биочино, 1994). Литературные и наши данные указывают на южноевропейские популяции дрейссены как наиболее вероятный источник происхождения северо-американских популяций.

Как было показано ранее (Протасов, 1998), при сравнении средне-днепровских и южноукраинских популяций коэффициент меланизации к югу значительно снижается. Для западноевропейских популяций также отмечена сходная тенденция. Однако североамериканские популяции, самые южные из всей нашей выборки, по степени

меланизации были на уровне европейских, а одна (13) имела один из наибольших коэффициентов меланизации — 0,604. Как было показано нами (Протасов, 1998), интенсивность окраски может довольно значительно изменяться даже в пределах сравнительно небольшой системы озер.

Окраска раковины двустворчатых моллюсков формируется в известковом слое клетками края мантии (Попов, 1990). У дрейссены (рис. 1) 2 основных направления формирования рисунка, что делает его достаточно сложным и разнообразным. Имеются данные о сложной генетической обусловленности рисунка раковины (Newkirk, 1980) и ее цвета (Столбова, Пиркова, Ладыгина, 1996). Таким образом, рисуночный фенотип может быть основой для сравнения различных популяционных групп, их взаимосвязей, поскольку является не случайным набором элементов, а обусловлен генетически и связан с факторами среды.

Большая изменчивость, разнообразие рисуночного фенотипа — лишь часть той разнокачественности популяций, которая, по словам А. И. Шилова (1984), в пределах общего видового ареала выступает как «гарантийный механизм» устойчивости вида в целом и лежит в основе чрезвычайно высокой способности *Dreissena polymorpha* к расширению ареала.

Благодарности

Автор приносит глубокую благодарность белорусским коллегам А. Ю. Каратаеву и Л. Е. Бурлаковой за материал из американских и западноевропейских водоемов, канадскому гидробиологу Т. Уилсону за пробы из Великих озер (Канада), Б. Здановскому за материал из оз. Ханча (Польша).

- Биочино Г. И., Слынько Ю. В. Популяционная структура *Dreissena polymorpha* Pallas в ареале // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. — Минск : Наука і тэхніка, 1990. — С. 130–135.
- Биочино Г. И. Полиморфизм и географическая изменчивость // Дрейссена. *Dreissena polymorpha* (Pall) (Bivalvia, Dreissenidae) Систематика, экология, практическое значение. — М. : Наука, 1994. — С. 56–66.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. — М. : Наука, 1982. — С. 38–45.
- Попов С. В. Микроструктура раковины // Методы изучения двустворчатых моллюсков / Под ред. Г. Л. Шкорбатова, Я. И. Старобогатова. — Л., 1990. — С. 32–37.
- Протасов А. А., Горпинчук Е. В. О фенетической структуре популяций *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Гидробиол. журн. — 1997. — 33, № 2. — С. 21–32.
- Протасов А. А. Интенсивность окраски раковин как фенотипическая характеристика популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Mollusca) // Экология. — 1998. — № 6. — С. 479–482.
- Старобогатов Я. И., Андреева С. И. Ареал и его история // Дрейссена. *Dreissena polymorpha* (Pall) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. — М. : Наука, 1994. — С. 47–55.
- Столбова Н. Г., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Наследование цвета раковины у мидии *M. galloprovincialis* Lam. // Цитология и генетика. — 1996. — 30, № 6. — С. 62–65.
- Шилов А. И. Уровни разнокачественности в популяционных системах и их экологическое значение // Экология. — 1984. — № 2. — С. 3–9.
- Hedrick P. W. Genetic similarity and distance: comments and comparisons // Evolution. — 1975. — 29. — P. 362–366.
- Ludianskiy M. Recent introduction of *Dreissena* and other forms into North America — the Caspian Sea/Black Sea connection // Zebra mussel. Biology, impact and control. — Boca Raton : Lewis Publishers, 1993. — P. 699–704.
- Morton B. The aquatic nuisance species problem: a global perspectives and review // Zebra mussels and aquatic nuisance species. — Chelsea : Ann Arbor Press, 1997. — P. 1–54.
- Newkirk G. F. Genetics of shell color in *Mytilus edulis* (L.) and the association of growth rate with shell color // J. Exp. Mar. biol. ecol. — 1980. — 47, N 1. — P. 89–94.
- Protasov A. The phenotype diversity of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas) populations from Ukraine, Byelorussia and Poland // Seventh International Zebra Mussel and Aquatic Nuisance Species Conference (28–31 January, 1997, New Orleans). — New Orleans, 1997. — P. 139–145.
- Smirnova N., Biochino D. I., Vinogradov G. Some aspects of the Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the former European USSR with morphological comparisons to Erie // Zebra mussel. Biology, impact and control. — Boca Raton : Lewis Publishers, 1993. — P. 217–226.
- Strayer D. Projected distribution of the Zebra mussel, *Dreissena polymorpha* in North America // Can. J. Fish. Aquat. — 1991. — 48. — P. 1389–1395.