

УДК 575.174

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ИНВАЗИЙ ДРЕЙССЕНИД (DREISSENIDAE, BIVALVIA)

И. С. Ворошилова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: issergeeva@yandex.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Генетические маркеры в исследованиях инвазий дрейссенид (Dreissenidae, Bivalvia). – Ворошилова И. С. – В обзоре обобщены литературные данные о генетических маркерах, используемых для изучения инвазий дрейссенид. Обсуждаются причины возникновения различий между локальными популяциями. Показано, что для изучения направлений инвазий необходимо сопоставлять сведения о генетическом разнообразии популяций, полученные путем анализа полиморфизма разных маркеров.

Ключевые слова: инвазия, дрейссениды, генетические маркеры.

Genetic markers in studies on dreissenides (Dreissenidae, Bivalvia). – Voroshilova I. S. – This review summarizes literature data of the genetic markers used in studies of dreissenide invasions. Causes of genetic differences between local populations are discussed. It is shown that information about the genetic diversity of populations obtained by marker polymorphism analysis should be compared to study invasion directions.

Key words: invasion, Dreissenidae, genetic markers.

ВВЕДЕНИЕ

Инвазии дрейссенид сопровождаются стремительным ростом численности, происходящим за относительно небольшой промежуток времени. Вселение и массовое развитие этой группы моллюсков имеет серьезные экологические и экономические последствия, поскольку возникает необходимость существенных финансовых затрат на очистку от обрастаний подводных сооружений. Поэтому изучение направлений инвазий дрейссенид стало одной из важнейших задач для широкого круга специалистов. В настоящее время происходит расширение границ ареала солоновато-водных конгерий подрода *Mytilopsis* Conrad, 1858 (*M. leucophaeata* Conrad, 1831, *M. sallei* (Recluz, 1849)) и пресноводных дрейссен под родов *Dreissena* s. str. (*Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771)) и *Pontodreissena* Logvinenko et Starobogatov, 1966 (*D. rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897)).

Начиная со второй половины XX в. наряду с традиционными методами в исследованиях природных популяций стали широко использовать молекулярные маркеры. В 1996 г. опубликована первая обзорная работа (Marsden et al., 1996), в которой обобщены основные результаты применения генетических методов (преимущественно аллозимного анализа) для изучения популяций дрейссен. Исследования по эволюции, филогеографии, популяционной генетике и таксономии дрейссенид, выполненные на основе маркеров ДНК, обсуждаются в работе С. А. Степиен с соавторами (Stepien et al., 2013).

Из широкого спектра вопросов, для решения которых используют генетические маркеры, в этой публикации более подробно рассмотрен один из наиболее актуальных аспектов – анализ внутривидовых различий, позволяющий изучать направления расселения дрейссенид. Наряду с данными о расширении границ ареалов, физиологических и экологических особенностях моллюсков, такая информация необходима для прогнозирования возможных направлений последующих инвазий и разработки системы мер по их предотвращению.

Причины различий между локальными поселениями дрейссенид

Биологические особенности дрейссенид (наличие свободноплавающей личинки и способность взрослых особей прикрепляться к твердым поверхностям посредством биссуса) способствуют их активному естественному распространению. Кроме того, существуют очень эффективные способы антропогенного расселения этой группы моллюсков — перенос свободноплавающих личинок с балластными водами и расселение взрослых особей в обрастаниях судов, а также при транспортировке орудий рыболовства (Johnston, Padilla, 1996).

Можно предположить, что в пределах одной водной системы велигеры и взрослые особи моллюсков из отдельных поселений, даже географически удаленных друг от друга, могут периодически мигрировать из одной локальности в другую, что подтверждается и путем анализа генетических маркеров. В пределах одной водной системы между выборками моллюсков отсутствуют значимые различия по частотам аллелей большинства аллозимных локусов (Hebert et al., 1989; Boileau, Hebert, 1993; Marsden et al., 1995; Soroka et al., 1997; Lewis et al., 2000).

Сходство аллельных частот на протяжении обширных областей поддерживается за счет миграции особей. Р. К. Левонтин (1978) показал, что даже незначительная интенсивность миграций достаточна для предотвращения дифференциации в крупных популяциях. Тогда как в небольших изолированных поселениях, по его мнению, в результате случайного дрейфа генов возможна дивергенция по частотам аллелей.

Обычно дрейссена образует крупные скопления, тем не менее, значимые различия аллельных частот аллозимных локусов отмечены между выборками, собранными из частично изолированных друг от друга озёрных или речных поселений полиморфной дрейссены (Запкувене, 1992; Boileau, Hebert, 1993; Zielinski et al., 1996; Lewis et al., 2000; Elderkin et al., 2001; Gosling et al., 2008).

В. Р. Хааг и Д. В. Гартон (Haag, Garton, 1995) предполагают, что дифференциация поселений полиморфной дрейссены может происходить в результате различий частот аллелей аллозимных локусов взрослых особей и велигеров, возникающих при оседании планктонных личинок в незаселенные участки водоёма. Согласно точке зрения этих авторов, действие разнонаправленных векторов естественного отбора в течение онтогенеза приводит к генетической дифференциации возрастных групп по частотам аллелей локуса фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*). Вновь возникающие популяции за счет заноса велигеров могут отличаться от донорных по частотам аллелей аллозимных локусов в том случае, если поселение далее существует относительно изолировано. Однако Д. Э. Марсден с соавторами (Marsden

et al., 1996) считают, что различия аллельных частот по локусу фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*) между взрослыми особями и личинками могут быть и результатом случайного смешивания *D. p. polymorpha* и *D. r. bugensis* в одной выборке, так как личинок дрейссенид сложно идентифицировать. Скорее всего, причина генетических различий – случайный дрейф генов в поселениях, которые пространственно и, следовательно, частично репродуктивно изолированы от общего миграционного потока.

Различия между локальными популяциями могут быть связаны с разной приспособленностью отдельных генотипов к определенным факторам среды обитания. Результаты исследования адаптивного значения аллельных вариантов аллозимов *D. polymorpha* неоднозначны. А. Н. Фетисов с соавторами и Т. С. Слипченко утверждают, что аллельные частоты трех аллозимных локусов (*Est-D*, *Lap-2* и *Me*) в водоёмах Чернобыльской АЭС коррелируют с температурой воды (Фетисов и др., 1990; Слипченко, 1998).

Авторы другой работы не обнаружили различий по частотам аллелей *Est-D*, *Me* и одиннадцати других локусов при исследовании выборок дрейссены, собранных в технических водоёмах с разным температурным режимом (Lewis et al., 2000). Следует отметить, что в исследуемые участки водоёмов-охладителей Чернобыльской АЭС неоднократно происходил аварийный сброс горячих вод, в результате которого наблюдали массовую гибель моллюсков. Кроме того, причиной резких изменений численности популяции и, следовательно, ее генетической структуры в водоёмах-охладителях Чернобыльской АЭС мог стать эффект взаимного влияния факторов: радиационного фона и температуры (Слипченко, 1998). Поскольку отбор установлен только в популяции полиморфной дрейссены, которая подвергалась экстремальным температурным воздействиям, в большинстве природных поселений он вряд ли играет основную роль в становлении различий между поселениями.

При интерпретации результатов исследований важно учитывать особенности эволюции маркеров. Например, для микросателлитов возможно появление новых вариантов последовательностей за счет эффекта «проскальзывания». Ошибочные выводы могут быть сделаны вследствие неравномерной скорости мутирования локусов (Сулимова, 2004).

К неправильной интерпретации данных могут привести наличие нулевых аллелей и присутствие аллелей, имеющих одинаковую длину, но разное происхождение (Selkoe, Toonen, 2006). Вследствие высокой скорости эволюции этих локусов, анализ микросателлитов позволяет установить генетические изменения, происходящие в популяциях за относительно небольшое число поколений. Различие или сходство между выборками может быть обусловлено не только происхождением популяции, но и причинами, не связанными с расселением моллюсков (Dimsoski, Toth, 2000; Selkoe, Toonen, 2006; Thomas et al., 2011). Например, в работе Т. В. Терио с соавторами (Therriault et al., 2005) показано отсутствие значимых различий между выборками *D. r. bugensis* из дельты р. Волги и американского озера Эри. При этом выборка из Каспийского моря существенно отличалась от всех других (включая моллюсков из дельты р. Волги) малым числом аллелей по локусу

Dbug2 и высокой частотой нулевого аллеля. Не исключено, что эти результаты, а также сходство выборок из Чебоксарского водохранилища и Днестровского лимана по частотам аллелей, связаны не с происхождением популяции, а сложились в силу случайных причин при быстрой эволюции микросателлитных локусов в разных частях ареала. Тем не менее, микросателлитные маркеры широко применяются в изучении расселения дрейссенид (Müller et al., 2002; Astanei et al., 2005; Therriault et al., 2005; Brown, Stepien, 2010; Navarro et al., 2013).

Несмотря на то, что различие или сходство популяций по генетическим признакам может формироваться в результате разных процессов, вероятно, в подавляющем большинстве случаев на генетическую структуру популяции все же оказывает влияние ее происхождение.

Реконструкция истории расселения дрейссенид

Для изучения популяций возможно применение молекулярных маркеров разного типа. Наиболее широким охватом ареала дрейссенид характеризуются работы, связанные с анализом аллозимных и микросателлитных локусов, а также с изучением распределения по ареалу гаплотипов фрагмента гена первой субъединицы фермента цитохромоксидазы митохондриальной ДНК (COI, мтДНК). Для реконструкции истории расселения наиболее подходящими маркерами считаются нерекombинирующие последовательности митохондриальной ДНК (Avice, 2004). Для двустворчатых моллюсков известен эффект двойного наследования. Однако следует отметить, что у дрейссенид до сих пор не доказано существование мужских митотипов мтДНК, а при интерпретации результатов генетического анализа проблемы, связанные с эффектом двойного наследования, не возникают.

Изучение инвазий солоновато-водных видов *M. leucophaeata* и *M. sallei* генетическими методами стали проводить относительно недавно (Therriault et al., 2004; Neiler et al., 2010; Wong et al., 2011). Поскольку в этих работах почти не изучены моллюски из исходного ареала, а число особей в выборках *M. leucophaeata* очень небольшое, результаты можно охарактеризовать только как предварительные.

Гораздо больше в этом плане уделяется внимания пресноводным видам *D. p. polymorpha* и *D. r. bugensis*. Бугская дрейссена считается подвидом *D. rostriformis* (Мордухай-Болтовской, 1960; Бабак, 1983; Therriault et al., 2004) или, согласно другой точке зрения, эволюционно молодым видом (Старобогатов, 1994). Расширение ареала связывают с зарегулированием стока рек при строительстве водохранилищ Днепровского каскада и последующим расселением бугской дрейссены по межбассейновым каналам (Журавель, 1967; Orlova et al., 2004).

Высокое генетическое разнообразие в поселениях дрейссенид обнаружено в ходе анализа полиморфизма микросателлитных и аллозимных локусов, RAPD, фрагмента митохондриального гена *cyt b*. Данный факт подтверждает предположение о том, что для инвазивных популяций бугской и полиморфной дрейссены характерно отсутствие «эффекта основателя», а поселения формируются преимущественно путем вселения из множественных источников инвазии (Stepien et al., 2002, 2003, 2005, 2013; Brown, Stepien, 2010).

Показано, что расселение *D. r. bugensis* происходило из бассейна Чёрного моря (Spidle et al., 1994; Stepien et al., 2002; Therriault et al., 2005; Brown, Stepien, 2010), что соответствует сведениям Н. И. Андрусова (1897) о первых находках этого вида до масштабного изменения границ его ареала. Предварительные результаты анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена COI, по мнению авторов, подтверждают, что расселение бугской дрейссены на север Европы происходило преимущественно по Майн-Дунайскому каналу (Heiler et al., 2013). Поскольку для анализируемого участка ДНК бугской дрейссены авторами этой публикации указано всего 3 гаплотипа, это предположение необходимо проверить путем анализа других генетических маркеров, характеризующихся более высоким уровнем внутривидового полиморфизма.

Реконструкция путей инвазий *D. p. polymorpha* – более сложная задача для исследователей, поскольку расселение началось гораздо раньше бугской дрейссены и начальные этапы этого процесса не настолько хорошо документированы. Можно условно выделить три основных этапа становления современного ареала данного вида. Первый этап расселения происходил, вероятно, в конце плиоцена и в плейстоцене (Старобогатов, Андреева, 1994). Доказательство древнего расселения этого вида – находки раковин в межледниковых отложениях недалеко от Москвы (Рулье, 1848) и Рыбинска (Новский, 1960). Считается, что потоки вод с минеральными взвесями, образовавшиеся в результате таяния ледника, оттеснили дрейссену на юг (Дексбах, 1935; Мордухай-Болтовской, 1960; Старобогатов, Андреева, 1994).

Второй этап связан с антропогенным переносом дрейссены посредством ее прикрепления к днищам судов и при транспортировке леса по водным путям. Начиная с 1880 г., небольшие поселения дрейссены исследователи неоднократно находили в Верхней Волге (Скоринов, 1903). До сооружения системы водохранилищ, относительно крупные скопления встречались в бассейне р. Волги ниже устья р. Оки (Бенинг, 1924). Вполне возможно, что эти поселения наряду с более южными популяциями дрейссены из р. Волги стали источниками расселения на север, происходившего до сооружения системы водохранилищ. Существование таких поселений возможно только в озёрах или на участках рек с медленным течением, поскольку снос половых продуктов и планктонных личинок вниз по течению препятствует формированию крупных поселений. Инвазии в северо-западном направлении, вероятно, осуществлялись преимущественно по Огинскому каналу из бассейна Чёрного моря (Старобогатов, Андреева, 1994).

Третий этап расселения связан с изменением гидрологических условий вследствие реконструкции водно-транспортных магистральных путей. Несомненно, причиной стремительного роста численности полиморфной дрейссены стали благоприятные для размножения гидрологические условия крупных водохранилищ (Мордухай-Болтовской, 1961; Кирпиченко, 1971).

Следует отметить, что в целом нативный ареал полиморфной дрейссены и особенно его часть, включающая бассейн Чёрного моря, в генетических работах представлена очень небольшим числом выборок. Следовательно, сведения о генетическом разнообразии, имеющиеся на данный момент, фрагментарны. В результате, несмотря на большое число публикаций по этой теме, сложно представить целостную картину расселения дрейссены.

Предположения о происхождении поселений на основе результатов применения генетических методов строятся преимущественно на сравнении частот, поскольку для аллозимных и микросателлитных локусов не обнаружено уникальных аллельных вариантов, маркирующих происхождение популяций. Согласно точке зрения Д. Э. Марсдена (Marsden et al., 1995), точно установить источник инвазии в таком случае невозможно.

Показано, что по частотам аллелей аллозимных локусов европейские и американские популяции полиморфной дрейссены более близки к выборкам из бассейна Чёрного моря, чем из Каспия (Marsden et al., 1995). При этом путем использования аллозимных и микросателлитных маркеров установлено различие между северными и южными европейскими популяциями (Müller et al., 2001, 2002; Astanei et al., 2005). В первые годы существования канала Рейн – Майн – Дунай (открыт в 1992 г.) наблюдались различия по частотам аллелей аллозимных локусов между выборками из южных и северных популяций *D. polymorpha*. В дальнейшем исследователям удалось зафиксировать уменьшение генетических различий между выборками из этого канала за счет смешивания моллюсков (Müller et al., 2001, 2002).

Сходство популяций *D. p. polymorpha* из Нидерландов, Великобритании и Ирландии по частотам аллелей микросателлитных локусов авторы связывают с вселением дрейссены в эти регионы из бассейна Балтийского моря. При сравнении выборок из Великих озер Северной Америки и популяций дрейссены из Великобритании, Ирландии и Нидерландов не обнаружено значимых различий (Astanei et al., 2005). Сходные выводы сделаны при использовании RAPD-анализа (Stepien et al., 2002).

Если по микросателлитным локусам как в инвазивных, так и в исходных популяциях отмечен высокий уровень генетического разнообразия (Astanei et al., 2005; Brown, Stepien, 2011; Navarro et al., 2013), то для фрагмента митохондриального гена COI количество внутривидовых вариантов *D. p. polymorpha* невелико (Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006). Существует предположение, что невысокое генетическое разнообразие в поселениях *D. p. polymorpha* обусловлено стохастическими процессами в популяциях, происходившими в результате резких изменений их численности (Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006). Этой точке зрения противоречат сведения о высоком уровне полиморфизма по аллозимным и микросателлитным локусам, отмеченного как в южных, так и в северных популяциях (Marsden et al., 1996; Müller et al., 2002; Astanei et al., 2005; Therriault et al., 2005; Brown, Stepien, 2010; Navarro et al., 2013). Не исключено, что невысокое генетическое разнообразие связано с низкой скоростью эволюции гена COI по сравнению с аллозимами и микросателлитами.

Более точные сведения о направлениях расселения моллюсков можно получить путем анализа распределения уникальных гаплотипов в разных частях ареала вида. В популяциях дрейссены присутствуют как уникальные внутривидовые варианты нуклеотидных последовательностей ДНК, которые встречаются более чем в одной популяции, так и те, которые обнаружены однократно и не найдены в ходе дальнейших работ. К примеру, в популяциях бассейна Чёрного моря указан только один уникальный гаплотип I (Therriault et al., 2004), который в дальнейшем не на-

ходили другие исследователи (Ворошилова, 2011; Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006; Quaglia et al., 2007; Grigorovich et al., 2008; Voroshilova, 2010).

Для изучения расселения более перспективным представляется анализ неократно встречающихся уникальных гаплотипов, идентифицировать которые можно не только с помощью секвенирования, но и путем применения методов аллель-специфической ПЦР и ПЦР ПДРФ, позволяющих существенно увеличивать объем выборок за счет сокращения финансовых затрат на выполнение генетических исследований. Популяции полиморфной дрейссены с уникальными гаплотипами COI обитают в Каспийском море, в устьевых участках рек Волги и Урала, а также в озерах Гарда и Констанца (Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006; Quaglia et al., 2007).

Гаплотипы полиморфной дрейссены, характерные для бассейна Каспийского моря, вероятно, произошли не только путем мутационных изменений нуклеотидных последовательностей *D. p. polymorpha*, но и в результате гибридизации между современными и недавно вымершими таксонами дрейссенид (Яковлев и др., 2011). Происхождение уникальных вариантов митохондриальной ДНК в южных европейских популяциях могло быть связано с тем, что такие варианты сохранились в южных поселениях, переживших оледенения. Существование таких поселений предполагал В. И. Жадин (1933).

Каспийские гаплотипы COI найдены нами в бассейнах Белого, Балтийского и Азовского морей, что подтверждает расселение *D. polymorpha* из бассейна Каспия (Voroshilova, 2010; Ворошилова, 2011). Следует отметить, что каспийские варианты мтДНК присутствовали преимущественно в выборках из тех участков ареала дрейссены, где пролегали воднотранспортные пути, существовавшие до сооружения современной системы водохранилищ. Каспийские гаплотипы не найдены в выборках из Рыбинского и Волгоградского водохранилищ (Ворошилова, 2011; Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006; Voroshilova, 2010). Вероятно, такое их распределение связано с тем, что третий этап расселения дрейссены происходил уже после строительства каскада волжских водохранилищ, и основным источником последнего расселения *D. p. polymorpha* на север, сопровождавшегося стремительным увеличением численности, стал преимущественно бассейн Чёрного моря. Таким образом, северные популяции полиморфной дрейссены из водохранилищ и озер России, вероятно, имеют смешанное происхождение (Ворошилова, 2011).

Доказать или опровергнуть расселение из бассейна Чёрного моря путем анализа фрагмента митохондриального гена COI невозможно, поскольку гаплотипы, маркирующие расселение из этого участка ареала, не обнаружены. Следует отметить, что частоты двух основных гаплотипов COI мтДНК сильно варьируют даже в близлежащих водных объектах в пределах одного бассейна. К примеру, в Каспийском канале и Нижней Волге гаплотип В составляет не менее половины выборки, тогда как в Нижнем Урале, впадающем в Каспийское море, этот вариант мтДНК не найден (рис. 2 в статье May et al., 2006). Таким образом, сходство или различие частот гаплотипов митохондриальной ДНК не может быть надежным критерием происхождения популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом биохимические маркеры и молекулярные методы анализа ДНК позволили уточнить и дополнить представления о структуре популяций, источниках инвазии и направлениях расселения дрейссенид. Следует отметить, что все генетические методы имеют свои ограничения, связанные с особенностями эволюции исследуемых участков генома (Сулимова, 2004). Характеристики маркеров необходимо учитывать при выборе наиболее оптимального метода исследования исходя из поставленных задач. К примеру, анализ нуклеотидных последовательностей COI мтДНК позволяет выявлять уникальные варианты, подтверждающие расселение *D. p. polymorpha* из каспийской части нативного ареала, но вряд ли окажется эффективным способом определения направлений инвазий в микрогеографическом масштабе.

В таком случае применяют методы, позволяющие анализировать большое число локусов, и маркеры, характеризующиеся высоким уровнем внутривидового полиморфизма. Несмотря на указанные выше особенности эволюции микросателлитных локусов, этот маркер часто применяют для изучения расселения моллюсков в микрогеографическом масштабе (Müller et al., 2002; Brown, Stepien, 2010; Navarro et al., 2013). Более надежны, с нашей точки зрения, результаты, полученные при совместном использовании микросателлитов с другими маркерами (Müller et al., 2002; Gosling et al., 2008; Navarro et al., 2013).

Максимально возможное число локусов можно исследовать путем анализа анонимных последовательностей ДНК. Судя по числу публикаций, среди этой группы генетических методов в последние годы исследователи популяций отдают предпочтение AFLP, позволяющему анализировать от 32 до 122 локусов (Pollux et al., 2003; Elderkin et al., 2004; Rajagopal et al., 2009). С помощью этого метода показано, что источником возникновения ирландских поселений стали популяции полиморфной дрейссены из рек Великобритании (Pollux et al., 2003), а испанские поселения наиболее сходны с дрейссеной из Франции (Rajagopal et al., 2009).

Несмотря на то, что дрейссениды считаются одной из наиболее активно изучаемых групп инвазивных моллюсков, остается много вопросов, на которые еще предстоит дать ответы. Прежде всего, необходимо детальное изучение генетического разнообразия в нативных ареалах дрейссенид. Актуальной задачей остается решение проблем, связанных с микроэволюцией представителей семейства и определением направлений расселения в микрогеографическом масштабе. Следует отметить, что изучение причин и направлений расселения дрейссенид невозможно без комплексного анализа и сопоставления результатов, полученных путем применения разнотипных генетических маркеров, физиологических, экологических, палеонтологических и других методов исследования.

Публикация посвящена памяти моего научного руководителя, доктора биологических наук, профессора В. Н. Яковлева. Автор искренне признателен за обсуждение проблемы и помощь в подборе литературы кандидатам биологических наук А. А. Махрову, В. С. Артамоновой и Е. А. Боровиковой.

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 14-04-00213-А, 14-04-31112-мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрусов Н. И. Ископаемые и живущие *Dreissensia* Евразии. СПб. : М. Меркушева, 1897. 683 с.
- Бабак Е. В. Плиоценовые и четвертичные дрейссениды Эвксинского бассейна // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 204. 104 с.
- Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов : Волжская биологическая станция Саратовского общества естествоиспытателей, 1924. 430 с.
- Ворошилова И. С., Яковлев В. Н., Артамонова В. С. К вопросу о происхождении популяций двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* в бассейне Азовского моря // Современные проблемы эволюции : Любимцевские чтения – 2011 : сб. материалов Междунар. конф. Ульяновск : Изд-во Ульян. гос. пед. ун-та, 2011. С. 105 – 108.
- Дексбах Н. К. Распространение *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca) в европейской части СССР и факторы, обуславливающие ее распространение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44, вып. 4. С. 56 – 58.
- Жадин В. И. Пресноводные моллюски СССР. Л. : Ленснбтехиздат, 1933. 232 с.
- Журавель П. А. О расселении дрейссены бугской в искусственных водоемах // Гидро-биол. журн. 1967. № 2. С. 87 – 90.
- Запкунев Д. Генетическая изменчивость двустворчатого моллюска *D. polymorpha* в водоемах-охладителях и озере-мониторе Дрингис. Генетическая изменчивость 5 изоферментных систем у взрослых особей дрейссены в озере-мониторе Дрингис // *Ekologija*. 1992. № 1. С. 24 – 33.
- Кирпиченко М. Я. Речная дрейссена на северо-восточной окраине ее ареала // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 142 – 154.
- Левонтин Р. К. Генетические основы эволюции. М. : Мир, 1978. 351 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 286 с.
- Новский В. А. Находка *Dreissena polymorpha* в четвертичных слоях Рыбинского района Ярославской области // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 8 – 9. С. 28 – 29.
- Рулье К. Ф. Исследования по Московской котловине // Моск. Ведомости. 1848. № 117. С. 2.
- Скориков А. С. Современное распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas) в России // Ежегодник Волж. биол. станции. Саратов, 1903. 48 с.
- Слипченко Т. С. Генетическая структура популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС : автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
- Старобогатов Я. И. Систематика и палеонтология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 18 – 47.
- Старобогатов Я. И., Андреева С. И. Ареал и его история // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 47 – 56.
- Сулимова Г. Е. ДНК-маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения // Успехи совр. биологии. 2004. Т. 124, № 3. С. 260 – 271.
- Фетисов А. Н., Рубанович А. В., Слипченко Т. С., Шевченко В. А. Влияние температурного фактора на генетическую структуру популяций *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) // Генетика. 1990. Т. 26, № 10. С. 1770 – 1775.
- Яковлев В. Н., Ворошилова И. С., Павлова В. В. Инвазии дрейссенид (*D. bugensis* и *D. polymorpha*) : эволюционный аспект // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермяков С. А., 2012. С. 371 – 374.

- Astane I., Gosling E., Wilson J., Powell E.* Genetic variability and phylogeography of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas) // *Molecular Ecology*. 2005. Vol. 14, № 6. P. 1655 – 1666.
- Avise J. C.* Molecular Markers, Natural History and Evolution. Second Edition. Sunderland : Massachusetts Sinauer Associates, Inc. Publ., 2004. 684 p.
- Boileau M. G. H., Hebert P. D. N.* Genetics of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in populations from the Great Lakes region and Europe // *Zebra Mussels : Biology, Impacts and Control* / eds. T. F. Nalepa, D. Schloesser. Boca Raton : Lewis Publ., 1993. P. 225 – 238.
- Brown J. E., Stepien C. A.* Population genetic history of the dreissenid mussel invasions : expansion patterns across North America // *Biol. Invasions*. 2010. Vol. 12, № 11. P. 3687 – 3710.
- Dimoski P., Toth G. P.* Development of DNA-based microsatellite marker technology for studies of genetic diversity in stressor impacted populations // *Ecotoxicology*. 2000. Vol. 10, № 4. P. 229 – 232.
- Elderkin C. L., Klerks P. L., Theriot E.* Shifts in allele and genotype frequencies in zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, along the latitudinal gradient formed by the Mississippi River // *J. of North American Benthological Society*. 2001. Vol. 20, № 4. P. 595 – 605.
- Elderkin C. L., Perkins E. J., Leberg P. L., Klerks P. L., Lance R. F.* Amplified fragment length polymorphism (AFLP) analysis of the genetic structure of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the Mississippi River // *Freshwater Biology*. 2004. Vol. 49, № 11. P. 1487 – 1494.
- Gelembiuk G. W., May G. E., Lee C. E.* Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species // *Molecular Ecology*. 2006. Vol. 15, № 4. P. 1033 – 1050.
- Gosling E., Astane I., Was A.* Genetic variability in Irish populations of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: discordant estimates of population differentiation from allozymes and microsatellites // *Freshwater Biology*. 2008. Vol. 53, № 7. P. 1303 – 1315.
- Grigorovich I. A., Kelly J. R., Darling J. A., West C. W.* The Quagga mussel invades the Lake Superior basin // *J. Great Lakes Research*. 2008. Vol. 34, № 2. P. 342 – 350.
- Haag W. R., Garton D. W.* Variation in genotype frequencies during the life history of the bivalvia, *Dreissena polymorpha* // *Evolution*. 1995. Vol. 49, № 6. P. 1284 – 1288.
- Hebert P. D. N., Muncaster B. W., Mackie G. L.* Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas) : a new mollusk in the Great Lakes // *Can. J. Fisheries and Aquatic Sciences*. 1989. Vol. 46. P. 1587 – 1591.
- Heiler K. C. M., Nahavandi N., Albrecht C. A.* New Invasion Into an Ancient Lake – the invasion History of the Dreissenid Mussel *Mytilopsis leucophaea* (Conrad, 1831) and its first record in the Caspian Sea // *Malacologia*. 2010. Vol. 53, № 1. P. 185 – 192.
- Heiler K. C. M., Bij de Vaate A., Ekschmitt K., V. von Oheimb P., Albrecht C., Wilke T.* Reconstruction of the early invasion history of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe // *Aquatic Invasions*. 2013. Vol. 8, № 1. P. 53 – 57.
- Johnson L. E., Padilla D. K.* Geographic spread of exotic species : ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // *Biological Conservation*. 1996. Vol. 78, № 1 – 2. P. 23 – 33.
- Lewis K. M., Feder J. L., Lamberti G. A.* Population genetics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas) : local allozyme differentiation within Midwestern lakes and streams // *Can. J. Fisheries and Aquatic Sciences*. 2000. Vol. 57. P. 637 – 643.
- Marsden J. E., Spidle A., May B.* Genetic similarity among zebra mussel populations within North America and Europe // *Can. J. Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 52. P. 836 – 847.
- Marsden J. E., Spidle A. P., May B.* Review of genetic studies of *Dreissena* spp. // *American Zoologist*. 1996. Vol. 36, № 3. P. 259 – 270.
- May G. E., Gelembiuk G. W., Panov V. E., Orlova M. I., Lee C. E.* Molecular ecology of zebra mussel invasions // *Molecular Ecology*. 2006. Vol. 15, № 4. P. 1021 – 1031.

- Müller J., Woll S., Fuchs U., Seitz A. Genetic interchange of *Dreissena polymorpha* populations across a canal // *Heredity*. 2001. Vol. 86, № 1. P. 103 – 109.
- Müller J., Hidde D., Seitz A. Canal construction destroys the barrier between major European invasion lineages of the zebra mussel // *Proc. of the Royal Society of London. Series B*. 2002. Vol. 269. P. 1139 – 1142.
- Navarro A., Sanchez-Fontenla J., Cordero D., Faria M., Pena J. B., Saavedra C., Blazquez M., Ruiz O., Urena R., Torreblanca A., Barata C., Pina B. Genetic and phenotypic differentiation of zebra mussel populations colonizing Spanish river basins // *Ecotoxicology*. 2013. Vol. 22, № 5. P. 915 – 928.
- Orlova M. I., Muirhead J. R., Antonov P. I., Shcherbina G. K., Starobogatov Y. I., Biochino G. I., Therriault T. W., MacIsaac H. J. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // *Aquatic Ecology*. 2004. Vol. 38. P. 561 – 573.
- Pollux B. J. A., Minchin D., Van Der Velde G., Theo van Alen, Moon-van der Staay S. Y., Hackstein J. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in Ireland, AFLP-fingerprinting and boat traffic both indicate an origin from Britain // *Freshwater Biology*. 2003. Vol. 48, № 6. P. 1127 – 1139.
- Quaglia F., Lattuada L., Mantecchia P., Bacchetta R. Zebra mussels in Italy: where do they come from? // *Biol. Invasions*. 2007. Vol. 10, № 4. P. 555 – 560.
- Rajagopal S., Pollux B. J. A., Peters J. L., Cremers G., Moon-van der Staay S. Y., Theo van Alen, Eygensteyn J., Van Hoek A., Palau A., Bij de Vaate A., Van Der Velde G. Origin of Spanish invasion by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting // *Biol. Invasions*. 2009. Vol. 11, № 9. P. 2147 – 2159.
- Selkoe K. A., Toonen R. J. Microsatellites for ecologists : a practical guide to using and evaluating microsatellite markers // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9, № 5. P. 615 – 629.
- Soroka M., Zielinski R., Polok K., Swierczynski M. Genetic structure of *Dreissena polymorpha* (Pallas) population in Lake Insko, North-Western Poland // *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. 1997. Vol. 44, № 4. P. 505–515.
- Spidle A. P., Marsden J. E., May B. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine, on the basis of allozyme variation // *Can. J. of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1994. Vol. 51, № 7. P. 1485 – 1489.
- Stepien C. A., Taylor C. D., Dabrowska K. A. Genetic variability and phylogeographical patterns of a nonindigenous species invasion : a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations // *J. of Evolutionary Biology*. 2002. Vol. 15, № 2. P. 314 – 328.
- Stepien C. A., Taylor C. D., Grigorovich I. A., Shirman S. V., Wei R., Korniushev A. V., Dabrowska K. A. DNA and systematic analysis of invasive and native dreissenid mussels : is *Dreissena bugensis* really *D. rostriformis*? // *Aquatic Invaders*. 2003. Vol. 14, № 2. P. 8 – 18.
- Stepien C. A., Brown J. E., Neilson M. E., Tumeo M. A. Genetic Diversity of Invasive Species in the Great Lakes Versus Their Eurasian Source Populations : Insights for Risk Analysis // *Risk Analysis*. 2005. Vol. 25, № 4. P. 1043 – 1060.
- Stepien C. A., Grigorovich I. A., Gray M. A., Sullivan T. J., Yerga-Woolwine S., Kalayci G. Evolutionary, Biogeographic, and Population Genetic Relationships of Dreissenid Mussels, with Revision of Component Taxa. Ch. 26 // *Quagga and zebra mussels : biology, impacts, and control* / eds. T. F. Nalepa, D. W. Schloesser. London ; New York : CRC Press, 2013. P. 403 – 444.
- Therriault T. W., Docker M. F., Orlova M. I., Heath D. D., MacIsaac H. J. Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca : Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 30, № 3. P. 479 – 489.

Therriault T. W., Orlova M. I., Docker M. F., MacIsaac H. J., Heath D. D. Invasion genetics of a freshwater mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in eastern Europe : high gene flow and multiple introductions // *Heredity*. 2005. Vol. 95. P. 16 – 23.

Thomas G., Hammouti N., Seitz A. New polymorphic microsatellite loci for the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), a common bioindicator // *J. of Shellfish Research*. 2011. Vol. 30, № 1. P. 123 – 126.

Voroshilova I. S., Artamonova V. S., Yakovlev V. N. The origin of populations of *Dreissena polymorpha* near the North-Eastern boundary of its distribution area. Ch. 21 // *Mussels : Anatomy, Habitat and Environmental* / ed. L. E. McGevin. New York : Nova Science Publ., Inc. 2010. P. 453 – 468.

Wong Y. T., Meier R., Tan K. S. High haplotype variability in established Asian populations of the invasive Caribbean bivalve *Mytilopsis sallei* (Dreissenidae) // *Biol. Invasions*. 2011. Vol. 13, № 2. P. 341 – 348.

Zielinski R., Soroka M., Wachowiak-Zielinska M. Genetic variability in a selected Polish populations of *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia Dreissenidae) // *J. of Applied Genetics*. 1996. Vol. 37, № 1. P. 105 – 120.