

***PHYSELLA ACUTA* (DRAPARNAUD, 1805) (MOLLUSCA: GASTROPODA: PHYSIDAE) В БАССЕЙНЕ РЕКИ ДОНГНАЙ (ПРОВИНЦИЯ ЛАМДОНГ, ВЬЕТНАМ): ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ**

© 2022 Винарский М.В.^a, Ворошилова И.С.^{b,*}, Гусаков В.А.^b

^a Лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных, Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, 199034, Россия;

^b Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия; e-mail: *issergeeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.03.2022. После доработки 05.08.2022. Принята к публикации 12.08.2022

Чужеродные пресноводные моллюски рода *Physella* (Gastropoda: Physidae) впервые обнаружены в бассейне р. Донгнай (Вьетнам). На основе анализа морфологических признаков и нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) определена их принадлежность виду *Physella acuta* (Draparnaud, 1805). В работе обобщаются сведения о распространении данного вида в водоёмах Вьетнама, приводится морфологическая характеристика изученных особей, а также дано сравнение с другими популяциями вида, обнаруженными в тропических и субтропических регионах. Показано, что, несмотря на более чем двадцатилетнюю историю регистрации *Physella acuta* во Вьетнаме, вид остаётся сравнительно редким в водоёмах страны. Наличие в исследованной выборке особей разных размерных групп позволяет предполагать, что в бассейне р. Донгнай образовалась самовоспроизводящаяся популяция *Physella acuta*.

Ключевые слова: *Physella acuta*, инвазии, Вьетнам, COI, морфология раковины, размерно-весовая характеристика.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-38-51

Введение

Актуальность и значимость проблемы биологических инвазий для современной экологии, а также важность сбора и анализа первичной информации о формировании инвазионных популяций в новых регионах, вероятных векторах их расселения, общеизвестны. К числу групп пресноводных беспозвоночных, наиболее эффективно выступающих в качестве инвайдеров, относятся брюхоногие моллюски (Gastropoda), многие виды которых настолько успешно расселяются, что к настоящему времени сформировали космополитические или субкосмополитические ареалы. Обладая сравнительно низкой естественной вагильностью, пресноводные гастроподы способны использовать для своего расселения большое число векторов различной природы, в том числе зоо- и антропохорию. В последние 100–200 лет

деятельность человека (например, водный транспорт, промышленное разведение объектов аквакультуры, аквариумная торговля, транспортировка экзотических растений) значительно ускорила этот процесс. Широко известным примером субглобальной инвазии пресноводных гастропод стал случай расселения заострённой физеллы, *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), принадлежащей семейству лёгочных моллюсков Physidae Fitzinger, 1833.

Род *Physella* Haldeman, 1842 имеет неарктическое происхождение, и большинство видов этого рода населяют водоёмы Северной и Центральной Америки [Paraense, Pointier, 2003; Taylor 2003]. Долгое время считалось, что единственным аборигенным представителем рода вне Америки является *Physella acuta*, описанная из водоёмов юга Франции. В настоящее время твёрдо установ-

лено, что этот вид является чужеродным для фауны Старого Света и был завезён в Западную Европу предположительно в XVII или XVIII столетии, откуда широко расселился по водоёмам Евразии [Anderson, 2003; Lydeard et al., 2016; Vinarski, 2017; Винарский, 2018]. В пользу этой версии говорит большое число независимых источников данных: молекулярно-генетический анализ, палеонтологическая летопись, а также экспериментально установленное отсутствие репродуктивной изоляции между *Physella acuta* и некоторыми североамериканскими представителями рода [Lydeard et al., 2016].

До середины XIX в. заострённая физелла встречалась преимущественно в южной и юго-восточной части Европы. В настоящее время на севере Европы в естественной среде *Ph. acuta* обитает в водах Германии и Польши, а в водоёмах с искусственно изменённым термическим режимом самая северная из европейских популяций физеллы найдена на территории России, на Кольском полуострове [Нехаев, Палатов, 2016]. В восточном направлении *Ph. acuta* расселилась в Европе до бассейна Волги [Vinarski, 2017]. Известны находки этого вида в Сибири, исключительно в водоёмах с искусственно изменённым термическим режимом [Винарский и др., 2015].

В зарубежной Азии *Ph. acuta* находили в водных объектах Азербайджана, Таджикистана, Казахстана, Туркменистана, Китая, Грузии, Ирана, Ирака, Израиля, Омана, Саудовской Аравии, Пакистана, Индии, Индонезии, Бангладеш, Малайзии, Сингапура, Кореи, Японии [Paraense, Pointier, 2003; Mienis, 2005; Винарский и др., 2015; Ng et al., 2015, Vinarski, 2017]. На территории Вьетнама физеллы впервые обнаружены в пробах, собранных в 2001 г. [Bousset et al., 2014], однако в бассейне р. Донгнай ранее их не регистрировали.

Представители этого вида встречаются как в проточных, так и в стоячих хорошо прогреваемых водных объектах, преимущественно в мелководной зоне на глубинах 0.05–0.5 м. Обитают в зарослях высшей водной растительности, на поверхности грунта, твёрдых субстратах. Быстрый рост численности в новых участках ареала возможен при вселе-

нии небольшого числа особей благодаря гермафродитизму, способности к самооплодотворению, короткому ювенильному периоду и высокой скорости репродукции. Вследствие того, что моллюски обладают небольшими размерами (обычно до 12 мм) и хрупкой раковиной, они могут стать доступной пищей для рыб и других хищных водных животных.

Следует отметить, что представители семейства Physidae, как и многие другие группы пресноводных лёгочных моллюсков, характеризуются значительной пластичностью признаков формы и окраски раковины, что частично имеет экофенотипический характер [Britton, McMahon, 2004; Auld, Relyea, 2008; Gustafson et al., 2014; Ng et al., 2015; Saha et al., 2016; Früh et al., 2017; Collado et al., 2020; Goepfner et al., 2020; Taniel et al., 2020]. Размах изменчивости таков, что особи, представляющие крайние варианты вариационного ряда, с трудом поддаются надёжной идентификации по морфологическим признакам, поскольку их значения перекрываются у близкородственных видов. В прошлом это привело к описанию большого числа номинальных видов, которые частью были сведены в синонимы, а частью до сих пор остаются проблемными для систематики. В частности, инвазивные европейские популяции *Ph. acuta* в литературе определялись как принадлежащие трём-четырёх самостоятельным видам [Сон, 2007]. Поэтому в последние десятилетия были приложены значительные усилия для уточнения таксономии рода *Physella* с помощью молекулярно-генетического подхода [Dillon et al., 2002; Wethington, Guralnick, 2004; Dillon et al., 2007; Wethington, Lydeard, 2007; Pip, Franck, 2008; Wethington et al., 2009; Dillon et al., 2011; Gates et al., 2013; Moore et al., 2015; Ng et al., 2015; Young et al., 2021]. Крайне желательно генетическое изучение всех вновь обнаруженных инвазионных популяций физелл.

Цель нашей работы – идентификация видовой принадлежности и морфологическая характеристика моллюсков рода *Physella*, обнаруженных нами в бассейне р. Донгнай (Вьетнам), по морфологическим признакам и фрагменту митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI).

Материалы и методы

Река Даним (Đa Nhim) является верхним притоком одной из крупнейших внутренних рек Вьетнама – Донгнай (Đông Nai; длина около 590 км, площадь бассейна 38.6 тыс. км²), протекающей по нескольким провинциям центральной и южной частей страны. Даним берёт начало в провинции Ламдонг (Lâm Đồng) в горах Центрального плато (Tây Nguyên) на высоте примерно 1650 м над уровнем моря.

Изученные в ходе исследования моллюски были собраны 19.04.2018 г. на станции, расположенной в 3–4 км ниже истока реки

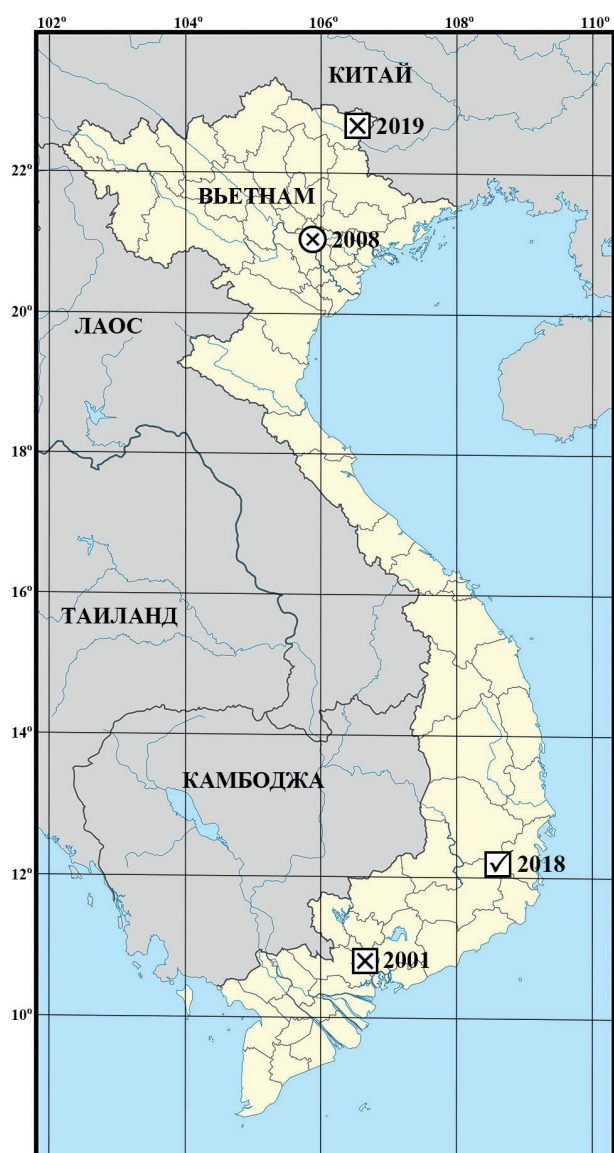


Рис. 1. Точка сбора *Ph. acuta* в провинции Ламдонг в 2018 г. (☑), а также другие известные на текущий момент пункты и даты регистрации *Ph. acuta* (☒) и *Physa* sp. (⊗) во Вьетнаме (подробности см. в разделе «Обсуждение»).

на высоте ~1500 м над уровнем моря (географические координаты: 12°10.633' с. ш., 108°41.895' в. д. Рис. 1). Температура воды в точке сбора составляла 21.3 °С, электропроводность – 23 мкСм/см, рН – 6.71, глубина – 0.1–0.2 м, течение было выражено слабо. Донные отложения были представлены умеренно заиленным крупным песком с галькой, камнями и разнородными растительными остатками.

Особей *Physella* собирали с камней и грунта вручную (пинцетом), в выборку были взяты особи всех размерных групп. В лабораторию моллюски транспортировались в живом виде в термобоксе с водой из места обитания. После сортировки 9 крупных экземпляров были зафиксированы в 96%-м растворе этанола для последующей таксономической идентификации, остальные (47 особей) – были использованы для анализа основных размерно-весовых характеристик популяции. Большая часть использованного в работе материала находится в коллекции авторов, 6 фиксированных экземпляров были переданы на хранение в малакологическую коллекцию Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург).

С помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм измеряли высоту (H_S) и ширину (B_S) раковины, высоту (H_A) и ширину (B_A) устья. Вес живых особей (W) определяли на аналитических электронных весах AX 200 (Shimadzu Corporation, Япония) с точностью до 0.1 мг. Перед взвешиванием все экземпляры обсушивали фильтровальной бумагой до исчезновения мокрых пятен, включая устьевую область.

Для сравнения по той же схеме были промерены раковины *Physella acuta* из трёх выборок, собранных в субтропической и тропической части инвазионного ареала вида: 1) 30.04.2019. Индия, штат Уттаракханд, пойма р. Пуурола в г. Пуурола ($n = 23$); 2) 04.08.2013. Тунис, водохранилище у г. Хаммамет ($n = 64$); 3) 27.06.2016. Таджикистан, г. Гиссар, заболоченный водоём у Гиссарской крепости ($n = 25$). Все эти выборки находятся в коллекции Лаборатории макроэкологии и биогеографии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета.

Для оценки параметров и выбора оптимальных моделей (уравнений), описывающих взаимосвязь размерно-весовых характеристик животных, использовали рекомендации, изложенные в работах Умнова [1976], Балушкиной и Винберга [1979], Ходара [Hodar, 1996]. Все представленные в результатах функции имеют статистически значимые коэффициенты корреляции (детерминации) при уровне значимости 0.05.

Выделение, амплификация и анализ нуклеотидных последовательностей ДНК. Тотальную ДНК выделяли коммерческим набором Diatom™ DNA Prep 200 («Изоген») согласно инструкции производителя. Из известных генетических маркеров нами выбрана нуклеотидная последовательность фрагмента гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы COI, поскольку именно этот маркер наиболее широко используется в работах, посвящённых систематике и инвазионной экологии *Ph. acuta*.

Фрагмент митохондриального гена COI амплифицирован у трёх особей с использованием следующих пар праймеров: LCO1490 5/-GGTCAACAATCATAAAGATATGG-3/ [Folmer et al., 1994] и COI-H 5/-TCAGGGTGA CCAAAAAATCA-3/ [Machordom et al., 2003].

Общий объём смеси ПЦР 25 µL содержал 2.5 µL 10 х буфера для ПЦР (СибЭнзим) с 20 mM MgCl₂, 1 µL каждого из олигонуклеотидных праймеров (10 pM), 2.5 µL смеси каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов (0.2 µM каждого), 1–1.5 µL 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: денатурация – 95 °C (4 мин), 32 цикла по 94 °C (1 мин), 58 °C (45 с), 72 °C (1 мин), и заключительный этап – 72 °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 Института биологии внутренних вод РАН согласно инструкции про-

изводителя. Нуклеотидные последовательности просматривали с использованием пакета программ MEGA6 [Tamura et al., 2013], для сравнения полученных нами последовательностей с последовательностями, имеющимися в базе данных GenBank NCBI [GenBank..., 2020], использовали встроенную в неё программу BLAST [Johnson et al., 2008]. Полученный нами вариант нуклеотидной последовательности COI депонирован в GenBank NCBI (OM970095).

Результаты

Анализ генетических локусов

У трёх особей, собранных нами в р. Даним, найден единственный вариант последовательности фрагмента гена COI. При сравнении этого варианта с последовательностями, депонированными в GenBank NCBI [GenBank..., 2020], установлено, что он полностью идентичен таковым у моллюсков вида *Physella acuta*, обитающих в озёрах Греции (KF737938, KF737940 – KF737949, KF737951, длина сравниваемого фрагмента гена составляет 655 пн), а также в водоёмах Ирана (KT280442, 636 пн; KT280440 636 пн), Ирака (KM206698, 621 пн; KM206699, 624 пн), Сингапура (KP182986, 654 пн) и Малайзии (KP182985, 641 пн). Это позволяет идентифицировать моллюсков из р. Даним как *Ph. acuta*.

Поскольку обнаруженные нами варианты нуклеотидных последовательностей этого локуса не отличаются от гаплотипов, анализируемых предыдущими авторами, в нашей публикации не приведены нетворк и кладограмма, так как они полностью соответствуют тем, которые показаны на рис. 2 в статье Эббса с соавторами [Ebbs et al., 2018]. Гаплотипы, отличающиеся на 1–3 мутационных шага от найденного в анализируемой выборке гаплотипа, обнаружены у моллюсков, собранных в водоёмах и водотоках США, Кубы, Австралии и Средней Азии (MF694471, 509 пн; MF694433, 509 пн; MF694439 509 пн; EU038366, 569 пн; MF694451 509 пн; KT280441 636 пн), то есть в пределах как нативного, так и инвазионного ареала *Ph. acuta*.

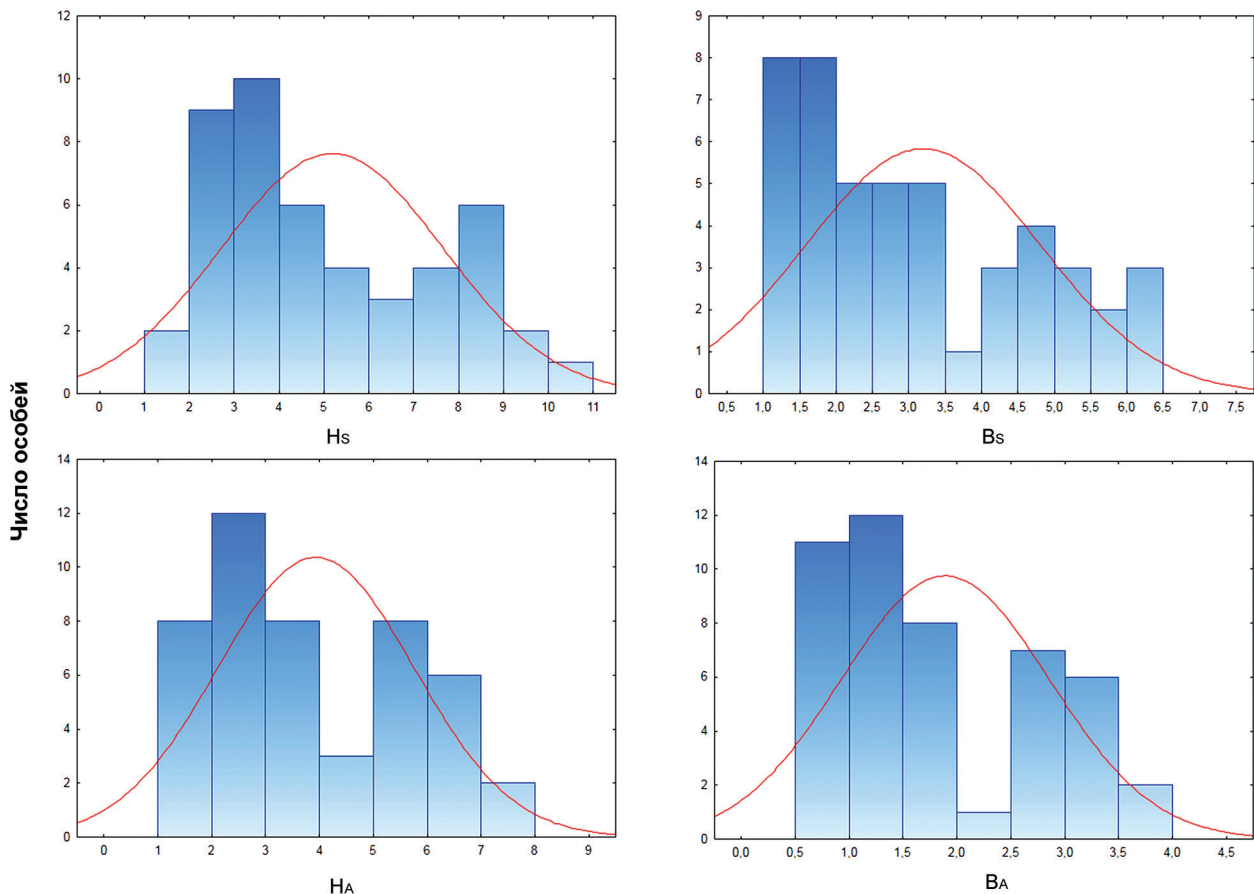


Рис. 2. Размерная характеристика выборки раковин *Physella* из р. Даним. Приведена линия нормального распределения.

Размерно-весовая характеристика выборки

Изученная нами выборка весьма неоднородна по размерно-весовому составу, все количественные показатели варьируют в широких пределах (рис. 2), что, очевидно, указывает на принадлежность особей более чем одному поколению. Наличие явной двувёршинности на всех диаграммах может быть интерпретировано как присутствие особей двух генераций в исследуемой выборке.

В пределах изученных диапазонов значений зависимости между шириной и высотой раковины, а также живым весом и линейными размерами тела *Ph. acuta* из р. Даним (рис. 3), наилучшим образом описываются следующими уравнениями:

$$\begin{aligned} B_s &= 0.6476 H_s - 0.1576, & R^2 &= 0.9813, & \bar{A} &= 5.5 \quad (1); \\ W &= 0.0837 H_s^{3.0743}, & R^2 &= 0.9895, & \bar{A} &= 11.8 \quad (2); \\ W &= 0.4257 B_s^{2.9667}, & R^2 &= 0.9841, & \bar{A} &= 15.9 \quad (3), \end{aligned}$$

где R^2 – коэффициент детерминации; \bar{A} – средняя ошибка аппроксимации (%).

Полученные значения показателей степени в уравнениях (2) и (3), близкие к 3, указывают на практически изометрический характер роста исследованной части популяции *Ph. acuta* из р. Даним, и, стало быть, на отсутствие существенных изменений общих пропорций раковины в данном местообитании по мере её роста.

По конхологическим характеристикам, отражающим общие пропорции раковины, изученная нами выборка соответствует характеристикам инвазионных популяций *Physella acuta* из тропиков и субтропиков (рис. 4). Наибольшие различия между выборками обнаруживаются в параметрах устья (соотношение B_A и H_A , B_A и H_s). По основному индексу раковины (B_s/H_s) все проанализированные выборки оказались довольно близки.

Обсуждение

Современное распространение *Ph. acuta* во Вьетнаме. К настоящему времени из литературы известны только пять упомина-

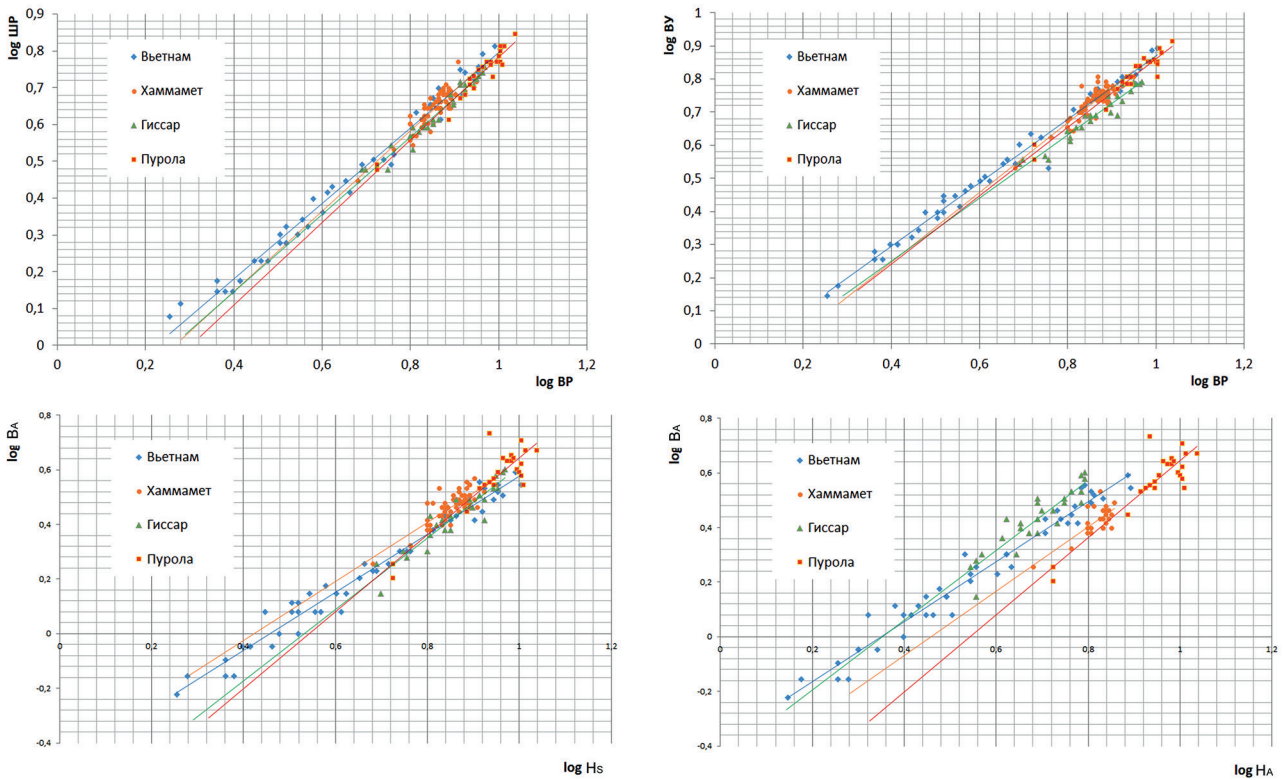


Рис. 3 Сравнительная характеристика раковин *Physella acuta* из Вьетнама и других инвазионных популяций (перечень использованных выборок см. «Материал и методы»).

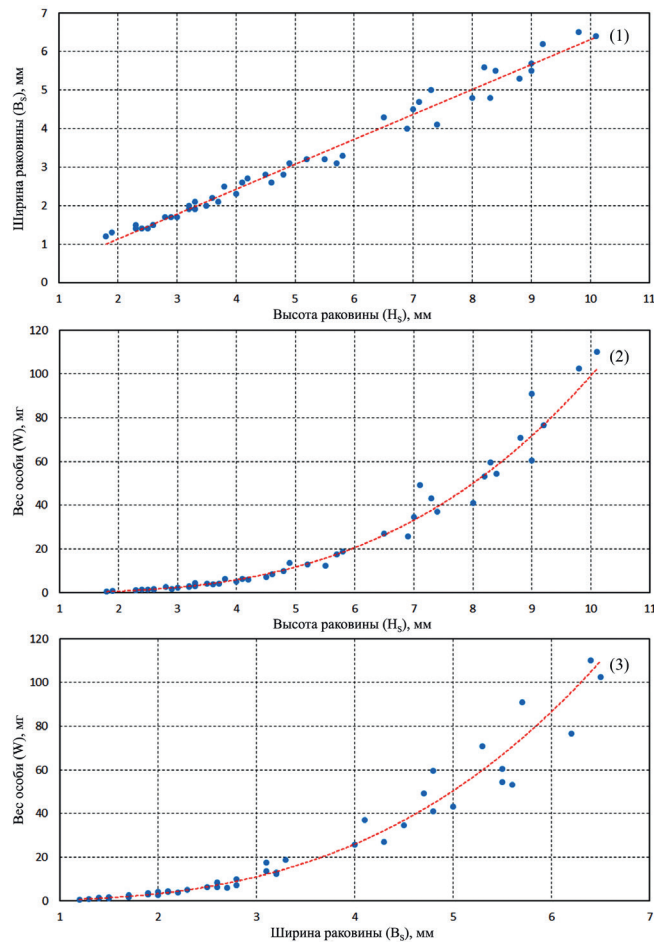


Рис. 4. Размерно-весовая характеристика особей *Ph. acuta* из р. Даним и тренды функций, описываемые уравнениями (1)–(3).

ний об обитании *Ph. acuta* и *Physa* sp. в водоёмах Вьетнама. И только в четырёх случаях, включая обсуждаемую в настоящей статье находку в р. Даним, указаны конкретные место и время обнаружения моллюсков (см. рис. 1). Учитывая, что другие родственные виды в стране не известны, упоминания *Physa* sp. из водоёмов Вьетнама скорее всего также относятся к *Ph. acuta* (отметим, что род *Physella* часто рассматривался как синоним рода *Physa*, и обсуждаемый вид нередко приводится в литературе как *Physa acuta*; см., к примеру, [Albrecht et al., 2009; Lydeard et al., 2016]).

Судя по имеющимся данным, *Ph. acuta* встречается во Вьетнаме уже как минимум два десятилетия: в работе Буссе с соавторами [Bousset et al., 2014] имеются сведения о нахождении моллюска в пруду одного из парков г. Хошимин (Сайгон) в апреле 2001 г. Ле с соавторами [Le et al., 2009] обнаружили *Physa* sp. в пробах, собранных в 2008 г. в небольшом оз. Хоанкьем (Hoàn Kiếm), расположенном в центре столицы страны – г. Ханой. В последние годы, помимо нашей находки в горах провинции Ламдонг, *Ph. acuta* была также зарегистрирована на севере страны в одном из ручьёв провинции Каобанг (Cao Bằng) на участке, расположенном на высоте 452 м над уровнем моря [Do et al., 2019] (см. рис. 1). Кроме указанных источников, сведения об обитании *Physa* sp. в водоёмах Вьетнама имеются в обзорной статье Мадсена и Хуна [Madsen, Hung, 2014], а *Ph. acuta* (как *Haitia acuta*) – в работе До [Do, 2015]. В обоих случаях точные даты и места находок не приводятся. Как следует из данных, приводимых До [Do, 2015], моллюск обнаружен в собственных пробах автора, взятых во многих районах страны, включая некоторые острова. Сведения о количестве случаев регистрации вида автор не приводит.

Принимая во внимание уже сравнительно длительный период обитания *Ph. acuta* на территории Вьетнама, логично предположить, что моллюск к настоящему времени обитает здесь в значительно большем количестве водоёмов, чем это известно из литературных источников. Кроме того, как известно, первые упоминания о находках этого вида в научной литературе могут значитель-

но отставать во времени от момента вселения моллюска в данную местность или регион [Vinarski, 2017].

Тем не менее, очевидно, что широкого распространения в стране *Ph. acuta* пока не получила, что контрастирует с её широкой распространённостью в некоторых других странах Южной Азии, например, в Индии. Об этом свидетельствуют единичные упоминания [Madsen, Hung 2014; Do, 2015] или даже полное отсутствие каких-либо данных об этом моллюске [Dang, Ho, 2017] в недавно опубликованных обзорных работах по малакофауне Вьетнама, а также до сих пор весьма редкие находки этого заметного вида в процессе «рутинных» гидробиологических исследований донных и фитофильных беспозвоночных в разнообразных водоёмах страны [Do et al., 2019; наши исследования].

Характерно, что первые находки физеллы во Вьетнаме сделаны в небольших (возможно, выполняющих декоративную функцию) водоёмах крупных городов [Le et al., 2009; Bousset et al., 2014]. Это хорошо согласуется с известным фактом расселения данного и многих других видов-вселенцев через аквариумы и декоративные водоёмы вместе с завозимыми растениями и/или другими животными [Vinarski, 2017; Ng et al., 2018]. Вероятно, что проникновение вида в более отдалённые [Do et al., 2019], особенно горные районы страны, как, например, в нашем случае, скорее всего также произошло не без помощи человека. Река Донгнай вместе с притоками протекает преимущественно по гористой местности. Здесь имеется значительное количество природных (пороги, водопады, сильная проточность в сезон дождей) и искусственных (плотины электростанций) преград, затрудняющих естественное расселение водных животных вверх по течению.

Точка обнаружения *Ph. acuta* в р. Даним расположена в малонаселённой местности на высоте 1500 м над уровнем моря, практически у самого истока реки. Периодические исследования донной и фитофильной фауны в р. Донгнай и других разнообразных водоёмах её бассейна (пойменные озёра, водохранилища, каналы, различные временные водоёмы и т. д.) проводятся нами с 2012 г., и никаких

следов обитания вида здесь до сих пор обнаружено не было. Местообитание, в котором моллюск был обнаружен в 2018 г., обследовалось нами ранее в 2012 и 2014 гг. Таким образом, вид проник сюда, по-видимому, совсем недавно – во второй половине прошлого десятилетия, или, по крайней мере, был до этого так малочислен, что не встречался в пробах. На наш взгляд, наиболее вероятным источником вселения *Ph. acuta* в р. Даним является Научно-исследовательская станция холодноводных рыб Тайнгуиен (Trạm Nghiêп сủ cá nước lạnh Tây Nguyêп), расположенная в 200–300 м выше по течению от места сбора моллюсков. Это небольшое хозяйство, в котором изучается возможность акклиматизации и разведения ценных пород холодолюбивых рыб (в частности, форелей) в высокогорных условиях Вьетнама, где температура воды в реках даже в самый жаркий сезон обычно не превышает 20–25 °С. Можно предположить, что *Ph. acuta* попала в пруды станции случайно, например, вместе с кормом, растениями или мальками рыб, после чего проникла и в саму реку. Для подтверждения этой гипотезы необходимо обследование водоёмов, расположенных на территории станции.

Учитывая появление *Ph. acuta* в самых верховьях р. Донгнай, можно прогнозировать расселение вида в ближайшие годы вниз по течению (руслу) самой реки, а также в постоянно или периодически (в сезон дождей) связанные с ней другие водоёмы бассейна (пойменные озёра, оросительные каналы, рисовые поля и т. д.).

Необходимо отметить, что из Южной Азии ранее были описаны виды *Physastra sumatrana* (Martens, 1897) и *Stenophysa spathidophallus* Taylor, 2003, форма раковин которых напоминает таковую у заострённой физеллы [Taylor, 2003]. Согласно данным Ng et al. [2015], особи, идентифицированные ими как *Ph. sumatrana* и *S. spathidophallus*, имеют последовательности COI идентичные обнаруженным ранее у *Ph. acuta*. Однако у двух особей, одна из которых взята авторами указанной выше публикации из коммерческой аквариумной культуры, а другая – на территории Малайзии, нуклеотидные последовательности (KP182981, KP182982) отли-

чались от таковых у других особей заострённой физеллы на 20–21% [Ng et al., 2015]. По морфологическим признакам обе особи идентифицированы авторами как *Ph. acuta* [Ng et al., 2015]. Наиболее генетически близкие к ним варианты обнаружены у особей из североамериканской р. Снейк, помещённых в GenBank NCBI как «*Physinae* sp.» (OK510774–OK510777) [GenBank..., 2020], с минимальной дивергенцией между этими североамериканскими и южноазиатскими гаплотипами, равной 7%. Вполне возможно, что моллюски проникли в р. Снейк из водоёма, расположенного выше по течению, где разводят объекты аквакультуры [Young et al., 2021]. Авторы двух указанных выше публикаций [Ng et al., 2015, Young et al., 2021] предполагают, что данные гаплотипы могут встречаться у представителей других видов, для которых ранее не секвенировали этот локус. Таким образом, среди моллюсков с формой раковины близкой к *Ph. acuta* могут быть представители другого чужеродного вида, таксономическая принадлежность которого пока не установлена. Следовательно, при идентификации видовой принадлежности физелл наряду с традиционными морфологическими методами необходим анализ генетических маркеров. В GenBank NCBI [GenBank..., 2020] отсутствуют нуклеотидные последовательности генетических локусов COI для представителей видов *Ph. sumatrana* и *S. spathidophallus*, из наиболее близких к ним видов (представителей тех же родов) есть сведения только о нуклеотидных последовательностях *Stenophysa marmorata* (Guilding, 1828). Различия между нуклеотидными последовательностями особей из Малайзии (KP182981, KP182982) и *S. marmorata* составляют 23% (длина сравниваемого фрагмента гена 568 пн), следовательно, неизвестный таксон вряд ли принадлежит к роду *Stenophysa* Martens, 1898. Поскольку для представителей рода *Physastra* отсутствуют сведения о нуклеотидных последовательностях митохондриальных генов, мы не исключаем того, что неизвестный таксон, о котором упоминалось ранее, окажется представителем этого рода. Поскольку для генетического анализа нами взято всего три особи, то мы не можем полностью исключить того, что при

увеличении объёма выборки носители этих загадочных вариантов нуклеотидных последовательностей будут найдены в исследуемой популяции.

Генетическое разнообразие и происхождение вьетнамских популяций *Ph. acuta*. Длительное время считалось, что биологические инвазии приводят к снижению внутривидового разнообразия в инвазионных частях ареала по генетическим локусам. Однако снижение разнообразия в инвазионной популяции может быть небольшим или вовсе не проявляться благодаря повторным инвазиям [Roman, Darling, 2007; Dlugosch, Parker, 2008]. В целом, как в нативном, так и в инвазионном участках ареала *Ph. acuta* наблюдается высокое генетическое разнообразие по митохондриальным и ядерным маркерам [Bousset et al., 2004, 2014; Albrecht et al., 2009, 2014; van Leeuwen et al., 2013; Raković et al., 2016; Ebbs et al., 2018; Lawton et al., 2018; Collado et al., 2020].

Тем не менее, по сравнению с другими инвазионными популяциями во вьетнамской выборке обнаружено относительно невысокое генетическое разнообразие по микросателлитным локусам (табл. 2 в статье [Bousset et al., 2014]). Следует отметить, что вьетнамские популяции возникли относительно недавно (см. выше). Вполне возможно, что исходная инвазионная популяция физелл во Вьетнаме сформировалась из небольшого числа особей, а повторные инвазии случались редко или вообще не происходили.

Для фрагмента митохондриального гена COI для *Ph. acuta* ранее отмечено 88 уникальных гаплотипов [Ebbs et al., 2018]. Единственный гаплотип COI, присутствующий в популяции из р. Даним, идентичен одному из вариантов, найденному ранее в европейской и азиатской частях инвазионного ареала, но не обнаружен в выборках из нативного ареала вида. Таким образом, проникновение физеллы во Вьетнам скорее всего, происходило из географически наиболее близких азиатских популяций Сингапура или Малайзии, хотя не исключено и проникновение моллюсков из более отдалённых регионов.

По каким причинам этот гаплотип не был обнаружен в нативных (американских)

популяциях? Предполагается, что заострённая физелла попала в Европу в XVII–XVIII вв., а возможно и ещё раньше. Вероятнее всего, моллюски проникли путём непреднамеренного завоза из Нового Света вместе с экзотическими водными растениями для ботанических садов Европы, импорт которых происходил с конца XVI в. [Vinarski, 2017; Винарский, 2018]. Следует отметить, что в нативной части ареала всё же обнаружены гаплотипы, отличающиеся от найденного нами варианта нуклеотидной последовательности всего на 1–3 мутационных шага. Из нативного ареала предыдущими авторами [Ebbs et al., 2018] проанализировано 73 особи из 28 точек сбора материала (1–12 особей в выборке), поэтому можно предположить, что этот гаплотип является редким для моллюсков из водных объектов Северной Америки, и не был найден там в силу случайных причин. Не исключено также, что за то время, которое физелла обитает в Старом Свете, здесь сформировался новый гаплотип.

Теоретически, в акцепторных популяциях чужеродного вида должны присутствовать варианты последовательностей, преобладающие в донорной популяции. Однако, в инвазионных популяциях *Ph. acuta*, сформировавшихся в водных объектах Европы и Африки, преобладают гаплотипы, отсутствующие в нативном ареале [Lawton et al., 2018]. Если формирование популяции происходило в результате вселения небольшого числа особей (эффект основателя) или имело место сильное уменьшение численности популяции с последующим её восстановлением (эффект бутылочного горлышка), то один из гаплотипов в новой популяции мог стать преобладающим и в дальнейшем отличаться по частоте встречаемости от донорной популяции.

Размерно-весовые характеристики особей *Ph. acuta* из р. Даним в целом существенно не отличаются от таковых, известных из других частей инвазионного ареала вида, по крайней мере, в тропической и субтропической зоне. Особи из Вьетнама морфологически близки как к другим изученным нами выборкам, так и популяциям Индо-Малайского региона, известным нам по литературным данным. Однако можно отметить и некоторые морфоло-

гические различия.

Так, в сравнении с особями *Ph. acuta* из нескольких местообитаний в водохранилищах и реках г. Чандигарх (Chandigarh) на севере Индии [Kadyan, Wats, 2018], физеллы из р. Даним имеют более шаровидную форму раковины (среднее значение индекса $H_s/V_s=1.6$), в то время как высота раковины индийских особей превышает ширину в два раза. *Ph. acuta* из р. Чандигарх имеют также несколько большее отношение высоты устья к его ширине (2.5:1) и высоты раковины к высоте устья (1.6:1).

Саха с соавторами [Saha et al., 2016, 2017] исследовали размерно-весовые характеристики и рост в природных и лабораторных условиях другой индийской популяции *Ph. acuta* – из сточных вод г. Бурдван (Burdwan) (западная Индия). Длина раковины моллюсков, изученных авторами, варьировала от 1.0 до 11.5 мм, а сырой вес с раковиной – от ~1 до 104 мг, что практически точно совпадает с нашими промерами из р. Даним [Saha et al., 2016; см. рис. 2]. Однако, в отличие от вьетнамской популяции, которая характеризуется изометрической кривой роста (см. рис. 4, 2), физелла из г. Бурдван демонстрирует ярко выраженную положительную аллометрию. Авторы приводят следующее уравнение зависимости веса тела от длины (высоты) раковины: $W = 0.004 H_s^{4.165}$, $R^2 = 0.989$. Как видно, показатель степени превышает 4. На имеющемся в работе графике данной зависимости хорошо видно, что особенно быстрое нарастание веса (объёма) тела по сравнению с его длиной происходит после достижения особями размера в 6 мм [Saha et al., 2016]. Другой график и уравнение показывают, что происходит это главным образом за счёт увеличения веса мягких тканей тела, а не раковины: $W_{ST} = 0.0003 H_s^{5.95}$, $R^2 = 0.99$, где W_{ST} – вес мягких тканей тела [Saha et al., 2016]. Судя по приведённым здесь же уравнению ($B_s = 0.7574 H_s - 0.5278$, $R^2 = 0.9924$) и графике зависимости ширины раковины от её длины, в данном местообитании раковина растёт в ширину несколько быстрее по сравнению с моллюсками из Вьетнама и, как следствие, имеет чуть более шаровидную форму тела, особенно на стадии старших возрастов [Saha

et al., 2016].

Длина и вес особей *Ph. acuta*, выращенных в лабораторных условиях при температуре $>27^\circ\text{C}$, в первую неделю жизни составляли ~1.5 мм и ~2.0 мг, а своих максимальных размеров моллюски достигали к концу двадцатой недели: ~11.5 мм и ~46 мг, соответственно [Saha et al., 2017]. При сравнении с природными популяциями [Saha et al., 2016; рис. 3] видно, что вес взрослых особей *Ph. acuta* из лабораторной культуры при сходных размерах тела примерно вдвое меньше. По мнению авторов [Saha et al., 2017], более высокие темпы роста в их эксперименте связаны с более высокой температурой содержания моллюсков по сравнению с другими подобными исследованиями [Núñez, 2011]. Двувёршинность полученных нами диаграмм распределения значений признаков (см. рис. 2) указывает, вероятно, на отсутствие непрерывного размножения заострённой физеллы в р. Даним и жизненный цикл, предусматривающий наличие отдельных генераций. Такая картина характерна для жизненных циклов пресноводных пульмонат умеренной зоны [Берёзкина, Старобогатов, 1988], но скудость имеющихся данных не даёт нам возможности высказывать определённые суждения о жизненном цикле популяции из р. Даним.

Заключение

Путём изучения морфологических признаков и генетического маркера COI обнаруженные в р. Даним моллюски идентифицированы как *Ph. acuta*. На основании сведений о фрагментах нуклеотидных последовательностей анализируемых нами генетических маркеров точно определить источник происхождения популяции в настоящее время не представляется возможным. Дальнейшее исследование нативных североамериканских популяций, а также популяций *Ph. acuta* из других регионов поможет более полно реконструировать пути расселения этого вида. Учитывая появление *Ph. acuta* в самых верховьях р. Донгнай, можно спрогнозировать расселение вида вниз по течению реки, а также в связанные с ней другие водоёмы бассейна. Скудость информации пока не позволяет делать какие-либо прогнозы о возможном влиянии

янии *Ph. acuta* на нативные пресноводные экосистемы Вьетнама. Имеющиеся в литературе данные указывают, что этот инвазивный моллюск может оказывать негативное воздействие на популяции аборигенных видов пресноводных гастропод, в частности, за счёт его повышенной конкурентоспособности [Cope, Winterbourn, 2004; Cianfanelli et al., 2007; Zukowski, Walter, 2009; Ng et al., 2018]. Необходимы дальнейшие наблюдения за распространением и численностью *Ph. acuta* на территории Вьетнама.

Благодарности

Авторы глубоко признательны вьетнамским и российским коллегам за помощь в проведении полевой части работы, а также администрации и сотрудникам Тропического центра за общую организацию исследований во Вьетнаме.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках исследовательской программы «Эколан Э-3.2» Российско-Вьетнамского тропического научно-технологического центра и госзадания № 121051100109-1.

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

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озёр. Л.: Изд-во ЗИН, 1979. С. 58–79.
- Берёзкина Г.В., Старобогатов Я.И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных лёгочных моллюсков // Труды Зоологического института АН СССР. 1988. Т. 174. С. 1–308.
- Винарский М.В. Большое путешествие маленькой улитки // Природа. 2018. № 2. С. 10–19.
- Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И., Казанцев И.Е., Каримов А.В., Лазуткина Е.А. Чужеродные

- виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: Обзор // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 2–19.
- Нехаев И.О., Палатов Д.М. От моря Чёрного к морю Белому: первая находка инвазивного моллюска *Physella acuta* на крайнем севере Европы // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 61–65.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 131 с.
- Умнов А.А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного // Журнал общей биологии. 1976. Т. 37, № 1. С. 71–86.
- Albrecht C., Föller K., Clewing C., Hauffe T., Wilke T. Invaders versus endemics: alien gastropod species in ancient Lake Ohrid // Hydrobiologia. 2014. Vol. 739. P. 163–174 doi 10.1007/s10750-013-1724-1
- Albrecht C., Kroll C., Wilke T. Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila) // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 1821–1826. doi 10.1007/s10530-008-9360-9.
- Anderson R. *Physella (Costatella) acuta* Draparnaud in Britain and Ireland, its taxonomy, origins and relationship to other introduced Physidae // Journal of Conchology. 2003. Vol. 38. P. 7–21.
- Auld J.R., Relyea R.A. Are there interactive effects of mate availability and predation risk on life history and defence in a simultaneous hermaphrodite? // Journal of Evolutionary Biology. 2008. Vol. 21. P. 1371–1378. doi 10.1111/j.1420-9101.2008.01562.x.
- Bousset L., Pointier J.-P., David P., Jarne P. Neither variation loss, nor change in selfing rate is associated with the worldwide invasion of *Physa acuta* from its native North America // Biological Invasions. 2014. Vol. 16. P. 1769–1783. doi 10.1007/s10530-013-0626-5.
- Bousset L., Sourrouille P., Henry P.-Y., Jarne P. Population biology of the invasive freshwater snail *Physa acuta* approached through genetic markers, ecological characterization and demography // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13. P. 2023–2036. doi 10.1111/j.1365-294X.2004.02200.x
- Britton D.K., McMahon R.F. Environmentally and genetically induced shell-shape variation in the freshwater pond snail *Physa (Physella) virgata* (Gould, 1855) // American Malacological Bulletin. 2004. Vol. 19. P. 93–100.
- Cianfanelli S., Lori E., Bodon M. Alien freshwater molluscs in Italy and their distribution // Gherardi F. (Ed.) Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2007. P. 103–121.
- Collado G.A., Vidal M.A., Torres-Díaz C., Cabrera F.J., Araya J.F., Darrigran G. Morphological and molecular identification of the invasive freshwater snail *Physa acuta* (Gastropoda: Physidae) into Llanquihue Lake, Chilean Patagonia // Annals of the Brazilian Academy of Sciences. 2020. Vol. 92, supplement 2, no. e20181101. Doi: 10.1590/0001-3765202020181101.

- Cope N.J., Winterbourn M.J. Competitive interactions between two successful molluscan invaders of freshwaters: an experimental study // *Aquatic Ecology*. 2004. Vol. 38. P. 83–91.
- Đặng Ngọc Thanh, Hồ Thanh Hải. Trai, ốc nước ngọt nội địa Việt Nam (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia). Nxb. KHKT, Hà Nội. [Пресноводные брюхоногие и двустворчатые моллюски Вьетнама]. Science and Technology Publishing House, Hanoi, 2017. 362 pp. [in Vietnamese].
- Dillon R.T., Robinson J.D., Wethington A.R. Empirical estimates of reproductive isolation among the freshwater pulmonates *Physa acuta*, *P. pomilia*, and *P. hendersoni* // *Malacologia*. 2007. Vol. 49. P. 283–292. Doi: 10.4002/0076-2997-49.2.283.
- Dillon R.T., Wethington A.R., Lydeard C. The evolution of reproductive isolation in a simultaneous hermaphrodite, the freshwater snail *Physa* // *BMC Evolutionary Biology*. 2011. Vol. 11. No. 144. Doi: 10.1186/1471-2148-11-144
- Dillon R.T., Wethington A.R., Rhett J.M., Smith T.P. Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra* // *Invertebrate Biology*. 2002. Vol. 121. P. 226–234.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17. P. 431–449. Doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03538.x
- Do Van Tu. Freshwater Snails of Vietnam: Diversity and Conservation Status // In: Proceedings of the 6th National Scientific Conference on Ecology and Biological Resources. Agricultural Publishing House, Hanoi. 2015. P. 977–986. [Hội Nghị Khoa Học Toàn Quốc Về Sinh Thái Và Tài Nguyên Sinh Vật Lân Thứ 6] [in Vietnamese].
- Do Van Tu, Le Hung Anh, Nguyen Tong Cuong, Dang Van Dong, Phan Van Mach, Tran Duc Luong, Cao Thi Kim Thu. Mollusca and Malacostraca in Some Limestone Waterbodies in Ha Lang District, Cao Bang Province: Diversity, Distribution and Conservation // *Tap Chi Sinh Hoc*. 2019. Vol. 41 P. 131–142. Doi: 10.15625/0866-7160/v41n2se1&2se2.14166 [in Vietnamese].
- Ebbs E.T., Loker E.S., Brant S.V. Phylogeography and genetics of the globally invasive snail *Physa acuta* Draparnaud 1805, and its potential to serve as an intermediate host to larval digenetic trematodes // *BMC Evolutionary Biology*. 2018. Vol. 18. No. 103. Doi: <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1208-z>.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 1994. Vol. 3. P. 294–299.
- Früh D., Haase P., Stoll S. Temperature drives asymmetric competition between alien and indigenous freshwater snail species, *Physa acuta* and *Physa fontinalis* // *Aquatic Science*. 2017. Vol. 79. P. 187–195. Doi: 10.1007/s00027-016-0489-9.
- Gates K.K., Kerans B.L., Keebaugh J.L., Kalinowski S., Vu N. Taxonomic identity of the endangered Snake River physa, *Physa natricina* (Pulmonata: Physidae) combining traditional and molecular techniques // *Conservation Genetics*. 2013. Vol. 14. P. 159–169. Doi: 10.1007/s10592-012-0439-6.
- GenBank NCBI – National Center for Biotechnology Information. 2020 // (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Проверено 01.02.2022.
- Goepfner S.R., Roberts M.E., Beaty L.E., Luttbeg B. Freshwater snail responses to fish predation integrate phenotypic plasticity and local adaptation // *Aquatic Ecology*. 2020. Vol. 54. P. 309–322. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09744-x>.
- Gustafson K.D., Kensinger B.J., Bolek M.G., Luttbeg B. Distinct snail (*Physa*) morphotypes from different habitats converge in shell shape and size under common garden conditions // *Evolutionary Ecology Research*. 2014. Vol. 16. P. 77–89.
- Hodar J.A. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies // *Acta Oecologica*. 1996. Vol. 17. No. 5. P. 421–433.
- Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y. et al. NCBI BLAST: a better web interface // *Nucleic Acids Research*. 2008. Vol. 36: P. 5–9. doi 10.1093/nar/gkn201.
- Kadyan M., Wats M. First Report of Family Physidae (Gastropoda) with *Physa acuta* as its Representative from Freshwaters of Chandigarh (U.T.), India // *Global Journal of Science Frontier Research: C Biological Science*. 2018. Vol. 18. P. 43–49.
- Lawton S.P., Allan F., Hayes P.M., Smit N.J. DNA barcoding of the medically important freshwater snail *Physa acuta* reveals multiple invasion events into Africa // *Acta Tropica*. 2018. Vol. 188. P. 86–92. doi <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2018.08.027>.
- Le Hung Anh, Nguyen Kiem Son, Tran Duc Luong, Do Van Tu, Nguyen Dinh Tao, Duong Ngoc Cuong. Characteristics of Aquatic Invertebrates and Fish in Ho An Kiem Lake Before Application of Sludge Dredge // Proceedings of the 3rd National Scientific Conference On Ecology and Biological Resources, Hanoi, 22 October 2009. [Nhà Xuất Bản Nông Nghiệp, Hà Nội] Agricultural Publishing House, Hanoi, 2009. P. 1148–1153 [in Vietnamese].
- Lydeard C., Campbell D., Golz M. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 Should be Treated as a Native of North America, Not Europe // *Malacologia*. 2016. Vol. 59. P. 347–350. Doi: 10.4002/040.059.0213.
- Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2003. Vol. 78. P. 235–252. Doi: 10.1046/J.1095-8312.2003.00158.X
- Madsen H., Hung N.M. An overview of freshwater snails in Asia with main focus on Vietnam // *Acta Tropica*. 2014. Vol. 140. P. 105–117. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actatropica.2014.08.005>
- Mienis H.K. New World physids don't know borders: exotic Physidae in Indonesia // *Ellipsaria*. 2005. Vol. 7. No. 2. P. 8–9.
- Moore A.C., Burch J.B., Duda T.F. Recognition of a highly restricted freshwater snail lineage (Physidae: *Physella*) in southeastern Oregon: convergent evolution, historical

- context, and conservation considerations // Conservation Genetics. 2015. Vol. 16. P. 113–123. doi: 10.1007/s10592-014-0645-5.
- Ng T.H., Limpanont Y., Chusongsang Y., Chusongsang P., Panha S. Correcting misidentifications and first confirmation of the globally-invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Thailand and Laos // Bioinvasions Records. 2018. Vol. 7. No. 1. P. 15–19. Doi: <https://doi.org/10.3391/bir.2018.7.1.03>.
- Ng T.H., Tan S.K., Yeo D.C.J. Clarifying the identity of the long-established, globally-invasive *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae) in Singapore // Bioinvasions Records. 2015. Vol. 4. No. 3. P. 189–194. Doi: <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2015.4.3.06>.
- Núñez V. Fecundity and survival advantages of an exotic gastropod compared to a native species // American Malacological Bulletin. 2011. Vol. 29. P. 95–103.
- Paraense W.L., Pointier J.P. *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Gastropoda: Physidae): a study of topotypic specimens // Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. 2003. Vol. 98. No. 4. P. 513–517.
- Pip E., Franck J.P.C. Molecular phylogenetics of central Canadian Physidae (Pulmonata: Basommatophora) // Canadian Journal of Zoology. 2008. Vol. 86. P. 10–16. doi 10.1139/Z07-112.
- Raković M.J., Raković M.B., Petrović A., Popović N., Đuknić J., Naunovic Z., Paunović M. Haplotype variation in the *Physa acuta* group (Basommatophora): genetic diversity and distribution in Serbia // Mediterranean Marine Science. 2016. Vol. 17. P. 292–301. doi <https://doi.org/10.12681/mms.1453>.
- Roman J., Darling J.A. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // Trends in Ecology & Evolution. 2007. Vol. 22. P. 454–464. doi 10.1016/j.tree.2007.07.002.
- Saha C., Parveen S., Chakraborty J., Pramanik S., Aditya G. Life table estimates of the invasive snail *Physa acuta* Draparnaud, 1805, occurring in India // Ekológia (Bratislava). 2017. Vol. 36. No. 1. P. 60–68. Doi: 10.1515/eko-2017-0006.
- Saha C., Pramanik S., Chakraborty J., Parveen S., Aditya G. Abundance and body size of the invasive snail *Physa acuta* occurring in Burdwan, West Bengal, India // Journal of Entomology and Zoology Studies. 2016. Vol. 4. No. 4. P. 490–497.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // Molecular Biology and Evolution. 2013. Vol. 30. No. 12. P. 2725–2729. doi :10.1093/molbev/mst197.
- Tariel J., Plénet S., Luquet E. Transgenerational plasticity of inducible defences: Combined effects of grand-parental, parental and current environments // Ecology & Evolution. 2020. Vol. 10. No. 5. P. 2367–2376. Doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.6046>.
- Taylor D.W. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila). Biogeography, classification, morphology // Revista de Biología Tropical. 2003. Vol. 51, supplement 1. P. 1–287.
- van Leeuwen C.H.A., Huig N., van der Velde G., van Alen T.A., Wagemaker C.A.M., Sherman C.D.H., Klaassen M., Figueroa J. How did this snail get here? Several dispersal vectors inferred for an aquatic invasive species // Freshwater Biology. 2013. Vol. 58. P. 88–99. Doi: 10.1111/fwb.12041.
- Vinarski M.V. The history of an invasion: phases of the explosive spread of the physid snail *Physella acuta* through Europe, Transcaucasia and Central Asia // Biological Invasions. 2017. Vol. 19. P. 1299–1314. Doi: 10.1007/s10530-016-1339-3.
- Wethington A.R., Guralnick R. Are populations of physids from different hot-springs distinctive lineages? // American Malacological Bulletin. 2004. Vol. 19. P. 135–144.
- Wethington A.R., Lydeard C. A molecular phylogeny of Physidae (Gastropoda: Basommatophora) based on mitochondrial DNA sequences // Journal of Molluscan Studies. 2007. Vol. 73. P. 241–257. Doi: 10.1093/jmollusjeym021.
- Wethington A.R., Wise J., Dillon R.T. Genetic and morphological characterization of the Physidae of South Carolina (Gastropoda: Pulmonata: Basommatophora), with description of a new species // The Nautilus. 2009. Vol. 123. P. 282–292.
- Young M.K., Smith R., Pilgrim K.L., Schwartz M.K. Molecular species delimitation refines the taxonomy of native and nonnative physine snails in North America // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. No. 21739. Doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01197-3>.
- Zukowski S., Walter K.F. Freshwater snails in competition: Alien *Physa acuta* (Physidae) and native *Glyptophysa gibbosa* (Planorbidae) in the River Murray, South Australia // Marine and Freshwater Research. 2009. Vol. 60. P. 999–1005.

***PHYSELLA ACUTA* (DRAPARNAUD, 1805) (MOLLUSCA: GASTROPODA: PHYSIDAE) IN THE DONG NAI RIVER BASIN (LÂM ĐỒNG PROVINCE, VIETNAM): GENETIC AND MORPHOLOGICAL IDENTIFICATION**

© 2022 Vinarski M.V.^a, Voroshilova I.S.^{b, *}, Gusakov V.A.^b

^a Laboratory of Macroecology and Biogeography of Invertebrates, St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034, Russia;

^b I.D. Papanin Institute of Inland Water Biology of the Russian Academy of Sciences, Borok Settlement, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia
e-mail: [*issergeeva@yandex.ru](mailto:issergeeva@yandex.ru)

Invasive freshwater molluscs of the genus *Physella* (Gastropoda: Physidae) were discovered in the basin of the Dong Nai River, Vietnam for the first time. Based on the analysis of morphological features and the nucleotide sequence of the fragment of the COI mitochondrial gene, these molluscs were identified as belonging to the species *Physella acuta* (Draparnaud, 1805). The paper summarizes the available information on the distribution of this species in the waterbodies of Vietnam, provides the morphological characteristics of the studied individuals, and compares them with other populations of the species found in tropic and subtropic regions. It is shown that, despite the more than twenty-year history of registration of *Physella acuta* in Vietnam, the species remains relatively rare in the country's waterbodies. The presence in the studied sample of individuals of different size groups suggests that, in the basin of the Dong Nai River, self-reproducing population of *Physella acuta* has been established.

Key words: *Physella acuta*, invasions, Vietnam, COI gene, shell morphology, size-weight characteristic.