

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕРВОЙ ИНВАЗИОННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ВОСТОЧНОЙ КОРБИКУЛЫ *CORBICULA FLUMINEA* (O. F. MÜLLER, 1774), НАТУРАЛИЗОВАВШЕЙСЯ В БАССЕЙНЕ ВОЛГИ

© 2020 Ворошилова И.С.^{а,*}, Пряничникова Е.Г.^а, Прокин А.А.^{а,б},
Сабитова Р.З.^а, Карабанов Д.П.^а, Павлов Д.Д.^а, Курина Е.М.^с

^а Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Борок, 152742, Россия;

^б Череповецкий государственный университет, Череповец, 162600, Россия;

^с Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, 445003, Россия;
e-mail: *issergeeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.12.2018. После доработки 01.10.2020. Принята к публикации 26.10.2020

Изучено генетическое разнообразие фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) и дана характеристика морфологических особенностей первой инвазионной популяции восточной корбикулы *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774), обнаруженной для бассейна р. Волги. С целью исключить ошибки при определении видовой принадлежности проведено сравнение с особями *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774) из бассейна р. Куры. Все проанализированные особи волжской популяции отнесены к наиболее широко распространённому морфотипу R. Единственный гаплотип нуклеотидной последовательности, обнаруженный нами, идентичен варианту, преобладающему в популяциях корбикулы из Европы, а также Северной и Южной Америки. В выборке присутствовали моллюски разных размерных групп, в качественных пробах зоопланктона и в жабрах взрослых особей – личинки корбикул. Следовательно, в бассейне р. Волги образовалась самовоспроизводящаяся популяция.

Ключевые слова: *Corbicula*, инвазии, мтДНК.

Введение

Представители рода *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811 (Bivalvia: Cyrenidae) стали одними из самых значимых в экономическом плане инвазионных видов, поскольку их вселение сопровождается необходимостью затрат на очистку подводных сооружений от скоплений моллюсков [Karatajev et al., 2005].

Современный нативный ареал корбикул – Азия, Австралия и Африка, ископаемые моллюски зарегистрированы в Европе, Северной Америке и Японии [Sousa et al., 2008]. В отношении числа видов этих моллюсков существуют разные точки зрения. Первоначально среди них выделяли около 200 таксонов, затем их число было существенно сокращено в ходе последующих таксономических ревизий [Pigneur et al., 2011].

Ранее для корбикул Северной и Южной Америки, а также Европы, где популяции имеют инвазионный статус, указы-

вали два вида: пресноводный (восточная корбикула) *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) и эстуарный (западная корбикула) *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774). Северная граница исходного ареала западной корбикулы (*C. fluminalis*) проходит по Средней Азии и южной части бассейна Каспийского моря, где представители этого вида встречаются в реках Азербайджана, тогда как восточная корбикула (*C. fluminea*) изначально обитала в более южных регионах, в эстуариях рек восточного и юго-восточного побережья Азии [Жадин, 1952]. Сейчас представителей обоих видов часто относят к одному виду *C. fluminea*. Поскольку мы не нашли в литературе публикаций, однозначно показывающих конспецифичность *C. fluminalis* и *C. fluminea*, в этой работе мы рассматриваем их как отдельные виды, хотя полностью не исключаем того, что их конспецифичность в дальнейшем будет доказана. Вполне возможно, что

для изучения этой группы моллюсков наиболее рациональным окажется подход, который заключается в том, что видовую принадлежность корбикул не определяют, а ограничиваются только указанием формы (морфотипа).

Все морфотипы подразделяют на следующие группы: седловидные (С и S) и округлые (А, R, В, Rlc и D), отличающиеся друг от друга скульптурой внешней поверхности, окраской и рисунком створок. Исследователи применяют две классификации морфотипов корбикул: американская (А, В, С, D) и европейская (R, Rlc и S) [Britton, Morton, 1986; Lee et al., 2005; Marescaux et al., 2010; Tiemann et al., 2017]. Две пары морфотипов по американской и европейской классификации (А и R, а также С и S) сходны между собой, поэтому их часто обозначают как А/R и С/S, соответственно.

Для корбикул выделяют четыре основные линии, обладающие характерными для них сочетаниями морфотипов и гаплотипов митохондриальной ДНК (А/R (гаплотип FW5), В/Rlc (FW1, FW4), С/S (FW17), D (FW5)) [Renard et al., 2000; Siripattrawan et al., 2000; Pfenninger et al., 2002; Lee et al., 2005; Marescaux et al., 2010; Peñarrubia et al., 2017; Tiemann et al., 2017]. Следует отметить, что в популяциях из Северной Америки у особей с наиболее широко распространённым морфотипом А был обнаружен вариант нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриального гена цитохром с-оксидазы COI (AF 196280, соответствует гаплотипу FW5), идентичный таковому, найденному у представителей вида *C. leana* (Prime, 1864) (AF 196268), нативному для Японии [Siripattrawan et al., 2000; National Center..., 2020]. Таким образом, можно предположить, что наряду с восточной корбикулой могло происходить расселение и представителей вида *C. leana*. В этой публикации, основываясь на анализе всех, доступных нам сведений о нуклеотидных последовательностях ДНК *C. fluminea* и *C. leana*, мы обсуждаем предположение о возможном расселении *C. leana* из Японии в Америку, Западную Европу, а затем и в р. Волгу.

Успешная натурализация корбикул за пределами нативного ареала прежде всего связана с их способностью быстро увеличивать

численность при благоприятных условиях. В популяциях моллюсков обычно преобладают гермафродитные особи, поэтому даже в случае инвазии несколькими особями-основателями, они способны за относительно небольшой промежуток времени основать новую колонию [Sousa et al., 2008; Pigneur et al., 2012]. Период, когда вышедшие личинки наиболее доступны для поедания хищниками, существенно сокращён за счёт того, что основную часть своего развития они проводят в жабрах и полости тела взрослой особи. Эти особенности репродуктивного цикла, а также раннее половое созревание (3–6 месяцев) и высокая плодовитость способствуют их успешной инвазии в новые местообитания [Sousa et al., 2008].

Корбикулы способны обитать в пресных и солоноватых водах, с солёностью до 10–17‰. Основным условием, ограничивающим их расселение в северном направлении, считаются неблагоприятные температурные условия. Для начала роста и развития моллюска необходим прогрев воды до +10... +11 °С, их температурный минимум составляет +2 °С. Тем не менее, самовоспроизводящиеся северные популяции обычно находят в водных объектах, используемых для охлаждения нагретых циркуляционных вод из систем оборотного водоснабжения тепловых и атомных электростанций или промышленных предприятий [Karatajev et al., 2005].

Моллюски чувствительны к гипоксии, поэтому их распространение приурочено к литоральным и сублиторальным участкам, где они предпочитают песчаные субстраты или заиленные пески с примесью гравия. Особи обитают на поверхности или же закапываются в грунт, на глубину до 8 см, что позволяет им переносить периоды с низким уровнем воды [Araujo et al., 1993].

Распространение корбикул происходит благодаря переносу течением или балластными водами личинок, вышедших из полости тела взрослых особей. Также возможен завоз взрослых моллюсков вместе с песком и гравием, добываемых для строительства, перенос аквариумистами с последующим выпуском в естественные водоёмы, случайная транспортировка моллюсков с рыболовны-

ми снастями или же в качестве приманки для рыб [McMahon, 1982].

За пределами нативного ареала пустые створки корбикул впервые обнаружены в 1924 г. на побережье Тихого океана в Северной Америке, вблизи г. Нанаймо, о. Ванкувер. В 1938 г. первые поселения найдены в устье р. Колумбии, где работали китайские иммигранты, которые, возможно, привезли с собой этих моллюсков для употребления в пищу. Затем корбикула быстро распространилась с северо-западного побережья Тихого океана на юг и далее в восточном направлении по Атлантическому побережью США. В 1957–1970-х гг. этих моллюсков находили по Атлантическому побережью Северной Америки и в Великих озёрах [McMahon, 1982].

В Европе корбикулы впервые найдены на побережье Атлантического океана в реках Дордонь (Франция) и Тахо (Португалия) [Mouthon, 1981]. В 1988 г. моллюски обнаружены в бассейне Северного моря, в Рейне и Маасе [Vaate, Greijdanus-Klaas, 1990], а затем в других реках Германии, Нидерландов, Австрии, Бельгии, Люксембурга, Швейцарии, Соединенного Королевства, а также в бассейнах Кельтского (в Ирландии), Чёрного (в Румынии, Болгарии, Чехии, Венгрии, Украине), и Средиземного морей (в Северной Италии) [Vaate, Greijdanus-Klaas, 1990; Araujo et al., 1993; Howlett, Baker, 1999; Rajagopal et al., 2000; Renard et al., 2000; Vaate, Hulea, 2000; Skolka, Gomoiu, 2001; Pora, Pora, 2006; Сон, 2007; Cianfanelli et al., 2007; Paunović et al., 2007; Elliott, Ermgassen, 2008; Munjiu, Shubernetski, 2010; Minchin, 2014].

В России, в Азово-Черноморском бассейне (канал Новочеркасской ГРЭС, р. Дон), в 2017 г. найдено несколько живых экземпляров и створок *S. fluminea* [Живоглядова, Ревков, 2018]. Кроме того, особей *S. fluminea* обнаружили в бассейне Белого моря, в водоёме-охладителе на р. Юрас [Vespalaya et al., 2018]. Совсем недавно в 2013–2015 гг. в российском секторе Каспийского бассейна были собраны пустые створки *S. fluminalis*, куда моллюски, предположительно, проникли из бассейна р. Куры [Набоженко, Набоженко, 2016].

В 2015 г. на участке Горьковского вдхр., в месте впадения канала водоёма-охлади-

теля Костромской ГРЭС (57°28.618' с. ш., 41°12.704' в. д.) нами впервые обнаружен живой ювенильный экземпляр корбикулы, в 2016 г. – несколько взрослых особей, а в 2017 г. – крупное поселение, включающее как молодь, так и взрослых моллюсков. Целью нашей работы стал анализ размерной структуры и описание морфологических особенностей популяции *S. fluminea* Горьковского вдхр.

Поскольку в предыдущих исследованиях изучение генетического разнообразия корбикул с широким охватом ареала видов проводили преимущественно путём анализа фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI, мтДНК), в нашей работе также выбран этот маркер.

Материалы и методы

Моллюски собраны с помощью прямоугольной драги на глубине от 2 до 12 м и гидробиологическим скребком в прибрежной зоне охладительного канала Костромской ГРЭС. Качественные сборы зоопланктона проводили малой сетью Джели (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеей 120 мкм) в 2017 г. тотально от дна до поверхности. Пробы фиксировали 96%-м этанолом. Идентификацию велигеров проводили по определительному ключу Никольса и Блэка [Nichols, Black, 1994]. Для того, чтобы исключить ошибки при определении видовой принадлежности, нами проанализированы моллюски из популяции *S. fluminalis*, обитающей в бассейне р. Куры.

Координаты пунктов сбора материала: 57°28.618' с. ш., 41°12.704' в. д. (Россия, охладительный канал Костромской ГРЭС), 41°13'42.6" с. ш. 45°24'22.7" в.д. и 40°24'50.0" с. ш. 47°12'37.8" в. д. (Азербайджан, бассейн р. Куры).

Для взрослых особей (86 экз. из канала-охладителя Костромской ГРЭС и 3 экз. из протоки р. Куры) измеряли длину (L), ширину (h) и выпуклость двух створок (Vp2) штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Рассчитывали индексы, характеризующие форму раковины (L/h, Vp2/L). Число рёбер на 1 см длины раковины определяли для мол-

люсков из размерных групп более 10 мм. В нашей работе указаны морфотипы корбикул в соответствии с европейской классификацией [Marescaux et al., 2010].

Объём выборки для анализа фрагмента гена COI составил 20 экземпляров *C. fluminea*, собранных в 2017 г. в канале-охладителе Костромской ГРЭС и 1 экземпляр *C. fluminalis* из протоки р. Куры. Моллюсков замораживали при $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Тотальную ДНК выделяли коммерческим набором Diatom™ DNA Prep 200 («Изоген») согласно инструкции производителя. Фрагмент COI, длиной 703 пары нуклеотидов (пн), был амплифицирован с использованием следующей пары праймеров: LCO1490 5/-GGTCAACAATCATAAAGATATTTGG-3/ [Folmer et al., 1994] и COI-H5/-TCAGGGTGAC SAAAAAATCA-3/ [Machordom et al., 2003]. Общий объём смеси ПЦР 25 μL содержал 2.5 μL 10 х буфера для ПЦР (СибЭнзим) с 20 mM MgCl_2 , 1 μL каждого из олигонуклеотидных праймеров (10 pM), 2.5 μL смеси каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов (0.2 μM каждого), 100–200 ng тотальной ДНК, 0.7 U Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим) и бидистиллированную воду. Амплификацию проводили в программируемом термостате «Терцик» (ДНК-Технология). Программа амплификации включала следующие стадии: 95 $^{\circ}\text{C}$ (4 мин), 32 цикла по 94 $^{\circ}\text{C}$ (1 мин), 58 $^{\circ}\text{C}$ (45 с), 72 $^{\circ}\text{C}$ (1 мин), и заключительный этап – (+72 $^{\circ}\text{C}$, 7 мин). После электрофореза в 1.5%-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием (0.5 мкг/мл), продукт ПЦР визуализировали в ультрафиолете. Двустороннее секвенирование проводили с использованием амплификационных праймеров. Секвенировали в ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems) на базе ИБВВ РАН согласно инструкции производителя. Нуклеотидные последовательности просматривали с использованием пакета программ MEGA6 [Tamura et al., 2013], для сравнения полученных нами последовательностей с последовательностями, имеющимися в базе данных NCBI использовали встроенную в неё программу BLAST [Johnson et al., 2008]. Полученные нами варианты нуклеотидных последовательностей депонированы в NCBI (MG924917, MK071615) [National Center..., 2020].

Результаты

Все проанализированные нами особи из Горьковского вдхр. можно отнести к единственному морфотипу, округлой форме R со светлой или тёмной оливково-жёлтой окрашенной внешней поверхности раковины. Внутренняя поверхность створок белого цвета с пурпурными концентрическими полосами (рис. 1).

Все моллюски из бассейна Волги имели грубые рёбра с широкими промежутками, число которых не превышало 10–12 на 1 см длины раковины (количество изученных особей, $n=75$). Значения этого признака для створок *C. fluminalis*, собранных предыдущими авторами [Набоженко, Набоженко, 2016] в р. Шура-Озень ($n=117$) и нами в бассейне Куры ($n=3$) составило 14–15. В жабрах моллюсков, а также в качественных пробах зоопланктона обнаружены личинки корбикул, длина которых в жабрах моллюсков составляла от 175 до 225 мкм, а в толще воды – 315 мкм.

Длина взрослых особей в пробах варьировала от 4.27 до 28.37 мм. Большинство раковин *C. fluminea* имели овально-треугольную форму, соотношение длины раковины к её высоте – 0.97–1.31 ($n=89$). Более удлинённая раковина отмечена у моллюсков от 4 до 9 мм ($l/h = 1.08\text{--}1.31$, $n=10$). Соотношение выпуклости к длине составило 0.52–0.74 ($n=89$). Следует отметить, что у особей длиной до 14 мм ($n=32$) не наблюдалась явно выраженная асимметрия положения макушки, хорошо заметная у более крупных корбикул. В августе 2017 г. в пробах преобладали размерные группы 10–13, 14–17 и 22–25 мм (рис. 2).

Три особи *C. fluminalis* из бассейна Куры (длина раковин 11.67–19.79) имели округло-овальную форму, соотношение длины раковины к её высоте составляло 1.12–1.14, а выпуклости к длине – 0.58–0.61 (рис. 1). Асимметрия положения макушки не выражена. Внутренняя поверхность створок светло-сиреневого, а внешняя – тёмно-оливкового цвета.

В исследуемой выборке из Горьковского вдхр. нами обнаружен единственный вариант нуклеотидной последовательности фраг-

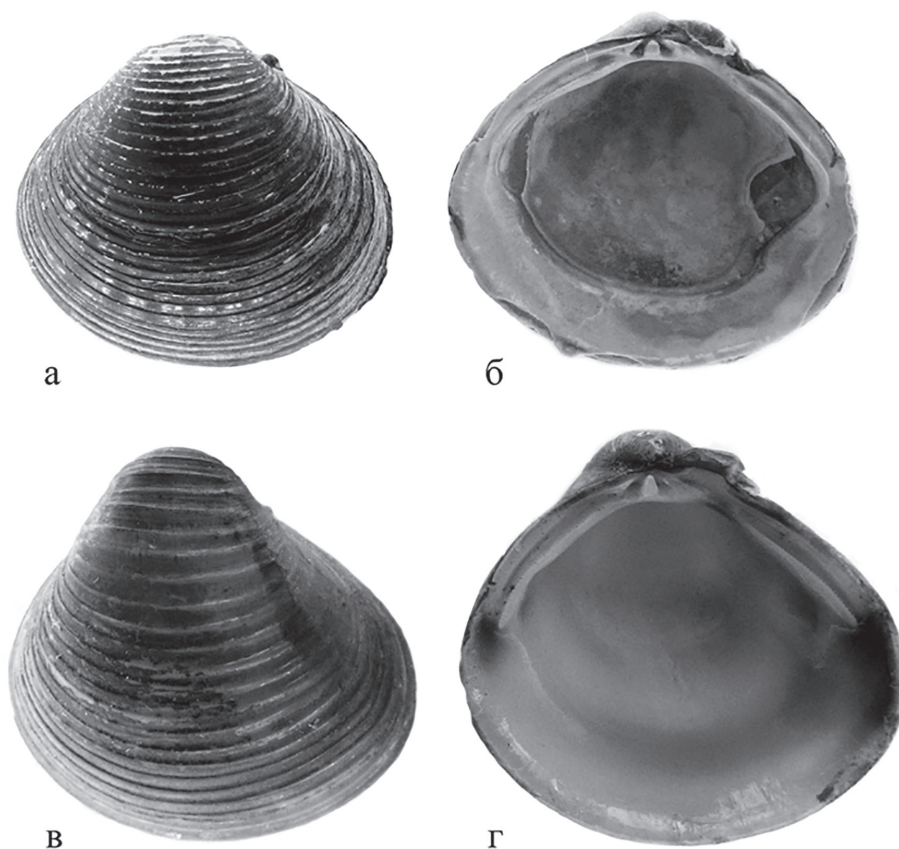


Рис. 1. Раковины корбикул. а, б – наружная и внутренняя поверхности створок *C. fluminalis* из бассейна р. Куры; в, г – наружная и внутренняя поверхности створок *C. fluminea* из канала-охладителя Костромской ГРЭС.

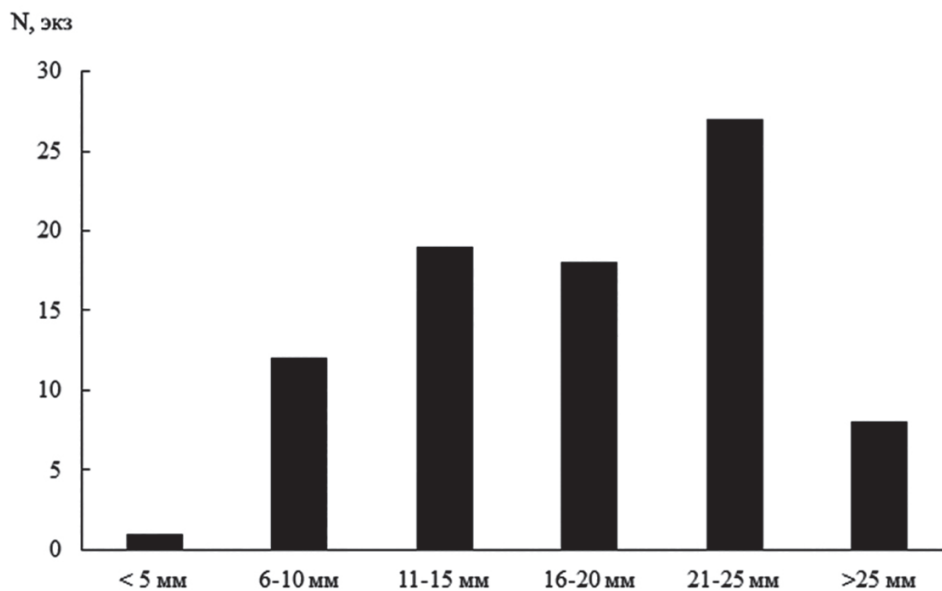


Рис. 2. Размерная структура популяции *C. fluminea* из канала-охладителя Костромской ГРЭС (август 2017).

мента гена COI, соответствующий гаплотипу FW5 (AF196268). В протоке Куры – гаплотипу FW17 (AF269095) [National Center..., 2020; Park., Kim, 2003].

Обсуждение

Морфологические и генетические особенности популяции из бассейна Волги

Наличие всех размерных групп, присутствие личинок в жабрах взрослых моллюсков

и планктонных пробах свидетельствуют о том, что корбикулы натурализовались в бассейне р. Волги. Небольшое количество моллюды до 6 мм (рис. 2) может быть связано с тем, что сбор материала нами проведён во время начала летне-осеннего периода размножения. Преобладающие по численности размерные группы с 6 до 25 мм включают моллюсков, подросших после весенне-летнего пика размножения этого года и, вероятно, двух-трёхлетних особей. Небольшое число корбикул длиной более 25 мм возможно обусловлено малой численностью популяции на начальном этапе инвазии или же высокой смертностью в этой возрастной группе. Учитывая, что в более северных условиях, в водах с искусственным подогревом в р. Юрас (бассейн Белого моря), в июле преобладали особи, длиной более 30 мм. [Bespalaya et al., 2018], наиболее вероятным видится предположение о невысокой численности моллюсков в начальном периоде инвазии. Учитывая благоприятные температурные условия, присутствие моллюсков разных возрастных групп и преобладание особей, которые, судя по размерам, способны к размножению, можно считать, что в бассейне р. Волги сформировалась самовоспроизводящаяся популяция.

Все исследуемые нами особи корбикул по гаплотипу (FW5) и по морфотипу (R) соответствовали инвазионной линии A/R, преобладающей в большинстве выборок *C. fluminea* из Европы, Северной и Южной Америки [Renard et al., 2000; Siripatrawan et al., 2000; Park, Kim, 2003; Lee et al., 2005; Gomes et al., 2016]. В другой, недавно обнаруженной популяции из бассейна Белого моря (р. Юрас), обитающей в водах с искусственным подогревом найдено два гаплотипа: FW5 и FW17 [Bespalaya et al., 2018]. Несмотря на то, что у особей в нашей выборке и у моллюсков из бассейна Белого моря был одинаковый гаплотип (FW5), они различались по окраске раковины (морфотипы R и R1c, соответственно). Тогда как у корбикул из р. Юрас, сходных с особями из охладительного канала Костромской ГРЭС по внешним признакам раковины (морфотип R), был обнаружен другой гаплотип (FW17). Следовательно, эти две

недавно возникшие популяции, скорее всего, имеют разное происхождение.

Почему особей с гаплотипом FW5 (COI, мтДНК) идентичным таковому у C. leana мы определили, как C. fluminea?

Единственный, обнаруженный нами в бассейне Волги гаплотип FW5, наиболее широко распространённый в американских и европейских популяциях ранее был найден у особей *C. leana*, обитающей в водных объектах Японии и Северной Америки [Siripatrawan et al., 2000]. Исходя из этого можно предположить, что линия корбикул A/R (с FW5 гаплотипом), могла сформироваться в результате расселения японского вида. Однако такому предположению противоречит то, что корбикулы формы R со светлой внутренней поверхностью (иногда с тёмными полосами) и асимметричной формой раковины не соответствуют морфологическим признакам, указанным в первоописании *C. leana*, данным Праймом [Prime, 1867], где отмечена равнобедренная раковина с тёмным цветом внутренней поверхности.

Следует отметить, что для корбикул характерен андрогенез, при котором происходит оплодотворение яйцеклетки невосстановленными сперматозоидами, содержащими число хромосом равное таковому в соматических клетках. Материнская ядерная ДНК при этом экструдируется. В том случае, когда яйцеклетки и сперматозоиды принадлежат особям разных видов, образуются потомки с митохондриальной ДНК, характерной для материнского организма, а ядерной – преимущественно для отцовского [Hedtke et al., 2008]. Более того, возможно формирование клональных линий с чужеродным для вида гаплотипом, причём такой гаплотип в некоторых случаях может даже преобладать в выборке. Например, последовательность нуклеотидов у гаплотипа FW17, наиболее часто встречающаяся у особей с признаками, характерными для *C. fluminalis*, идентична нуклеотидной последовательности IV гаплотипа, отмеченному в р. Рона (AF269095, 562 пн) [National Center..., 2020]. Однако по морфологическим признакам все корбикулы в выборке из Роны однозначно идентифициро-

ваны авторами как *C. fluminea* [Renard et al., 2000]. Сходная ситуация, вероятно, сложилась и в популяции из бассейна Белого моря [Bespalaya et al., 2018]. Примечательно, что как в Роне, так и в Юрасе в выборках присутствовали особи с чужеродным для *C. fluminea* гаплотипом FW17, тогда как типичные по форме и окраске раковины *C. fluminalis* (с морфотипом S) отсутствовали.

Инвазионные линии корбикулы (A/R, B/R1c, C/S, D) могли сформироваться ещё в нативном ареале, до вселения вида в Европу, Северную и Южную Америку. Поскольку генетическое разнообразие *C. fluminea* в нативном ареале мало изучено, то ранее этот гаплотип там не находили. Таким образом, актуален вопрос о том, действительно ли митохондриальный гаплотип FW5 характерен именно для *C. leana*?

Считается, что *C. fluminea* проникла в водоёмы и водотоки Японии совсем недавно, в 1980-х гг. В настоящее время восточная корбикула широко распространена, часто встречается в совместных поселениях и вытесняет нативный для Японии вид *C. leana* [Okawa et al., 2016]. Вероятно, после вселения *C. fluminea* в Японию и его скрещивания с нативным видом, в совместных поселениях у особей *C. leana* в результате гибридизации мог присутствовать (и даже, вероятно, преобладать) чужеродный для них гаплотип FW5, который был обнаружен исследователями. Как указано выше, подобные случаи с преобладанием чужеродного гаплотипа известны в других инвазионных популяциях корбикул. Исследователи, обнаружившие общий для двух видов *C. fluminea* и *C. leana* гаплотип FW5 (AF196268), возможно, отнесли его к *C. leana*, поскольку он существенно отличался (2.6%) от другого варианта нуклеотидной последовательности *C. fluminea* (FW4) восточной корбикулы (AF 519509) [National Center..., 2020].

Исследования нуклеотидных последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК особей в совместных поселениях этих двух видов позволили бы проверить предположение о преобладании общего для двух видов гаплотипа, который мог быть чужеродным для *C. leana*. Однако подобных исследова-

ний выборок из совместных поселений этих двух видов с применением фрагмента гена COI и ядерных маркеров авторы предыдущих публикаций не проводили, а анализировали участок другого митохондриального гена *cyt b*.

Установлено, что в выборках из совместных поселений у *C. leana* и *C. fluminea* действительно преобладают общие варианты *cyt b* мтДНК [Hedtke et al., 2011; Houki et al., 2011; Komaru et al., 2013; Okawa et al., 2016], а различия между несколькими, уникальными для каждого из двух видов гаплотипами по фрагменту гена *cyt b*, длиной 621 пн, невелики и составляют всего 0.16–1.77% (AB551535, AB551543, AB551545) [National Center..., 2020]. Кроме того, известно, что особи *C. leana* триплоидны, тогда как среди *C. fluminea* присутствуют как диплоидные, так и триплоидные моллюски. Следовательно, провести отчётливую генетическую границу между этими двумя видами сложно [Ishibashi et al., 2003]. Следует отметить, что некоторые исследователи не считают необходимым рассматривать *C. leana* как отдельный от *C. fluminea* вид [Araujo et al., 1993].

Таким образом, гаплотип FW5 мог исходно принадлежать именно восточной корбикуле, а не японскому виду. Более того, вполне возможно, что вид *C. leana* конспецифичен *C. fluminea*. Поэтому в нашей публикации, несмотря на полную идентичность нуклеотидной последовательности COI таковым у *C. leana*, моллюсков в бассейне Волги мы относим к виду *C. fluminea*.

Происходило ли расселение корбикул из бассейна Каспийского моря вверх по р. Волге?

У трёх особей *C. fluminalis* из бассейна р. Куры отсутствовала явно выраженная седловидная форма, характерная для представителей этого вида в Европе, Северной и Южной Америке. Тем не менее, они отличаются от особей *C. fluminea* по числу рёбер на 1 см длины поверхности раковины и окраске её внешней и внутренней поверхностей. Наши образцы из бассейна р. Куры идентичны тем, которые известны из российской части бассейна Каспийского моря [Набоженко, Набоженко, 2016] и по числу рёбер на

1 см длины поверхности раковины (14–15) соответствуют лектотипу *C. fluminalis* из р. Евфрат [Korniushin, 2004]. Гаплотип FW17, ранее указанный для форм С и S *C. fluminalis*, известен в Северной и Южной Америке [Siripattrawan et al., 2000; Lee et al., 2005; Pigneur et al., 2014], в Европе он также присутствует в венгерской части Дуная (GQ401360) [National Center..., 2020]. В ходе нашей работы этот гаплотип впервые обнаружен у особей *C. fluminalis*, обитающих в нативном ареале. Различия между гаплотипами FW5, обнаруженным в бассейне Волги, и FW17 (MG924917, MK071615, 658 пн.) [National Center..., 2020] составляют 2.1%. Новых вариантов нуклеотидных последовательностей корбикул нами не обнаружено. Взаимосвязи между гаплотипами проанализированы путём построения медианной сети Network в публикациях других авторов [Reñarrubia et al., 2017; Bespalaya et al., 2018]. Таким образом, обнаруженная нами популяция в охлаждающем канале Костромской ГРЭС имеет иное происхождение, а предположение о возможном источнике этой инвазии из нативной популяции бассейна Каспийского моря вверх по р. Волге не подтвердилось.

Заключение

Учитывая наличие разных возрастных групп морфотипа R, личинок корбикул в жабрах и толще воды можно считать, что вид *C. fluminea* натурализовался в бассейне Волги и обнаруженная нами популяция при возникновении благоприятных условий, вполне возможно, станет источником для дальнейшего расселения корбикул. На основании полученных результатов невозможно установить источник происхождения исследуемой популяции, поскольку обнаруженный нами гаплотип мтДНК FW5 с морфотипом R преобладают в большинстве изученных ранее популяций, обитающих за пределами нативного ареала. Вполне возможно, что в ходе дальнейших исследований при использовании маркеров, характеризующихся более высокой скоростью возникновения мутаций, источник инвазии будет установлен.

Благодарности

Авторы выражают свою благодарность за помощь в сборе материала команде НИС «Академик Топчиев», искренне признательны анонимному рецензенту за ценные советы и замечания.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № ААА-А-А18-118012690105-0) при частичной поддержке РФФИ (проект №17-05-00782 А).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К. Инвазия двустворчатого моллюска *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (Bivalvia: Cyrenidae) в бассейн Нижнего Дона // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. № 1. С. 44–50.
- Набоженко М.В., Набоженко С.В. *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) – новый для Российского сектора Каспийского бассейна вид двустворчатых моллюсков // Наука Юга России. 2016. Т. 12. № 1. С. 61–64.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Araujo R., Moreno D., Ramos M.A. The asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe // Am. Malacol. Bull. 1993. No. 10. P. 39–49.
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al. Aliens are moving to the Arctic frontiers: an integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia // Biol. Invasions. 2018. Vol. 20. P. 2227–2243.
- Britton J. C., Morton B. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from North America // Malacological Review. 1986. Vol. 19. P. 1–43.
- Cianfanelli S., Lori E., Bodon M. Non-indigenous freshwater mollusks and their distribution in Italy // Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. Invading Nature / Ed. F. Gherardi. Dordrecht,

- The Netherlands: Springer Series in Invasion Ecology, Springer, 2007. P. 103–121.
- Elliott P., Ermgassen P.S. The Asian clam (*Corbicula fluminea*) in the River Thames, London, England // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3. No. 1. C. 54–60.
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1994. Vol. 3. P. 294–299.
- Gomes C., Sousa R., Mendes T. et al. Low genetic diversity and high invasion success of *Corbicula fluminea* (Bivalvia, Corbiculidae) (Müller, 1774) in Portugal // PLoS ONE. 2016. Vol. 11. No. 7. e0158108. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158108> [Accessed on 10.10.2018].
- Hedtke S.M., Stanger-Hall K., Baker R.J., Hillis D.M. All male asexuality: origin and maintenance of androgenesis in the Asian clam *Corbicula* // Evolution. 2008. Vol. 62. P. 1119–1136.
- Hedtke S.M., Glaubrecht M., Hillis D.M. Rare gene capture in predominantly androgenetic species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2011. Vol. 108. P. 9520–9524.
- Houki S., Yamada M., Honda T., Komaru A. Origin and possible role of males in hermaphroditic androgenetic *Corbicula* clams // Zool. Sci. 2011. Vol. 28. P. 526–531. doi: <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.28.526>
- Howlett D., Baker R. *Corbicula fluminea* (Müller): new to UK // J. Conchol. 1999. Vol. 36. No. 6. P. 83–84.
- Ishibashi R., Ookubo K., Aoki M. et al. Androgenetic reproduction in a freshwater diploid clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) // Zool. Sci. 2003. Vol. 20. P. 727–732.
- Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y. et al. NCBI BLAST: a better web interface // Nucleic Acids Res. 2008. Vol. 36. P. 5–9.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems / Eds. R.F. Dame, S. Olenin. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2005. P. 239–262.
- Komaru A., Yamada M., Houki S. Relationship between two androgenetic clam species, *Corbicula leana* and *Corbicula fluminea*, inferred from mitochondrial cytochrome b and nuclear 28S rRNA markers // Zool. Sci. 2013. Vol. 30. P. 360–365.
- Korniushin A.V. A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with a review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections // Hydrobiologia. 2004. Vol. 529. P. 255–270.
- Lee T., Siripattawan S., Ituarte C.F., Foighil O.D. Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World // Amer. Malac. Bull. 2005. Vol. 20. P. 113–122.
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // Biol. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 78. P. 235–252.
- Marescaux J., Pigneur L.-M., Van Doninck K. New records of *Corbicula* clams in French rivers // Aquatic Invasions. 2010. Vol. 5. P. 35–39.
- McMahon R.F. The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), in North America: 1924–1982 // Nautilus. 1982. Vol. 96. P. 134–141.
- Minchin D. The distribution of the Asian clam *Corbicula fluminea* and its potential to spread in Ireland // Management of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 2. P. 165–177.
- Mouthon J. Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire d'Asie // Basteria. 1981. Vol. 45. P. 109–116.
- Munjiu O., Shubernetski I. First record of Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the Republic of Moldova // Aquatic Invasions. 2010. Vol. 5. Suppl. 1. P. 67–70.
- National Center for Biotechnology Information // [<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>]. (Accessed on 25.01.2020).
- Nichols S.J., Black M.G. Identification of larvae: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*) // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72. P. 406–417.
- Okawa T., Kurita Y., Kanno K. et al. Molecular analysis of the distributions of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774), and threatened native clam, *C. leana* Prime, 1867, on Kyushu Island, Japan // BioInvasions Records. 2016. Vol. 5. No. 1. P. 25–29.
- Park J.K., Kim W. Two *Corbicula* (Corbiculidae: Bivalvia) mitochondrial lineages are widely distributed in Asian freshwater environment // Mol. Phylogenet. Evol. 2003. Vol. 29. P. 529–539 doi:10.1016/S1055-7903(03)00138-6
- Paunović M., Csányi B., Knežević S. et al. Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2. No. 2. P. 99–106.
- Peñarrubia L., Araguas R.M., Vidal O. et al. Genetic characterization of the Asian clam species complex (*Corbicula*) invasion in the Iberian Peninsula // Hydrobiologia. 2017. Vol. 784. P. 349–365.
- Pfenninger M., Reinhardt F., Streit B. Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroidea, Bivalvia) // J. Evol. Biol. 2002. Vol. 15. P. 1–13.
- Pigneur L.-M., Marescaux J., Roland K. et al. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western-Europe // BMC Evol. Biol. 2011. Vol. 11. 15 p. [<https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-147>] Accessed on 10.11.2018.
- Pigneur L.-M., Hedtke S.M., Etoundi E., Van Doninck K. Androgenesis: a review through the study of the selfish shellfish *Corbicula* spp. // Heredity. 2012. Vol. 108. P. 581–591.
- Pigneur L.M., Etoundi E., Aldridge D.C. et al. Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androgenetic *Corbicula* clams // Mol. Ecol. 2014. Vol. 23. P. 5102–5116.

- Popa O.P., Popa L.O. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia): alien invasive species in romanian fauna // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle" Grigore Antipa. 2006. Vol. 49. P. 7–12.
- Prime T. Notes on species of the family Corbiculadæ, with figures // Annals of the Lyceum of Natural History of New York. 1867. Vol. 8. P. 68.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Bij de Vaate A. Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the River Rhine // Arch. Hydrobiol. 2000. Vol. 149. P. 403–420.
- Renard E., Bachmann V., Cariou M.L., Moreteau J.C. Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) suggest the presence of three taxa in French rivers // Mol. Ecol. 2000. Vol. 9. P. 2009–2016.
- Siripattawan S., Park J.-K., Foighil D. Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America // J. Moll. Stud. 2000. Vol. 66. P. 423–429.
- Skolka M., Gomoiu M.-T. Alien invertebrates species in Romanian waters // Ovidius University, Annals of Natural Sciences, Biol. – Ecol. Series. 2001. Vol. 5. P. 51–55.
- Sousa R., Antunes C., Guilhermino L. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview // International Journal of Limnology. 2008. Vol. 44. P. 85–94.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // Mol. Biol. Evol. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.
- Tiemann J.S., Haponski A.E., Sarah A. et al. First record of a putative novel invasive *Corbicula* lineage discovered in the Illinois River, Illinois, USA // BioInvasions Records. 2017. Vol. 6. No. 2. P. 159–166.
- Vaate A.D., Grejdanus-Klaas M. The asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands // Bulletin Zoologisch Museum. 1990. Vol. 12. No. 12. P. 173–178.
- Vaate B.D., Hulea A.O. Range extension of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Danube: first record from Romania // Lauterbornia. 2000. Vol. 38. P. 23–26.

MORPHOLOGICAL AND GENETIC TRAITS OF THE FIRST INVASIVE POPULATION OF THE ASIATIC CLAM *CORBICULA FLUMINEA* (O. F. MÜLLER, 1774) NATURALIZED IN THE VOLGA RIVER BASIN

© Voroshilova I.S.^{a,*}, Pryanichnikova E.G.^a, Prokin A.A.^{a,b}, Sabitova R.Z.^a, Karabanov D.P.^a, Pavlov D.D.^a, Kurina E.M.^c

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia;

^b Cherepovets State University, Cherepovets 162600, Russia;

^c Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, 445003 Russia;

e-mail: *issergeeva@yandex.ru

Variability of the first invasive population of *C. fluminea* (O. F. Müller, 1774) from the Volga River basin was studied using mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene fragment (COI mtDNA) and characteristic of morphological peculiarities of the shells was given. A comparison with *C. fluminalis* (Müller, 1774) from the Kura River basin was made in order to eliminate errors in species identification. All analyzed individuals belong to the most widespread R morphological type. The only nucleotide sequence haplotype we found was identical to the widespread variant prevailing in the populations of the *Corbicula* with R morphological type in Europe, and also in America. There were mollusks of different shell size groups in the sample. *Corbicula* larvae were detected in qualitative zooplankton samples and in the gills of adults. Therefore, the studied population reproduces independently and may possibly become a source for further species expansion.

Key words: *Corbicula*, invasions, mtDNA.