

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *DREISSENA BUGENSIS* (*BIVALVIA, DREISSENIDAE*) ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (С ОПИСАНИЕМ ГЛУБОКОВОДНОГО ЭКОТИПА)

© 2016 Павлова В.В.*, Пряничникова Е.Г.

ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
Россия, Ярославская область, Борок 152742
E-mail: * verasmi@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2014

Двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* в Чебоксарском водохранилище представлен двумя экотипами – типичным (мелководным) и глубоководным. Этот водоём – единственный в европейской части ареала вида, где обитает глубоководная морфа. Два экотипа различаются морфологически (по соотношению высоты, выпуклости и длины раковин, по общим очертаниям, силе развития биссуса) и экологически (занимают участки водоёма, сильно различающиеся по условиям). Морфологическое разнообразие глубоководной морфы ниже, чем типичной.

Ключевые слова: *Dreissena bugensis*, Чебоксарское водохранилище, экология, морфология, геометрическая морфометрия, глубоководный экотип.

Введение

Двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* является одним из наиболее активных видов-вселенцев. До начала 1940-х гг. область распространения этого вида ограничивалась нижним течением рек Ингульца и Южного Буга и Днепро-Бугским лиманом, но затем *D. bugensis* начала подниматься вверх по течению Днепра, заселяя сооружаемые водохранилища [Андрусов, 1897; Журавель, 1967]. К началу 1990-х гг. она проникла в бассейны Днепра, Днестра, Дона, Волги [Антонов, 1993; Харченко, 1995; Zhulidov et al., 2004]. Примерно в это же время *D. bugensis* и ещё один вид дрейссенид *D. polymorpha* пересекли Атлантический океан с балластными водами судов и попали в Североамериканские Великие озёра [May, Marsden, 1992]. Почти сразу после обнаружения дрейссен в Великих озёрах, в оз. Эри был найден

глубоководный экотип *D. bugensis*, которому было дано название *profunda* [Dermott, Munawar, 1993]. Внешне его представители отличаются от типичных *D. bugensis* более светлой и удлинённой раковиной, с закруглённым брюшным краем, с вздутием на передне-брюшной части раковины, удлинённым вводным сифоном [Dermott, Munawar, 1993]. Кроме того, нерест у глубоководных особей проходит при более низкой температуре, чем у мелководных [Claxton, Mackie, 1998]. Экотип *profunda* был выявлен также в американских озёрах Онтарио [Claxton et al., 1998], Мичиган [Nalepa et al., 2009] и Гурон [Nalepa et al., 2013].

В бассейне Волги *D. bugensis* была обнаружена впервые в 1992 г., в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах [Антонов, 1993]. К концу 1990-х гг. она заселила акватории от верхневолжских водохранилищ

до Северного Каспия [Орлова и др., 1999; Орлова, Щербина, 2002]. В Чебоксарском водохранилище *D. bugensis* впервые была отмечена в 2005 г. В это время вид был представлен многочисленными поселениями в озёрной и приплотинной частях водоёма. Наиболее массовые скопления отмечены на глубинах 14–16 м на серых илах. *D. polymorpha*, обитавшая в этом водохранилище со времени его сооружения, была вытеснена *D. bugensis* из нижней части водоёма. Она отмечена в небольших количествах в верхней речной части водохранилища и в устьях рек Ока и Сура [Фролова, Баянов, 2008].

В 2009 г. в Чебоксарском водохранилище были обнаружены представители *D. bugensis*, морфологически сходные с глубоководным экотипом *profunda*. Это первая и пока единственная находка данного экотипа в европейской части ареала. Поселения особей *profunda* были выявлены в наиболее глубоком участке водоёма (24–26.5 м) в районе воздействия Новочебоксарской ГЭС. На остальных обследованных участках, где глубины не превышали 16.7 м, отмечены только типичные представители вида [Pavlova, 2012].

Дрейссены – важнейшие компоненты экосистем, в значительной степени определяющие их облик (структуру и функционирование) [Дрейссена, 1994; Bunnell et al., 2009]. Они являются объектом питания важных промысловых рыб. Дрейссены Чебоксарского водохранилища изучены чрезвычайно слабо. При этом бентосоядные рыбы (лещ, плотва), для которых исследуемый моллюск служит кормовым объектом, могут составлять 60% биомассы ихтиофауны данного водоёма [Минин, 2012]. Настоящая публикация посвящена анализу экологических и морфологических особенностей *D. bugensis* (как типичного, так и глубоководного экотипа) в Чебоксарском водохранилище.

Материал и методы

Пробы моллюсков рода *Dreissena* были собраны в Чебоксарском водохранилище в июне 2009 г. Сбор осуществлялся с помощью донного трала, драги на нескольких русловых станциях в нижней части водоёма (рис. 1, табл. 1). На всех станциях течение почти отсутствовало, за исключением № 7, где скорость была не менее 0.5 м/с. На станциях 1–6 *D. bugensis* была представлена типичным экотипом, на станции 7 – глубоководным [Pavlova, 2012].

Количественная проба была взята на глубине 8 м в приплотинном участке на расстоянии около 1 км от плотины дночерпателем (ДАК-100, площадь захвата 0.01 м²). Субстрат – грубодетритный торфянистый ил с крупными растительными остатками.

Стандартный морфометрический анализ проводился по выборкам в целом и по размерным классам. Количество промеренных моллюсков указано в таблице 2. Пробы со станций 1–4 и 6 обработаны полностью, а со станций 5 и 7 для анализа взяли лишь часть материала, так как объём проб составлял более 10 000 экземпляров. Весь размерный ряд моллюсков (6–28 мм) с каждой станции был разбит на классы с шагом 2 мм. В каждом классе анализировали по 15 особей. Для анализа по классам выборки типичного экотипа объединили в один массив. У моллюсков измеряли длину (L), высоту (H), выпуклость (W) раковин штангенциркулем с точностью до 0.1 мм по стандартной методике [Методы..., 1990]. Рассчитывали габитуальные индексы H/L и W/L.

Достоверность различий между выборками по индексам (в целом и по размерным классам) оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и *post-hoc* теста Тьюки, $p < 0.05$. Для оценки уровня связи между признаками использовали коэффициент корреляции Пирсона.

Анализ очертаний раковин проводили на моллюсках длиной 18–24



Рис. 1. Станции сбора дрейссен в Чебоксарском водохранилище.

Таблица 1. Характеристика станций сбора дрейссен в Чебоксарском водохранилище

Станция	Участок водохранилища*	Глубина, м	Субстрат
1	Средний речной	12.0	Заиленный песок, моллюски сем. Unionidae
2	Граница среднего речного и озёрного	10.0	Заиленный песок
3	Приплотинный	16.7	Заиленный песок
4		0.5	Коряга
5		5.0	Заиленный песок
6		10.0	Заиленный песок
7		26.5	Песок, мелкая галька

* Районирование приведено по публикации Фроловой, Баянова [2012].

Таблица 2. Морфологические характеристики *D. Bugensis* из Чебоксарского водохранилища (ср. \pm ст. откл.)

Станция	N, экз.	Длина, мм	H/L	W/L	Экотип
1	56	21.58 \pm 0.42	0.608 \pm 0.038 ^{ab}	0.511 \pm 0.050 ^a	Типичный
2	109	19.29 \pm 0.41	0.617 \pm 0.037 ^b	0.480 \pm 0.058 ^b	Типичный
3	160	16.81 \pm 0.51	0.595 \pm 0.028 ^a	0.436 \pm 0.053 ^c	Типичный
4	125	16.27 \pm 0.58	0.597 \pm 0.024 ^a	0.443 \pm 0.052 ^c	Типичный
5	163	16.93 \pm 0.49	0.611 \pm 0.028 ^b	0.430 \pm 0.048 ^c	Типичный
6	157	17.56 \pm 0.49	0.601 \pm 0.028 ^a	0.439 \pm 0.052 ^c	Типичный
7	152	16.26 \pm 0.48	0.552 \pm 0.028 ^c	0.369 \pm 0.039 ^d	Глубоководный

Примечание. Одинаковые латинские буквы обозначают отсутствие отличий при $p < 0.05$ (ANOVA, Tukey HSD test), разные – их наличие.

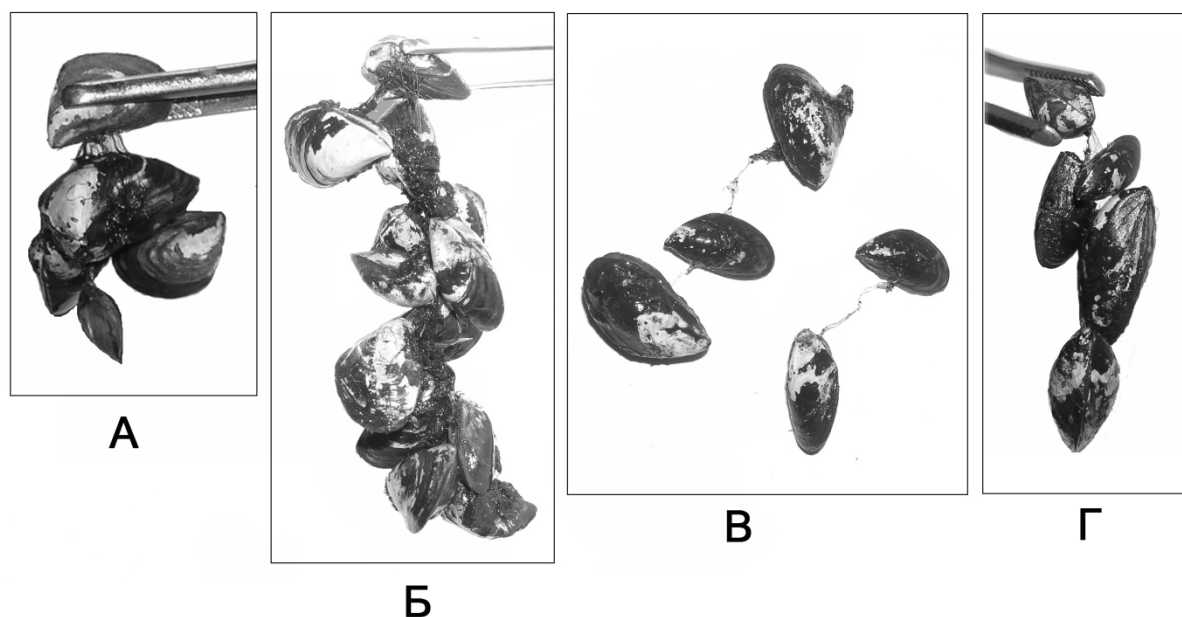


Рис. 2. Особенности биссуса у *D. bugensis* Чебоксарского водохранилища: А, Б – типичный экотип; В, Г – глубоководный экотип.

мм с помощью методов геометрической морфометрии. Полученные в результате сканирования изображения правых створок моллюсков (30 особей с каждой станции) обрабатывали в пакете программ SHAPE [Iwata, Ukai, 2002]. В нём осуществляется преобразование Фурье исходных очертаний створок, которые рассматриваются как периодические функции, и анализ главных компонент коэффициентов Фурье. Значения главных компонент для каждой особи затем использовались как переменные для дальнейших статистических процедур (вычисление средневыворочных значений и построение графиков).

Результаты

Изученные пробы моллюсков были представлены в основном *D. bugensis*. *D. polymorpha* была отмечена лишь на отдельных станциях (№№ 1, 2, 5, 7). Её численность составляла 31.1 и 33.5% от общей численности дрейссен на станциях 1 и 2, соответственно, и менее 0.01% на станциях 5 и 7. Обработка количественной пробы показала, что численность *D. bugensis* составила 3050 экз./м², биомасса – 1875 г/м².

D. bugensis со станций 1–6 была представлена плотными друзами.

Моллюски скреплялись между собой плотными пучками биссуса (рис. 2, А, Б). Особи со ст. 7 образовывали рыхлые друзы, в которых моллюски соединялись отдельными нитями (рис. 2, В, Г).

Стандартный морфометрический анализ

Анализ значений габитуальных индексов выявил морфологическую разнородность *D. bugensis* в Чебоксарском водохранилище (табл. 2). Выборки со станций 1 и 2 выделяются высокими средними значениями индексов Н/Л и W/L. Для представителей глубоководного экотипа (ст. 7) характерны наименьшие значения индексов высоты и выпуклости, а также очень низкая изменчивость по W/L, оценённая по значению стандартного отклонения. Остальные выборки имели промежуточные значения рассматриваемых индексов. Сравнение по размерным классам показало, что два экотипа различаются по индексам Н/Л и W/L на протяжении всего размерного ряда, начиная с наименьшего из изученных нами класса, 6–8 мм (рис. 3).

Характер изменения индексов с длиной моллюсков был сходен на всех

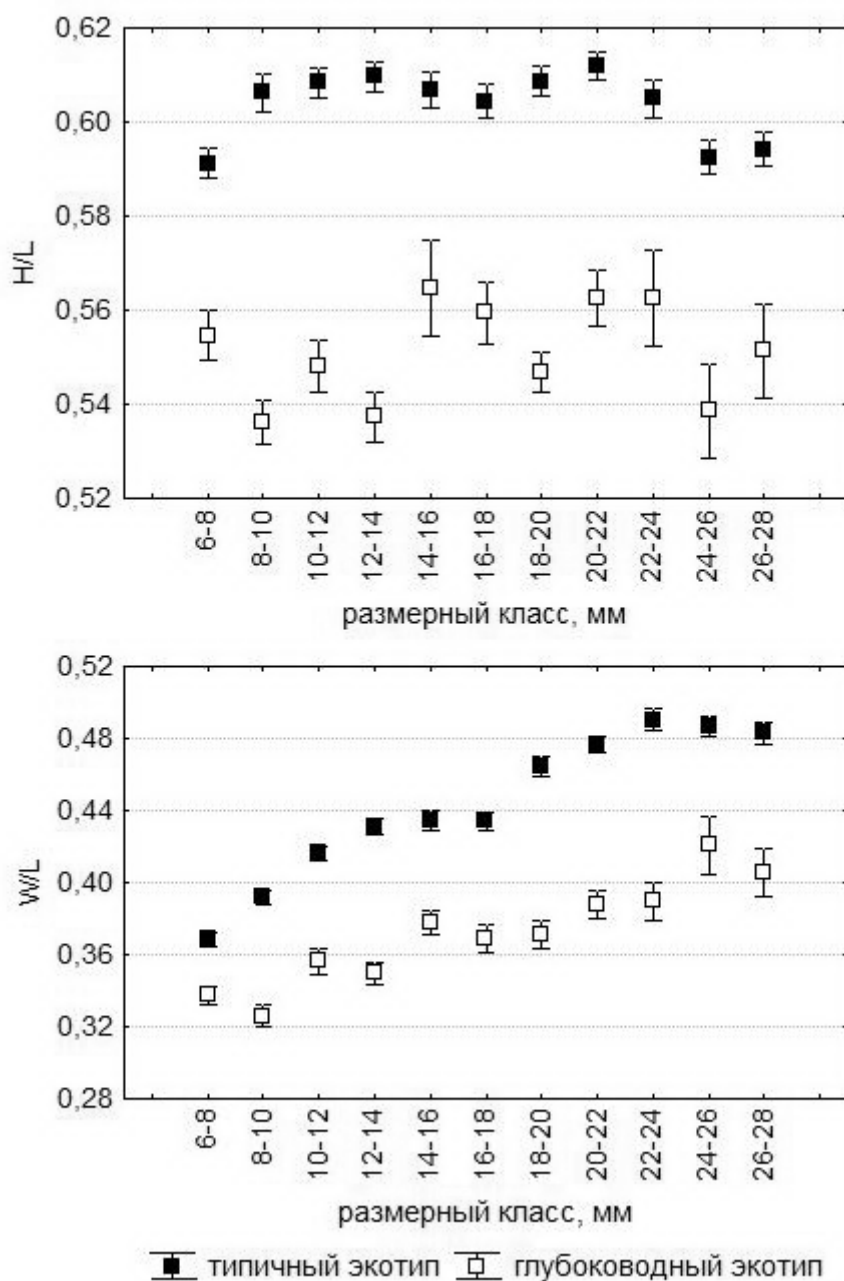


Рис. 3. Средние значения индексов H/L и W/L (\pm ош. ср.) у представителей двух экотипов *D. bugensis* разных размерных классов.

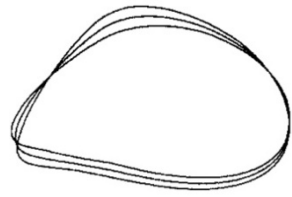

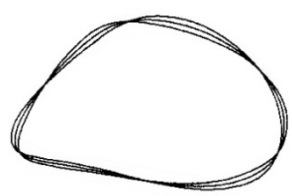

станциях. Так, для индекса H/L характерны флуктуации около одного значения, не зависящие от длины моллюска, а для W/L – увеличение с возрастанием длины (рис. 3). Коэффициенты корреляции значений длины и индексов в разных выборках составляли: для H/L от -0.18 до 0.11 (слабая отрицательная корреляция статистически достоверна только для выборки со ст. 6, $r = -0.18$, $p = 0.02$), для W/L 0.63 – 0.73 (корреляция достоверна во всех выборках, $p < 0.01$).

Среди представителей типичного экотипа не было обнаружено зависимости морфологических признаков от глубины (регрессионный анализ, $p > 0.05$).

Геометрическая морфометрия

Чтобы сравнить форму створок моллюсков на разных станциях, необходимо сначала проанализировать изменчивость по всему исследованному массиву очертаний. Было выявлено, что наибольший вклад в изменчивость

Таблица 3. Изменчивость очертаний раковин *D. bugensis* из Чебоксарского водохранилища

Компоненты и их вклад в общую изменчивость	Очертания
ГК 1 (48.2%)	
ГК 2 (17.8%)	
ГК 3 (15.2%)	
ГК 4 (5.4%)	

Примечание. Приведены очертания объектов со средними значениями компонент и объектов, отклоняющихся от средних (± 2 ст. откл.) (по данным программы Shape). ГК – главная компонента.

D. bugensis в Чебоксарском водохранилище вносит степень удлиненности раковины (общие пропорции, определяемые соотношением длины и высоты) (коэффициент корреляции главной компоненты (ГК) 1 и индекса Н/Л составляет 0.95, $p < 0.001$) (табл. 3). Второй по значению параметр – величина апикального угла и форма носика. При широком апикальном угле носик направлен вперед (низкие значения ГК 2), при узком – опущен книзу (высокие значения ГК 2). При этом также затрагивается форма брюшного края. В первом случае брюшной край выпуклый, во втором – вогнутый. Крайние варианты изменчивости по ГК 2 – это, в целом, очертания, близкие или к треугольным,

или к каплевидным. Значение третьей компоненты связано с формой и длиной верхнего и заднего краёв, положением и формой перехода между ними. При низком значении ГК 3 верхний край короче заднего, угол перехода от верхнего к заднему краю смещён к передней части раковины; при высоких уровнях ГК 3 длина этих краёв примерно равная, точка перехода расположена посередине раковины. Четвёртый по силе вклада в изменчивость признак – тонкие очертания брюшного края (наличие или отсутствие s-образной изогнутости).

На рис. 4 представлено распределение выборок в пространстве главных компонент. В пространстве ГК 1 и ГК 2 выборки со ст. 2–6 образуют группу, пробы со ст. 1 и 7 обособлены

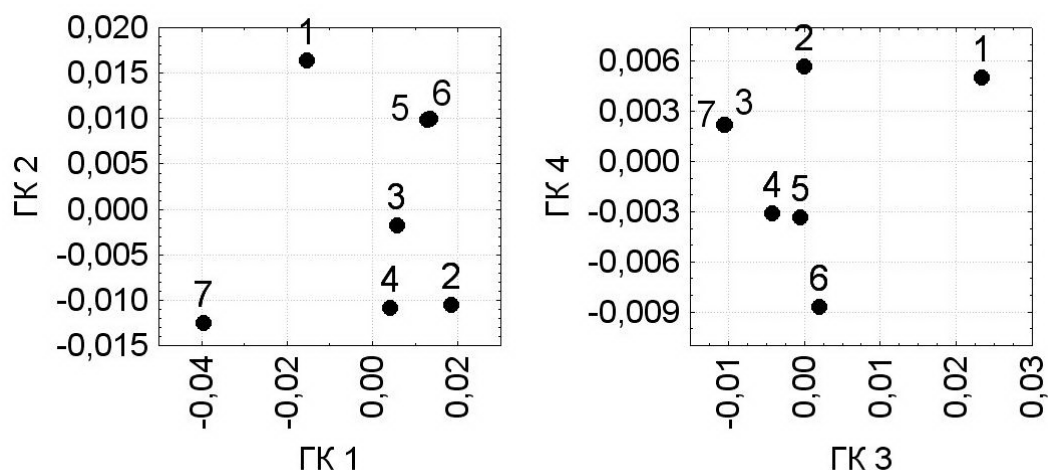


Рис. 4. Распределение выборок *D. bugensis* по средним значениям четырёх первых главных компонент, описывающих очертания раковин. Выборки обозначены в соответствии с табл. 1.

от неё. Моллюскам со ст. 2–6 свойственны положительные значения ГК 1 и высокие раковины. Для особей со ст. 2–4 характерны низкие значения ГК 2 и апикальные углы значительной величины. *D. bugensis* со ст. 5 и 6 имеют высокие значения ГК 2 и более острые апикальные углы. Особям со ст. 1 и 7 свойственны раковины меньшей высоты, чем представителям вида со ст. 2–6. При этом *D. bugensis* со ст. 1 имеют небольшие апикальные углы и треугольные очертания; для особей со ст. 7 характерны углы большей величины и очертания, близкие к каплевидным.

В пространстве ГК 3 – ГК 4 выборка со ст. 1 уклоняется от остальных в сторону высоких значений обеих компонент. У её представителей передний и верхний края раковины имеют одинаковую длину, что придаёт форме моллюсков треугольные очертания. У остальных особей передний край короче верхнего, переход между ними расположен в передней части раковины, поэтому общие очертания створки близки к четырёхугольным. Наиболее выраженная s-образная изогнутость брюшного края (и низкие значения ГК 4) отмечены для моллюсков со ст. 6.

Обсуждение

В настоящее время дрейссены занимают множество водоёмов в Европе и Америке. В процессе расселения виды адаптируются к экологическим условиям во вновь занимаемых местообитаниях. В результате образуются популяции конкретного водоёма с определёнными морфологическими, экологическими и продукционными характеристиками.

В Чебоксарском водохранилище *D. bugensis* представлена двумя экотипами – типичным и глубоководным. Типичный экотип распространён по всем участкам водохранилища, где обитает *D. bugensis*, за исключением небольшого глубоководного местообитания около Новочебоксарской ГЭС. Для его представителей характерны относительно высокие значения индексов Н/Л и W/L (средневыборочные значения составляют 0.595–0.617 и 0.430–0.511 соответственно), треугольные или четырёхугольные очертания створок раковины, широкий диапазон величины апикального угла, брюшной край различной формы (от выпуклой до s-образной).

Глубоководный экотип занимает самый глубокий участок водоёма (24–26.5 м), образованный в результате работы Новочебоксарской ГЭС. Этот

район отличается от остальных высокой скоростью течения (> 0.5 м/с), особенностями грунта (песок с мелкой галькой). Для представителей глубоководного экотипа характерны меньшие индексы высоты (H/L) и выпуклости (W/L) (0.552 и 0.369, соответственно), близкие к каплевидным очертания раковины, выпуклый брюшной край. Кроме того, для них характерна низкая вариабельность индекса W/L. Морфа *profunda* проявляет меньшую внутривидовую морфологическую изменчивость и в оз. Эри [Claxton et al., 1998]. Вероятно, снижение вариабельности связано со специализацией к глубоководному образу жизни. Ещё одной особенностью является слабое развитие биссуса (рис. 2), что также отмечалось для американских особей [Dermott, Munawar, 1993]. Интересно, что характерная для глубоководного экотипа невыраженность биссуса сохраняется у чебоксарских представителей в условиях сильного течения, хотя для двустворчатых моллюсков характерно увеличение мощности биссуса при усилении гидродинамического воздействия [Bell, Gosline, 1997; Carrington, 2002]. Вопрос об особенностях прикрепления представителей морфы *profunda* в условиях глубоководного участка Чебоксарского водохранилища требует дальнейшего изучения.

Условия обитания чебоксарских представителей *profunda* отличаются от таковых американских. Характерным местообитанием последних являются глубоководные зоны озёр с илистыми грунтами, слабой гидродинамикой, стабильно низкими температурами [Dermott, Munawar, 1993]. В Чебоксарском водохранилище, напротив, глубоководный экотип обитает при значительной скорости течения на песчаном грунте. Температурный режим глубоководного участка около Новочебоксарской ГЭС специально не исследовался, однако

очевидно, что вследствие постоянного перемешивания воды различия между температурой воды поверхностного и придонного слоёв малы (например, для участка с похожими условиями в Новосибирском водохранилище эта разница составляет $0-0.6$ °С [Куксн, 1964]), и существуют годовые флуктуации температуры с понижением зимой и повышением летом. Также вследствие перемешивания вод в чебоксарском местообитании, вероятно, более благоприятные кислородные условия, по сравнению с американскими. Вышесказанное свидетельствует о широкой экологической валентности глубоководного экотипа.

D. bugensis успешно колонизирует глубоководные зоны водоёмов благодаря физиологическим приспособлениям. Показано, что при низком содержании пищи (что характерно для гипоплимниона) эффективность ассимиляции и скорость роста у *D. bugensis* значимо выше, чем у *D. polymorpha* [Baldwin et al., 2002]. Кроме того, *D. bugensis* обладает способностью успешно нереститься при низкой температуре (9 °С) (для *D. polymorpha* нижняя температурная граница для вымета половых продуктов составляет 12 °С) [Claxton, Mackie, 1998].

Представители морфы *profunda* не отличаются от типичных *D. bugensis* по последовательностям гена первой субъединицы цитохромоксидазы [Claxton et al., 1998]. Следовательно, глубоководная морфа *D. bugensis* является экофенотипом, так как имеет место трансформация морфогенеза под действием экологических факторов [Глазко, Глазко, 2008]. Существует несколько гипотез о том, какие именно условия приводят к образованию морфы *profunda*. Самая очевидная – воздействие глубины [Dermott, Munawar, 1993]. Кроме того, высказывались предположения, что глубоководная морфа *D. bugensis* может развиваться вследствие адаптации к илистым грунтам [Dermott, Munawar,

1993; Claxton et al., 1998]. На морфогенез может влиять также температура в местообитании [Peuer et al., 2010]. Мы предполагаем, что ключевым фактором служит глубина, так как местообитания в Чебоксарском водохранилище и в североамериканских озёрах сильно различаются по температурному режиму и грунтам. Кроме того, по полученным нами данным, глубоководный облик складывается в раннем возрасте (при длине менее 6 мм), в то время как для достижения эффекта от воздействия низкой температуры необходим длительный период [Peuer et al., 2010]. Таким образом, нам представляется более вероятным, что переключение морфогенеза на глубоководный облик происходит рано и под воздействием значительной глубины, точнее, значительного гидростатического давления. Пороговая величина фактора составляет не менее 2 атм., так как исследования, проводимые авторами в течение нескольких лет на Рыбинском и Горьковском водохранилищах, не выявили наличия в их глубоководных участках (с глубинами до 20 м) моллюсков, морфологически сходных с морфой *profunda*. Следовательно, пороговые значения лежат в интервале 2–2.6 атм.

Популяция *D. bugensis* в Чебоксарском водохранилище требует дальнейшего изучения, так как представляет возможности для исследования механизмов экологической адаптации и внутривидовой дифференциации активного инвазионного вида.

Литература

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии // Труды С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. Отд-ние геологии и минерал. СПб.: Тип. М. Меркушева, 1897. Т. 25. 685 с.
- Антонов П.И. О вселении двустворчатого моллюска *D. bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // В сб.: Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тезисы докладов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Глазко В.И., Глазко Г.В. Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике: В 2 т. М.: Академкнига: Медкнига, 2008. Т. 2: П – Я. 529 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Журавель П.А. Образование новых очагов фауны лиманно-каспийского комплекса в водоёмах различных климатических зон СССР // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 8. С. 1152–1162.
- Куксн М.С. Вертикальное распределение фитопланктона в Новосибирском водохранилище // В кн.: Водоросли и грибы Западной Сибири. Часть I. Труды Центрального Сибирского ботанического сада. Новосибирск, 1964. Выпуск 8. С. 43–55.
- Методы изучения двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1990. 208 с.
- Минин А.Е. Формирование рыбных запасов и перспективы развития промысла на Чебоксарском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2012. 25 с.
- Орлова М.И., Аракелова Е.С., Комендантов А.Ю. О совместном обитании *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) в дельте Волги и на мелководьях Северного Каспия // В кн.: Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского биосферного заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиливающейся антропогенной нагрузки. Астрахань: ООО «ЦНТЭП», 1999. С. 67–69.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* в верхневолжских водохранилищах //

- Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Фролова Е.А., Баянов Н.Г. Распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) в Чебоксарском водохранилище в начале XXI века // В сб.: Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы докладов I-й Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 151–153.
- Фролова Е.А., Баянов Н.Г. Оценка количественного развития кормовых организмов макрозообентоса в Чебоксарском водохранилище // В сб.: Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. мат. докладов участников Всеросс. конф. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 319–322.
- Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 3. С. 3–10.
- Baldwin B.S., Mayer M.S., Dayton J., Pau N., Mendilla J., Sullivan M., Moore A., Ma A., Mills E.L. Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. V. 59. P. 680–694.
- Bell E.C., Gosline J.M. Strategies for life in flow: tenacity, morphometry, and probability of dislodgment of two *Mytilus* species // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 159. P. 197–208.
- Bunnell D.B., Madenjian C.P., Holuszko J.D., Adams J.V., French III J. R. P. Expansion of *Dreissena* into offshore waters of Lake Michigan and potential impacts on fish populations // J. Great Lakes Res. 2009. V. 35. P. 74–80.
- Carrington E. Seasonal variation in the attachment strength of blue mussels: causes and consequences // Limnol. Oceanogr. 2002. V. 47. P. 1723–1733.
- Claxton W.T., Mackie G.L. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 2010–2019.
- Claxton, W.T., Wilson, A.B., Mackie, G.L., Boulding E.G. A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis*. // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 1269–1276.
- Dermott R., Munawar M. Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 2298–2304.
- Iwata H., Ukai Y. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // J. Heredity. 2002. V. 93. P. 384–385.
- May B., Marsden J.E. Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 1501–1506.
- Nalepa T.F., Fanslow D.L., Lang G.A. Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis* // Freshwater Biology. 2009. V. 54. P. 466–479.
- Nalepa T.F., Pavlova V., Wong W.H., Jansen J., Houghton C.S., Mabrey K. Variation in the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) with emphasis on the deepwater morphotype in Lake Michigan // Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. Second Edition / Eds. T.F. Nalepa, D. Schloesser. Boca Raton: CRC Press, 2013. P. 315–330.
- Pavlova V. First finding of deepwater profunda morph of quagga mussel *Dreissena bugensis* in the European part of its range // Biol. Invasions. 2012. V. 14. № 3. P. 509–514.

Peyer, S.M., Hermanson, J.C., Lee C.E. Developmental plasticity of shell morphology of quagga mussels from shallow and deep-water habitats of the Great Lakes // J. Exp. Biol. 2010. V. 213. P. 2602–2609.

Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River system, Russia // Int. Rev. Hydrobiol. 2004. V. 89. P. 326–333.

**ECOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL
CHARACTERIZATION OF *DREISSENA BUGENSIS*
(BIVALVIA, DREISSENIDAE) FROM CHEBOKSARY
RESERVOIR (WITH THE DESCRIPTION
OF DEEP WATER ECOTYPE)**

© 2016 Pavlova V.V.*, Pryanichnikova E.G.

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Russia, Yaroslavl Region, Borok, 152742
E-mail: * verasmi@mail.ru

The bivalve mollusk *Dreissena bugensis* forms two ecotypes in Cheboksary Reservoir – typical (shallow) and deep-water ones. This water body is the only in the European part of the species range where deep-water morph dwells. Two ecotypes differ morphologically (in the ratios of shell height, width and length; in general outlines and byssus strength) and ecologically (they inhabit parts of the reservoir, which differ strongly in environmental conditions). Morphological variability of deep-water morph is lower than that of typical one.

Key words: *Dreissena bugensis*, Cheboksary reservoir, ecology, morphology, geometric morphometrics, deep-water ecotype.