

На правах рукописи

Травина

ТРАВИНА Оксана Викторовна

**ИНВАЗИОННЫЙ ВИД *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) НА
ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ: ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ,
ФИЛОГЕОГРАФИЯ И РОЛЬ В БИОЦЕНОЗАХ**

Специальность 1.5.12 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Архангельск 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: **Беспалая Юлия Владимировна,**
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, заведующая Российским музеем центров биологического разнообразия, директор Института биогеографии и генетических ресурсов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН

Официальные оппоненты: **Иешко Евгений Павлович,**
доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН»

Пряничникова Екатерина Геннадьевна,
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Ведущая организация: Бюджетное учреждение высшего образования Ханты-Мансийского автономного округа-Югры «Сургутский государственный университет»

Защита состоится «___» _____ 20__ г. в _____ ч на заседании диссертационного совета 24.1.034.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, п. Борок, д. 109. Тел./факс: +7 (48547) 24042; e-mail: dissovet@ibiw.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109 и на сайте <http://www.ibiw.ru>, с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ (<https://vak.minobrnauki.gov.ru/main>) и ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru>)

Автореферат разослан: «___» _____ 2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук

 Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Изучение видов-вселенцев, в том числе их распространения за границы естественных местообитаний, привлекает к себе всё больше внимания. Вселение чужеродных видов в нативные экосистемы может приводить к серьёзным экологическим и социально-экономическим последствиям (Oliveira et al., 2015; Самые опасные..., 2018). Установлено, что при внедрении в новые местообитания виды-вселенцы могут образовывать устойчивые популяции, которые при увеличении численности приводят к изменениям в структуре и функционировании нативных экосистем (Strayer, 1999; Щербина, 2001; Darrigran, 2002; Karatayev et al., 1997, 2007; Пряничникова, 2007, 2020; Burlakova et al., 2011; Simberloff et al., 2013). Влияние биологических инвазий на хозяйственную деятельность человека достаточно велико и может приводить к значительному экономическому ущербу (Karataev et al., 2007; Сон, 2009). В связи с этим, проблема биологических инвазий становится одной из главных в рамках обеспечения экологической безопасности страны (Дгебуадзе, 2002).

Двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – это один из самых агрессивных и активно расселяющихся видов во всем мире (Karatayev et al., 2011). Являясь активным биофильтратором, *D. polymorpha* оказывает негативное воздействие на планктонные сообщества (Aldridge et al., 2004). После вторжения дрейссены могут наблюдаться резкие изменения в видовом составе и численности функциональных групп бентосных сообществ (Ludyanskiy et al., 1993; Burlakova et al., 2005; Karatayev et al., 2010; Истомина, 2015). Как экосистемный инженер, *D. polymorpha* может приводить к трансформации среды обитания, биоминерализации, изменению качества воды (Fahnenstiel et al., 1995; Karatayev et al., 2007). Колонии дрейссены способны обрастать различные хозяйственные объекты: гидротехнические сооружения, плавательные средства, орудия лова, системы водоснабжения и охлаждения, что приводит к нарушению работы электростанций, систем водоснабжения, помехам для судоходства (Каратаев и др., 1994; Wildridgel et al., 1998; Aldridge et al., 2006; Сон, 2009).

Самой северной границей распространения *D. polymorpha* является р. Северная Двина (бассейн Белого моря), которая представляет собой одну из крупнейших рек в западной части России и имеет важное хозяйственное значение для региона (Старобогатов, Андреева, 1994; Ворошилова, 2008).

Однако, несмотря на научный интерес к видам-вселенцам, современное состояние популяций *D. polymorpha* на северной границе ареала остается недостаточно изученным. На сегодняшний день нет данных о распространении популяций *D. polymorpha* в бассейне р. Северная Двина. Согласно литературным данным, плотность популяций дрейссены в р. Северная Двина невысокая (Кучина, 1964; Махнович, 2016), при этом причины пониженной плотности не установлены.

Особенности размножения этого инвазионного моллюска практически не исследованы для водотоков бассейна р. Северная Двина. Изучение репродукции

чужеродных видов необходимы для разработки мониторинговых исследований, а также прогнозирования и предотвращения распространения инвазии в будущем.

Исследования паразитофауны краевых популяций *Dreissena polymorpha* до настоящего времени не проводились (Травина и др., 2020). В тоже время известно, что *D. polymorpha* нередко выступает в роли промежуточного хозяина для ряда паразитов и комменсалов (Karatajev et al., 2000; Тютин, 2005; Vespalya et al., 2022). В настоящее время для этого вида *D. polymorpha* установлено 34 таксона эндосимбионтов (термин «симбиоз» в настоящей работе употребляется в широком смысле), включая инфузорий, трематод, нематод, хирономид, олигохет, клещей и пиявок (Molloy et al., 1997).

Молекулярно-генетические методы успешно применяются для изучения филогеографии *D. polymorpha*, которые позволяют оценить происхождение и пути расселения этого вида (Astaneč et al., 2005; Gelembiuk et al., 2006; Орлова, 2010; Ворошилова, 2016). Однако краевые популяции дрейссены остаются практически не охваченными молекулярно-генетическими исследованиями. Существует лишь несколько работ, посвященных изучению генетических особенностей популяций *D. polymorpha* на северной границе ареала (Ворошилова, 2008). Учитывая уникальность популяции, необходим более полный анализ ее генетического разнообразия.

Цель диссертационной работы - изучить современное состояние, филогеографию и генетическое разнообразие популяций *D. polymorpha* на Европейском Севере России.

Задачи диссертационной работы:

1. Изучить распространение популяций *D. polymorpha* в бассейнах рек Шексна и Северная Двина;
2. Определить таксономический состав бентосных сообществ в модельных водотоках и оценить роль *D. polymorpha* в их структуре;
3. Выполнить оценку влияния факторов среды на плотность и распространение *D. polymorpha* в бассейнах рек Шексна и Северная Двина;
4. Исследовать особенности размножения и размерную структуру популяций *D. polymorpha* в водотоках бассейна р. Северная Двина;
5. Провести изучение паразитофауны инвазионного вида *D. polymorpha* в бассейнах рек Шексна и Северная Двина;
6. Изучить генетическое разнообразие и пути расселения популяций *D. polymorpha* в Европе на основе молекулярно-генетических данных.

Научная новизна и теоретическая значимость исследования. На основе проведенных исследований получены новые данные о современном состоянии и распространении *D. polymorpha* в бассейнах рек Шексна и Северная Двина. Впервые установлено, что сравнительно невысокая плотность поселений дрейссены в бассейне р. Северная Двина, обусловлена пониженным содержанием ионов SO_4^{2-} , Mg^{2+} , Ca^{2+} и низким уровнем pH.

Впервые изучены особенности размножения и гонадный цикл *Dreissena polymorpha* в бассейне реки Северная Двина. Впервые выявлено инфицирование краевых популяций *D. polymorpha* трематодами *Phyllodistomum macrocotyle*. Впервые получены последовательности митохондриального гена COI для особей *D. polymorpha* из бассейнов рек Северной Двины и Шексны, в результате анализа которых обнаружен неизвестный ранее уникальный гаплотип. Изучено генетическое разнообразие популяций *D. polymorpha* в бассейнах рек Северная Двина и Шексна и подтверждена гипотеза о вселении *D. polymorpha* в водотоки бассейна Северной Двины из бассейна реки Волга через Северо-Двинский канал.

Результаты исследования вносят вклад в понимание источников и путей расселения *D. polymorpha*, расширяют представления о факторах среды, ограничивающих распространение и размножение этого моллюска на краю ареала, а также о влиянии паразитов на численность и плотность его популяций. Результаты молекулярно-генетических исследований *D. polymorpha* могут быть использованы для проведения таксономических и филогенетических исследований дрейссениид.

Практическая значимость. Полученные в ходе исследования данные могут быть использованы с целью контроля распространения инвазионных видов за пределы их естественных ареалов. На основе результатов исследования подготовлены рекомендации для Министерства природных ресурсов и лесопромышленного комплекса Архангельской области по экологическому мониторингу водотоков бассейна р. Северная Двина. Результаты работы могут быть применены в учебном процессе при подготовке лекционных и практических курсов, составлении учебных пособий по зоологии беспозвоночных и гидробиологии для студентов ВУЗов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Пониженное содержание некоторых ионов ($\text{SO}_4^{2-} < 6.25$ мг/л, $\text{Mg}^{2+} < 4.0$ мг/л, $\text{Ca}^{2+} < 8.2$ мг/л), а также уровень pH ниже 6.7 в водотоках бассейна р. Северная Двина является одной из причин низкой плотности либо отсутствия популяций *D. polymorpha*.

2. Динамика размерной структуры и гонадный цикл *D. polymorpha* свидетельствуют о том, что в бассейне р. Северная Двина обитает самовоспроизводящаяся популяция этого вида.

3. Вселение *D. polymorpha* в водотоки бассейна Северной Двины проходило из бассейна реки Волга через Северо-Двинский канал.

Степень достоверности и апробация результатов диссертации. Основные результаты диссертационного исследования были представлены на 6 научных конференциях различного уровня: I Международная молодежная научно-практическая конференция «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию» (г. Архангельск, 26-28 апреля 2018); Международный малакологический конгресс (International Freshwater Mollusk Conservation Society Meeting), (г. Вербания, Италия, 16-20 сентябрь 2018); VI съезд

Паразитологического общества «Современная паразитология – основные тренды и вызовы» (г. Санкт-Петербург, 15-19 октября 2018); XXVI Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) (г. Сыктывкар, 18-22 марта 2019); Всероссийская конференция с международным участием «II Юдахинские чтения «Проблемы обеспечения экологической безопасности и устойчивое развитие арктических территорий» (г. Архангельск, 24-28 июня 2019); Всероссийская научная конференция с международным участием «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун» (Борок, 14-18 октября 2019); I Всероссийская научная конференция (с международным участием) «Чтения памяти В.И. Жадина» (г. Санкт-Петербург, 18-22 апреля 2022).

Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами. Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-34-00580_мол_а) (руководитель) и администрации Архангельской области (проект №07-2020а «Молодые ученые Поморья») (руководитель), а также грантами, в которых автор участвовал в качестве исполнителя: проекты РФФИ №17-44-290436р_а, РНФ № 21-74-10155 и в рамках государственных заданий Российского музея центров биоразнообразия ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН (№ гос. регистрации АААА-А17-117033010132-2 и 1021060909147-2-1.6.21).

Личный вклад соискателя. На всех этапах работы автор принимал активное участие в подготовке диссертационной работы. Автором сформулированы цели и задачи, определены методы обработки полученных данных, а также подготовлены и проведены экспедиционные работы по изучению популяций *Dreissena polymorpha* в водотоках бассейнах рек Шексна и Северная Двина. Лично соискателем выполнены популяционно-экологические, молекулярно-генетические, филогеографические и филогенетические исследования, выполнена статистическая обработка полученных данных и их интерпретация, подготовлены доклады и публикации по теме диссертации.

Публикации. В рамках проведения диссертационного исследования было опубликовано 12 печатных работ, в том числе 4 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК и индексируемых в международных наукометрических базах данных Web of Science – 1 и Scopus – 3.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 125 страницах, состоит из списка сокращений и условных обозначений, введения, четырёх глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 222 работ, в том числе 136 иностранных, а также приложения, проиллюстрирована 24 рисунками и содержит 14 таблиц.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю к.б.н. Ю.В. Беспалой за плодотворные обсуждения полученных данных, чуткое руководство, всестороннюю поддержку и помощь на всех этапах подготовки работы. Отдельную благодарность выражаю к.т.н. А.В. Кондакову, к.б.н. Е.С. Коноплевой и к.б.н. А.А. Томиловой за неоценимую

помощь в освоении молекулярно-генетических и филогенетических методов исследования, а также к.б.н. Н.А. Зубрий за консультации, касающиеся статистической обработки данных. Автор благодарен к.г.н. М.Ю. Гофарову за помощь в подготовке картографического материала и А.В. Кропотину за проведение гистологических исследований.

Автор также выражает благодарность коллегам за помощь в сборе и обработке материала – к.б.н. О.В. Аксёновой, к.б.н. И.В. Вихреву, к.г.н. М.Ю. Гофарову, А.А. Желудковой, к.б.н. Ю.С. Колосовой, к.т.н. А.В. Кондакову, А.В. Кропотину, к.г.н. А.А. Любасу, С.Е. Соколовой, к.б.н. А.А. Томиловой, А.Р. Шевченко, а также иностранным коллегам Дэниелу Моллой (D.P. Molloy), Л.Е. Бурлаковой и А.Ю. Каратаеву.

Автор выражает также свою искреннюю благодарность заведующей сектором аспирантуры С.Е. Тельтевской и главному ученому секретарю ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН О.Н. Ежову за помощь в организационных вопросах. Отдельно хотелось бы поблагодарить сотрудников ФГБУ Северное УГМС (г. Архангельск) за предоставленные данные по температурному режиму водотоков бассейна р. Северная Двина.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрено влияние инвазионного двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* на пресноводные экосистемы с обзором работ отечественных и зарубежных исследователей по данной теме. Представлен обзор литературных данных о генетическом разнообразии *D. polymorpha* в Европе и Северной Америке. Проанализированы данные о путях расселения и современном ареале *D. polymorpha*.

ГЛАВА 2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМОГО РЕГИОНА

В главе представлена характеристика Архангельской и Вологодской областей с описанием их геологического строения, рельефа, ландшафтов, климатических условий и палеогеографии.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор полевого материала. Объектом исследований является пресноводный двустворчатый моллюск *D. polymorpha*, образцы которого были собраны в ходе экспедиционных исследований в 2016-2020 гг. В ходе проведенных исследований

были изучены водоёмы и водотоки бассейна реки Северная Двина (бассейн Белого моря) и реки Шексна (бассейн Каспийского моря) (рис. 1).

В процессе исследований было отобрано 307 бентосных проб, содержащих 1617 особей *D. polymorpha* на 57 станциях.

Для каждого водоёма/водотока были обозначены станции, на которых выполнена оценка глубины, типа грунта и растительности. Тип грунтов классифицировали на основе ранее опубликованного подхода (Bespalaya et al., 2019).



Рисунок 1. Карта-схема исследуемого региона (рамкой выделены ключевые районы исследований – бассейны р. Северная Двина и р. Шексна).

На каждой станции отбор проб зообентоса проводили по стандартной методике с использованием дночерпателя Петерсена (площадь захвата 0.024 м²) и скребка (размеры 0.28 м × 0.5 м, размер ячеек сетки 200 μm), пробы промывали с использованием гидробиологического сита (Методика изучения ..., 1975). Сбор особей *Dreissena polymorpha* осуществляли с помощью драги и ручного сбора. Плотность дрейссены определяли прямым подсчетом всех экземпляров одной пробы с перерасчетом на 1 м² площади сбора.

С целью изучения размножения и размерной структуры популяций *D. polymorpha* нами были определены три станции на реке Юрас (бассейн р. Северная Двина), на которых проводился сбор особей *D. polymorpha*, согласно стандартной методике (Методика изучения ..., 1975). Отбор проводился ежемесячно в период открытой воды с мая 2017 г. по октябрь 2018 г. Отбор зоопланктона проводили сетью Джели.

Камеральная обработка материала. Материал разбирали в лабораторных условиях с применением бинокулярного стереомикроскопа Leica M165C. Каждая особь дрейссены была измерена с использованием штангенциркуля с точностью до 0.1 мм.

При определении моллюсков использовали работы А.В. Корнюшина (1996), Korniushev (2001); Gloer, Meier-Brook (2003), Н.Д. Круглова (2005), Определитель... (2016). Для прочих бентосных организмов определение проведено до надвидовых таксонов в ранге отряда или в отдельных случаях – до семейства по Алексеев, Цалолыхин (2016). Все собранные образцы хранятся в Российском музее центров биологического разнообразия ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, г. Архангельск.

Пробы воды были проанализированы на содержание ионов (SO_4^{2-} , Mg^{2+} , K^+ , Cl^- , Na^+ , Ca^{2+}). Гидрохимические анализы были выполнены в ЦКП НО «Арктика» Северного (Арктического) федерального университета имени М.В. Ломоносова, г. Архангельск.

Изучение паразитофауны. Для изучения паразитофауны *Dreissena polymorpha* у всех вскрытых особей были исследованы на наличие эндосимбионтов мантия, жидкость из мантийной полости и внутренние органы, затем все изученные образцы фиксировали 96% спиртом. Идентификацию личинок трематод проводили на основе опубликованных работ (Здун и др., 1994; Molloy et al., 1997). Всего было обследовано 1617 особей *D. polymorpha*.

Гистологические исследования. Для определения стадий развития гонады были проведены гистологические исследования особей дрейссен, собранных ежемесячно с июня по октябрь в 2017 году и с мая по октябрь в 2018 году. Для анализа использовали по пять половозрелых особей с каждой выборки с длиной раковины более 12 мм. У каждого образца отделяли мягкие ткани и извлекали их с помощью скальпеля. Гонады фиксировали 6%-ным формалином на фосфатном буфере с рН 7 (Labecka, Domagala et al., 2018). После фиксации ткани были обезвожены при проведении через серию спиртов, и залиты в парафин по общепринятой методике (Меркулов, 1956; Juhel et al., 2003). Гистологические срезы, толщиной 6 мкм, были сделаны с использованием роторного микротомы (HM 325; Thermo Scientific, США). Окраска полученных срезов выполнялась гематоксилин-эозином. Изучение полученных микропрепаратов производилось при помощи светового микроскопа Axio Lab.A1 (Carl Zeiss, Германия). Стадии развития гонады *D. polymorpha* определяли в соответствии с Львова и др. (1994).

Методика статистической обработки данных. Для сравнения выборок дрейссены по плотности особей (экз./м²) между станциями для каждой популяции

(бассейны рек Северной Двины и Шексны) использовали непараметрический критерий Н-Крускала-Уоллиса. Предварительно выборки были прологарифмированы (\ln) для выравнивания размерности полученных плотностей моллюска (экз./м²) между станциями. Расчеты и построение диаграмм проводили в программе SPSS v22 (Наследов, 2013).

Зависимость плотности моллюсков от гидрохимических параметров была проанализирована методом регрессионного анализа. Для поиска функций линий тренда, описывающих изменения объемов средней выборки моллюсков в изученных реках, применяли информационный критерий Акайке (AIC) в программе PAST v. 3 (Hammer, 2015). Перед анализом значения плотностей моллюсков были трансформированы ($\log(x+1)$).

Анализ положения станций отбора проб в пространстве факторов среды проводили методом анализа главных компонент (PCA), расчёты осуществляли в программе PAST v. 3 (Hammer, 2015).

Для оценки взаимосвязей групп зообентоса с экологическими параметрами окружающей среды использовали канонический анализ соответствий (CCA), который проводили в программе CANOCO ver. 4.56 (TerBraak, Šmilauer, 2002). В анализе использовались межвидовые дистанции с масштабированием Хилла, с удалением “хвоста” редких видов, значимость осей определялась на основе теста Монте-Карло. Исходные данные были преобразованы в программе CANOCO ($\log(10y+1)$) (TerBraak, Šmilauer, 2002).

Значимость различий между значениями плотности моллюсков в водотоках проводили на основе теста Краскала-Уоллиса (Kruskal-Wallis test). Оценку значимости различий между плотностями *Dreissena polymorpha* в разных частях ареала проводили на основе теста Манна-Уитни (Mann-Whitney U test). Расчеты выполняли в программе PAST (Hammer et al., 2001).

Молекулярно-генетический анализ. Выделение общей клеточной ДНК из тканей образцов *Dreissena polymorpha* было выполнено с применением набора реактивов NucleoSpin® Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Германия). В качестве основного ДНК-маркера использовали фрагмент митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу белка цитохром с-оксидазы (COI) (Folmer et al., 1994).

Выделение общей клеточной ДНК из спорист трематод, обнаруженных в жабрах *D. polymorpha*, было выполнено с применением набора реактивов NucleoSpin® Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Германия). В качестве ядерного ДНК-маркера для трематод использовали фрагмент большой субъединицы рибосомальной РНК (28S рРНК) (Jovelin, Justine, 2001).

Для осуществления полимеразной цепной реакции (ПЦР), смесь для амплификации содержала 200 нг общей клеточной ДНК, 10 пмоль прямого и обратного праймера, 2.5 мкл Таq-буфера (с 20 ммоль MgCl₂), 200 мкмоль каждого из дезоксирибонуклеотидтрифосфатов (dATP, dGTP, dCTP, dTTP), 0.8 единиц Таq ДНК-полимеразы (НПО «СибЭнзим», Россия). Реакционная смесь была доведена

бидистиллированной водой до объема 25 мкл и запущен процесс амплификации в зависимости от синтезируемого фрагмента.

Результаты проведенной ПЦР детектировали в 1.5% агарозном геле, окрашенным бромистым этидием с последующим использованием системы геле-документирования. Затем целевые продукты очищали в мягких условиях путём переосаждения ДНК реакционной смеси. Использовали смесь 5М ацетата аммония и 96% этанола с последующей промывкой 70% этанолом при комнатной температуре.

Секвенирование ПЦР-продуктов маркеров COI и 28S выполняли в обе стороны на базе лаборатории ЦКП «Геном» ИМБ РАН (г. Москва) на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3730. Каждая полученная хроматограмма была просмотрена и отредактирована, затем все нуклеотидные последовательности выравнены и обрезаны в ручном режиме с использованием пакета программ BioEdit v. 7.0.5.3 (Hall, 1999). В анализ были также включены последовательности трех вышеуказанных маркеров из базы данных GenBank NCBI с различных локалитетов для дальнейшего филогеографического и филогенетического анализов.

Анализ нуклеотидных последовательностей. Для проведения филогеографического анализа набор генетических данных проанализировали методом медианного связывания (Median Joining, MJ) с помощью программного обеспечения Network v. 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999). Перед анализом последовательности COI были выравнены с использованием алгоритма ClustalW в программе MEGA7 (Kumar, Stecher, Tamura 2016). На основе последовательностей COI для образцов *Dreissena polymorpha* было построено две медианных сети гаплотипов. В первом случае выравненные последовательности COI были обрезаны для *D. polymorpha* до длины 660 п.н. в соответствии с длиной самых коротких сиквенсов в каждом массиве. Анализ последовательностей COI для *D. polymorpha* из базы данных NCBI показал наличие большого сета коротких последовательностей. В связи с этим нами дополнительно была построена медианная сеть гаплотипов (нетворк), в которой выравненные последовательности COI были обрезаны на основании самых коротких фрагментов в сете, длина которых составила 507 п.н. Всего было проанализировано 187 последовательностей для *D. polymorpha*, из них 64 последовательности взяты дополнительно из NCBI GenBank.

Для филогенетического анализа трематод было проанализировано 26 нуклеотидных последовательностей 28S рРНК, из них 23 взяты дополнительно из NCBI Генбанк. Последовательности были выравнены в программе MEGA7 (Kumar, Stecher, Tamura 2016) с использованием алгоритма MUSCLE и проанализированы в программе GBlocks Server версия 0.91b (Talavera, Castresana, 2007) для исключения гипервариабельных позиций. Финальная длина выравненных последовательностей 28S рРНК составила 1094 п.н. Набор данных сиквенсов был колапсирован в гаплотипы с использованием онлайн инструмента FaBox 1.41 (Villesen, 2007). В

качестве внешней группы при построении филогенетического дерева выступали последовательности *Phyllodistomum angulatum* и *P. pseudofolium*.

Построение филогенетического дерева осуществляли в программе IQ-TREE v. 1.6.11 (Nguyen et al., 2015) с автоматическим выбором подходящей эволюционной модели на онлайн ресурсе Центра интегративной биоинформатики, Вена, Австрия (Trifinopoulos et al., 2016).

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

4.1 Распространение и численность популяций *Dreissena polymorpha* в водотоках бассейнов рек Северная Двина и Шексна

В ходе проведённых экспедиционных работ нами были изучены популяции дрейссены рек бассейна Белого моря – Северная Двина, Юрас, Лявля, Исакогорка, Соломбалка, Курья, Карелка и Большая Юра, водоемов и водотоков бассейна Каспийского моря – реки Шексна, Угла, Шекснинское водохранилище и озера Белое и Кубенское.

Бассейн р. Северная Двина. Положение станций отбора проб в пространстве факторов среды проанализировано методом анализа главных компонент (РСА). Различия между станциями, главным образом, прослеживались в характере субстрата, составе водной растительности и гидрохимических параметрах.

Глубина, на которой были обнаружены дрейссены, варьировала от 0.3 до 9.7 м. Средняя плотность колоний *D. polymorpha* в зависимости от станции варьировала от 0.25 экз./м² до 4023.8 экз./м². В целом, в составе изученных бентосных сообществ обнаружено 8 таксономических групп донных беспозвоночных.

В р. Северная Двина (станция SD2) дрейссена преобладает по численности среди других групп зообентоса на остальных участках плотность поселений дрейссены были достоверно ниже, чем у других двустворчатых и брюхоногих моллюсков (Kruskal-Wallis test: $H = 46.59$, $df = 9$, $P < 0.0001$).

В р. Юрас плотность *D. polymorpha* на исследованных нами станциях (Yr1 – Yr6) не имела значимых различий в сравнении с плотностью других моллюсков (Kruskal-Wallis test: $H = 1.06$, $df = 2$, $P = 0.59$). В отношении других представителей зообентоса обилие *D. polymorpha* было выше (Kruskal-Wallis test: $H = 14.6$, $df = 7$, $P = 0.004$).

В р. Соломбалка плотность *D. polymorpha* на исследованных нами станциях была достоверно ниже по сравнению с остальными группами зообентоса (Kruskal-Wallis test: $H = 7.31$, $df = 5$, $P < 0.0001$).

В реках Лявля (Kruskal-Wallis test: $H = 4.97$, $df = 4$, $P = 0.15$) и Курья (Kruskal-Wallis test: $H = 5.27$, $df = 4$, $P = 0.26$) плотность дрейссены и других бентосных организмов не имела значимых отличий (Kruskal-Wallis test: $H = 4.97$, $df = 4$, $P = 0.15$).

На основе канонического анализа соответствий выявлено, что плотность поселений *D. polymorpha* зависела как от типа субстрата, так и от концентрации ионов. Наибольшая плотность колоний *Dreissena polymorpha* отмечена на участках с заиленно-песчаными грунтами и высокой концентрацией ионов (Ca^{2+} , SO_4^{2-}) (рис. 2).

Бассейн р. Шексна. В процессе проведенных исследований были изучены водотоки бассейна реки Шексна. Популяции *D. polymorpha* были обнаружены в реках Шексна, Угла и озере Белом. Средняя плотность колоний *D. polymorpha* в зависимости от станции варьировала от 0.01 экз./м² до 566.67 экз./м².

На основе метода анализа главных компонент (РСА) выявлено, что различия между станциями были связаны, главным образом, с характером субстрата и гидрохимическими параметрами. В водотоках и водоёмах бассейна реки Шексна (р. Шексна, р. Угла и оз. Белое) плотность поселений *D. polymorpha* не различались между водотоками (Kruskal-Wallis test: $H = 3.85$, $df = 3$, $P > 0.05$). Канонический анализ соответствий показал, что плотность поселений *D. polymorpha* зависела от типа субстрата (рис. 3).

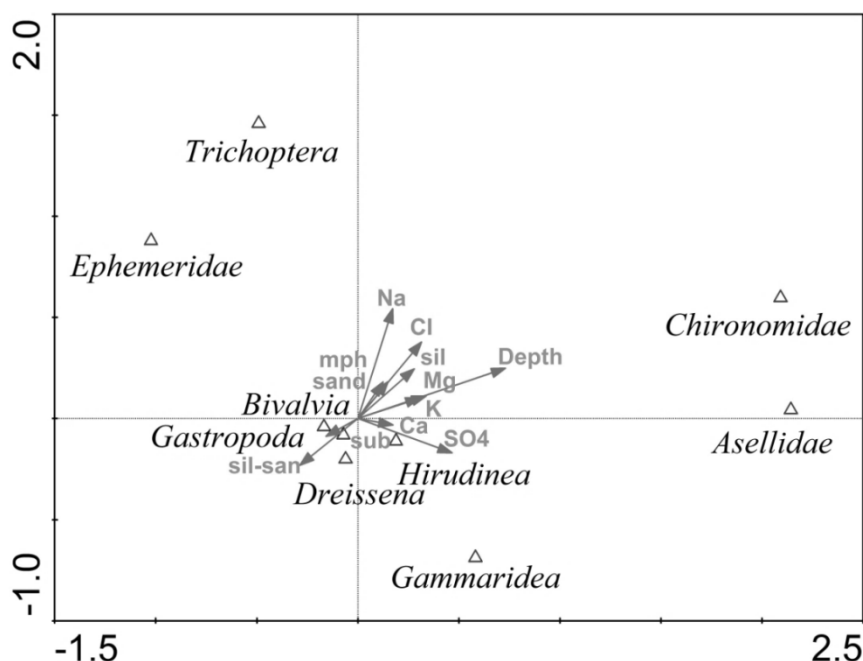


Рисунок 2. Ординационная диаграмма канонического анализа соответствий (ССА) взаимосвязи факторов среды и плотности зообентоса в водотоках бассейна р. Северная Двина

Обозначения факторов: sil-san – заиленно-песчаный грунт; sil – ил; sand – песок; mph – водная растительность; Depth – глубина, sub – субстрат для крепления *Dreissena polymorpha*, ионы – Mg^{2+} , K^+ , Cl^- , Na^+ , Ca^{2+} , SO_4^{2-}

Собственные значения для первой (горизонтальной), второй (вертикальной), третьей и четвертой осей были 0.191, 0.127, 0.082 и 0.040 соответственно. Первые две оси объясняли 62.1% связей между видами и факторами среды, а все канонические оси в совокупности объясняли 85.9%. Канонические корреляции плотности зообентоса и параметров среды для осей 1 и 2 составили 0.82 и 0.79 соответственно (тест Монте-Карло: первая ось $F = 5.470$, $P = 0.04$; все оси $F = 1.824$, $P = 0.002$).

В составе изученных бентосных сообществ бассейна р. Шексна обнаружено 5 таксономических групп донных беспозвоночных. Средняя плотность поселений *Dreissena polymorpha* не различались между водотоками (Kruskal-Wallis test: $H = 3.85$, $df = 3$, $P > 0.05$). В р. Шексна, р. Угла и оз. Белом плотность дрейссены и других бентосных организмов не имела значимых различий ($P > 0.05$). Исключение составляет станция Shek7 (р. Шексна), где двустворчатый моллюск *D. polymorpha* преобладал по численности по сравнению с брюхоногими моллюсками (Kruskal-Wallis test: $H = 8.123$, $df = 7$, $P < 0.05$).

Плотность изученных колоний *D. polymorpha* в бассейне Северной Двины ниже по сравнению с популяциями в других частях ареала (Mann-Whitney U test, $P = 0.01$).

В период исследований средние значения уровня рН и содержание Ca^{2+} в реках Большая Юра, Соломбалка и Карелка были ниже минимального уровня. В результате проведенного регрессионного анализа нами установлено, что с увеличением уровня содержания ионов и уровня рН в водах водотоков бассейна реки Северная Двина, средняя плотность популяций дрейссены достоверно увеличивалась (SO_4^{2-} : $R^2=0.6$, $p<0.0001$; Mg^{2+} : $R^2=0.6$, $p<0.0001$; Ca^{2+} : $R^2=0.5$, $p=0.0001$ и рН: $R^2=0.5$, $p=0.01$) (рис. 4).

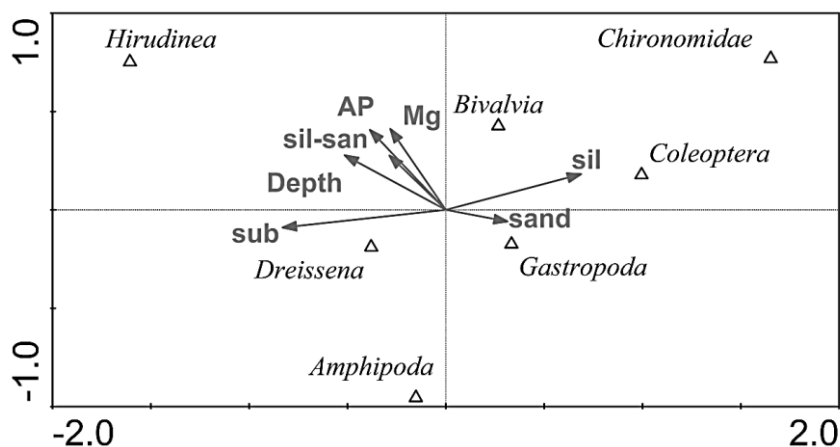


Рисунок 3. Ординационная диаграмма канонического анализа соответствий (ССА) взаимосвязи факторов среды и плотности зообентоса в водотоках бассейна р. Шексна

Обозначения факторов: silt-gr – заилено-песчаный грунт; sil– ил; sand – песок; AP – водная растительность; AP – наличие остатков растительности; Depth – глубина, sub – субстрат для крепления *Dreissena polymorpha*, ионы – Mg^{2+} .

Собственные значения для первой (горизонтальной), второй (вертикальной), третьей и четвертой осей 0.201, 0.133, 0.101 и 0.039 соответственно. Первые две оси объясняли 63.7% связей между видами и факторами среды, а все канонические оси в совокупности объясняли 83.5%.

Канонические корреляции плотности различных групп зообентоса и экологических параметров для осей 1 и 2 составили 0.959 и 0.824, соответственно (тест Монте-Карло: первая ось $F = 10.614$, $P = 0.002$; все оси $F = 2.745$, $P = 0.002$).

Снижение содержания этих элементов и уровня рН в водах рек Большая Юра, Соломбалка и Карелка являются одной из причин низкой плотности либо отсутствия популяций *Dreissena polymorpha*.

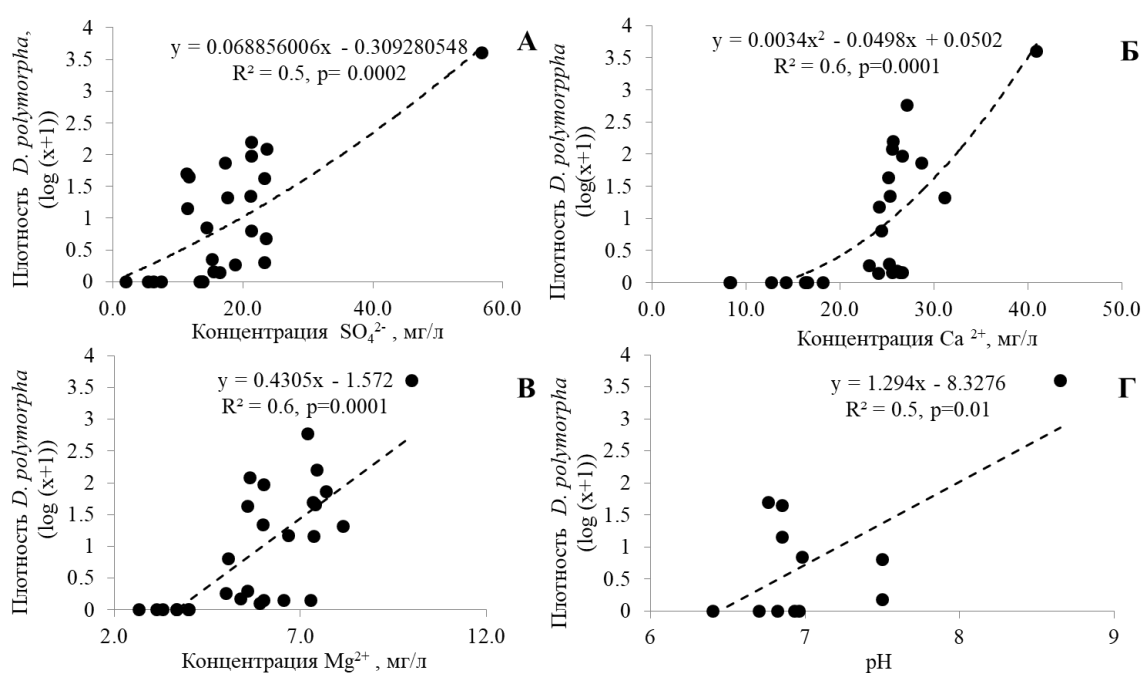


Рисунок 4. Зависимость между плотностью *Dreissena polymorpha* и концентрацией ионов SO_4^{2-} (А), Ca^{2+} (Б), Mg^{2+} (В), и рН (Г) для водотоков бассейна реки Северная Двина

Для водотоков и водоёмов бассейна реки Шексна достоверной корреляции между плотностью поселений дрейссены и концентрацией ионов не было выявлено.

4.2 Сезонная динамика размерной структуры и размножение популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в водотоках бассейна р. Северная Двина

Особенности размножения *D. polymorpha* были изучены в р. Юрас (приток р. Северная Двина) в период с июня 2017 по октябрь 2018 г. (в период открытой воды).

Динамика размерной структуры популяции дрейссены в р. Юрас представлена на Рисунке 5. В период с июня по август 2017 года отмечались прикрепленные молодые особи дрейссены (размер раковины менее 6 мм). Максимальная численность ювенильных особей была отмечена в июне и составила 31.7% от общей выборки ($N=167$). В целом можно отметить, что в июне в популяции *D. polymorpha* преобладали молодые особи с длиной раковины от 2 до 9 мм, в июле и августе доминировали моллюски с длиной раковины 14-25 мм и 10-21 мм соответственно. В осенний период (сентябрь, октябрь), в выборках преобладали взрослые особи с размером раковины более 22 мм.

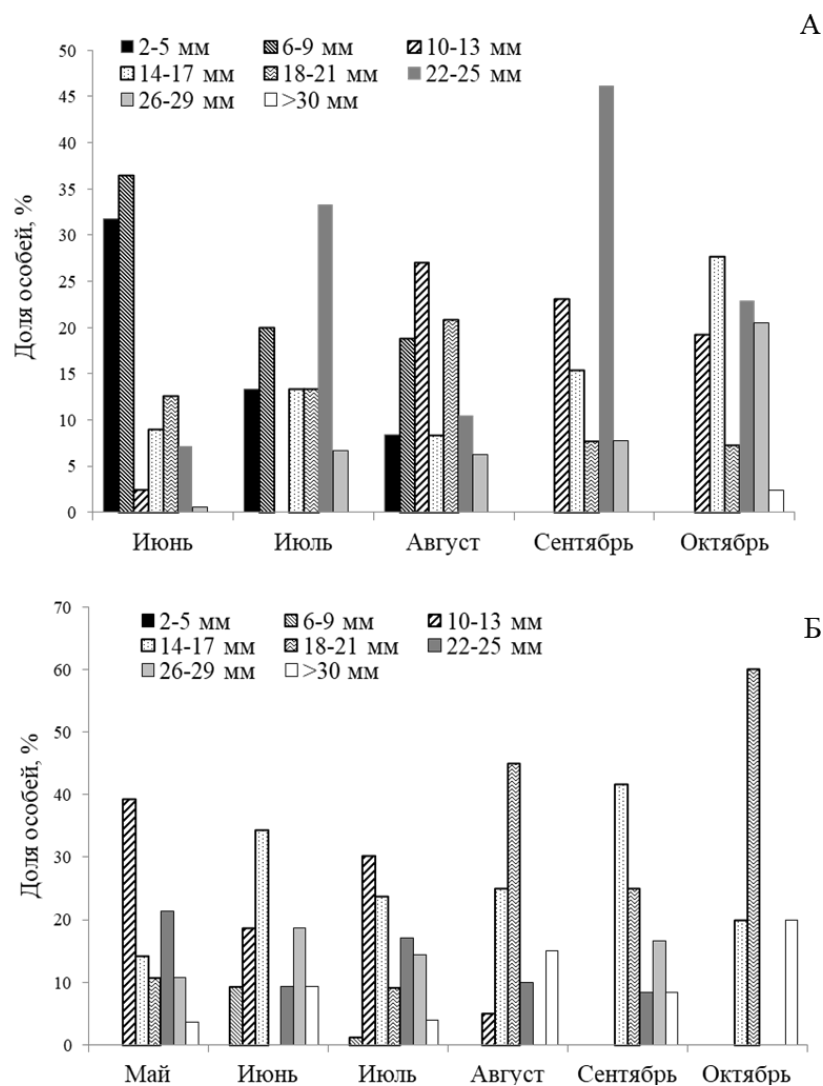


Рисунок 5. Динамика размерной структуры популяции *Dreissena polymorpha* в р. Юрас (А – июнь-октябрь 2017 г.; Б – май-октябрь 2018 г.)

В 2018 году в популяции *D. polymorpha* в мае-июле преобладали особи с размером раковины 10-13 мм и 14-17 мм. Доля особей с размером раковины 6-9 мм составляла менее 10 %. В период с августа по октябрь 2018 г. в популяции доминировали взрослые особи с размером раковины более 14-17 мм и 18-21 мм. Велигеры дрейссены в 2017 и 2018 гг. были обнаружены в период с июня по август.

Изучение гонадного цикла проводили в период с июня по октябрь в 2017 и с мая по октябрь в 2018 г. (рис. 6, 7). Гермафродитные особи не были обнаружены. В мае состояние гонады самцов и самок соответствовало преднерестовой стадии 2 (рис. 7 А, Б) (Maskie, 1991; Львова и др., 1994; Lancioni, Gaino, 2006). На этой стадии гонада находилась на стадии созревания. Развивающиеся яйцеклетки прикреплены ножкой к внутренней поверхности фолликула (рис. 7 Б).

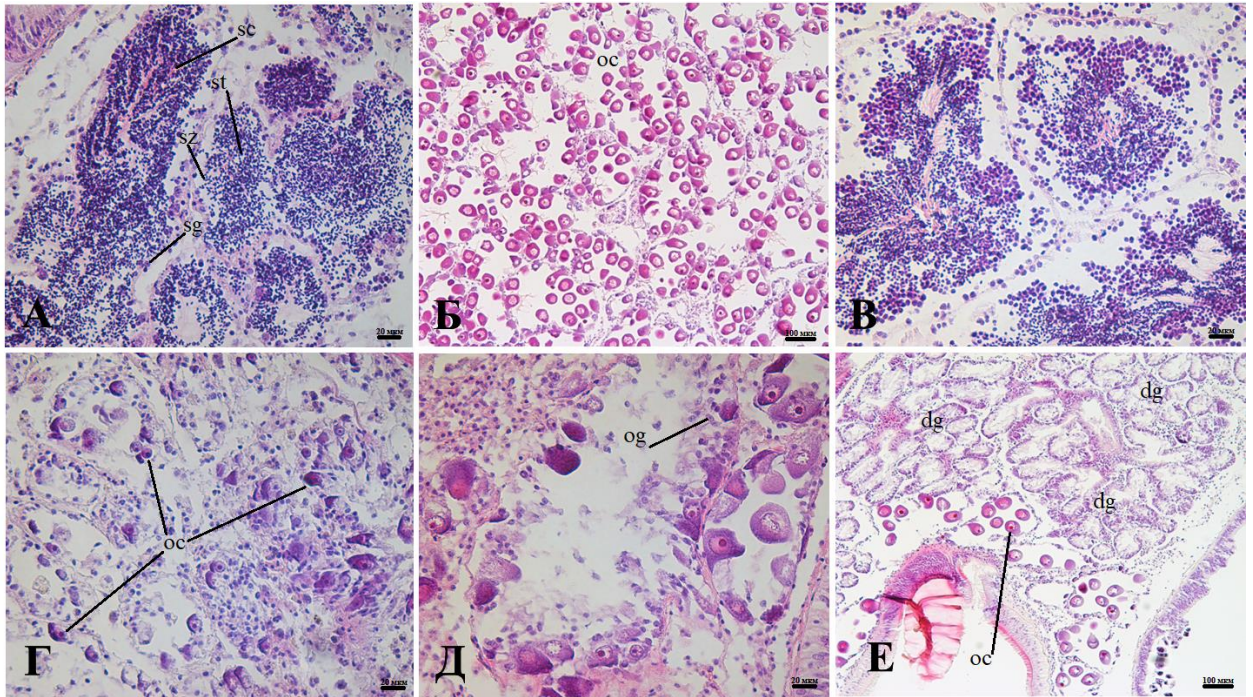


Рисунок 6. Стадии развития гонады *Dreissena polymorpha* р. Юрас (бассейн р. Северная Двина), 2017 год: (А) июнь (самец) – стадия 3 (преднерестовая)/4 (нерест); (Б) июль (самка) – стадия 3 (преднерестовая)/4 (нерест); (В) июль (самец) – стадия 3 (преднерестовая)/4 (нерест); (Г) август (самка) – стадия 4 (нерест); (Д) сентябрь (самка) – 4 (нерест)/0 стадия (посленерестовая); (Е) октябрь (самка) – 0 стадия (посленерестовая).

Примечание: sg – сперматогонии; sc – сперматоциты; st – сперматиды; sz – сперматозоиды; oc – ооциты; og – оогонии; dg – пищеварительные железы; dt – кишечник (пищеварительный тракт).

Митотическое деление сперматогоний приводит к образованию более мелких клеток, которые мигрируют к центру просвета и становятся сперматоцитами (рис. 7 А). Массовый нерест происходил с июня по август (рис. 6 А-Г, рис. 7 В-Ё). В июне и июле состояние гонады соответствовало стадиям 3 (преднерестовая) и 4 (нерест) (рис. 6 А-В, рис. 7 В-Е). Слабая обособленность стадий 3 и 4 свидетельствует о растянутости нереста дрейссены (Львова и др., 1994; Juhel et al., 2003). В июне – июле зрелые сперматозоиды были сконцентрированы в центре фолликула. Просвет фолликулов имеет звездообразную форму, в центре канальца видны хвосты сперматозоидов (рис. 6 А, В, рис. 7 В, Д). У самок в этот период зрелые яйцеклетки были отделены от поверхности фолликула и выступали в просвет ацинуса (рис. 6 Б, рис. 7 Г, Е). По мере выметывания зрелых яиц происходило созревание пристеночных ооцитов, количество которых к концу сезона размножения (август-сентябрь) уменьшалось (рис. 6 Г, Д, рис. 7 Ё). У самцов нерест приводил к освобождению канальцев (рис. 6 Д).

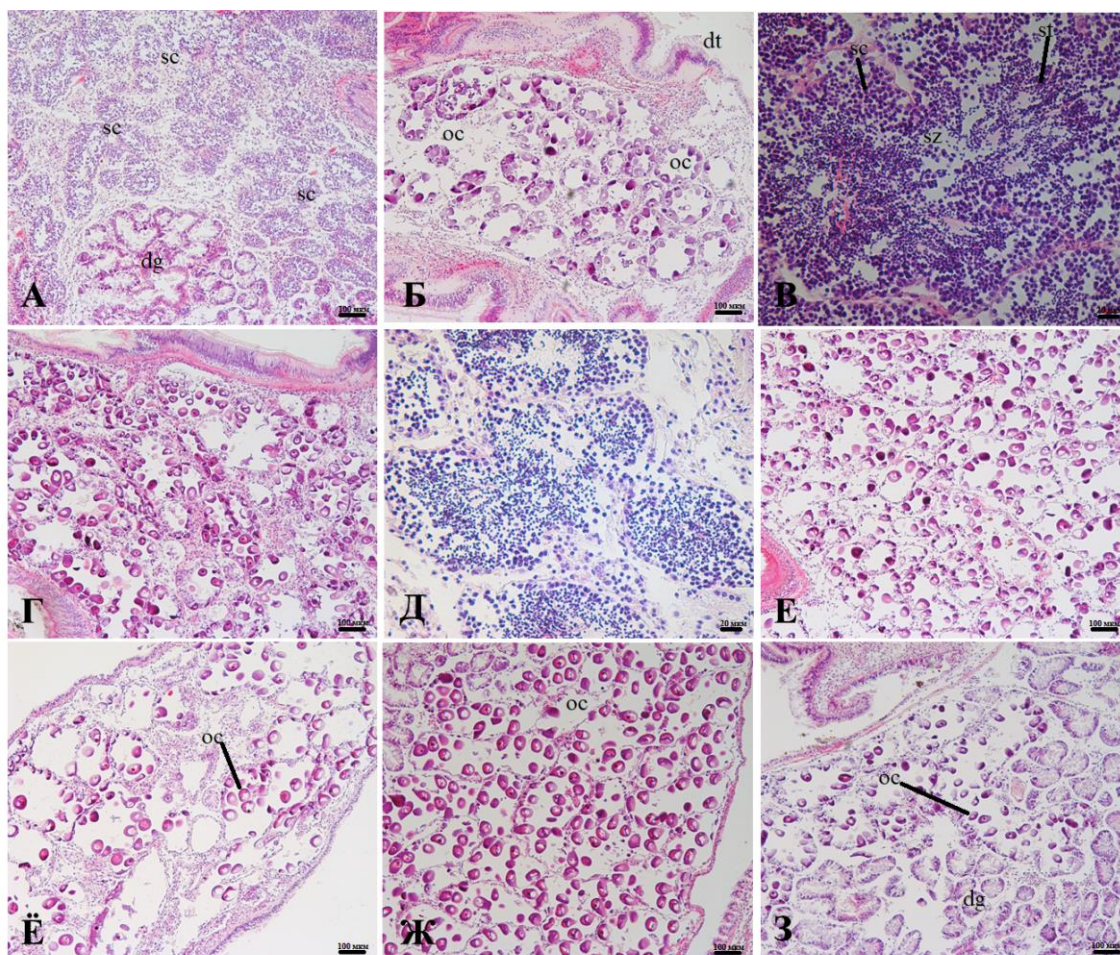


Рисунок 7. Стадии развития гонады *Dreissena polymorpha* р. Юрас (бассейн р. Северная Двина), 2018: (А) май (самец) – стадия 2 (преднерестовая); (Б) май (самка) – стадия 2 (преднерестовая), (В) июнь (самец) – стадия 3 (преднерестовая)/4 (нерест), (Г) – июнь (самка) – стадия 3 (преднерестовая)/4 (нерест). (Д) июль (самец) – стадия 3 (преднерестовая)/4 (нерест); (Е) июль (самка) – стадия 3 (преднерестовая)/4 (нерест); (Ё) август (самка) – 4 стадия (нерест); (Ж) сентябрь (самка) – 4 стадия (нерест); (З) октябрь (самка) – 0 стадия (посленерестовая).

Примечание см. рис. 6.

В конце августа и сентябре у большинства особей гонады были практически пустыми (рис. 6 Г; 7 Ё), в то же время у некоторых особей отмечались признаки повторного развития (рис. 7 Ж). В октябре после высвобождения гамет в просвете ацинусов можно наблюдать покоящиеся зрелые яйцеклетки (рис. 6 Е; рис. 7 З).

Анализ полученных данных указывает, на то, что размножение *D. polymorpha* в 2017-2018 гг. проходило в период со второй половины июня по конец августа. Согласно литературным данным, сезон размножения *D. polymorpha* в водоемах, расположенных в пределах 54-58°с.ш., проходит, преимущественно с июня по август, пик нереста наблюдается в июле (Львова, Макарова, 1994). В целом полученные нами результаты согласуются с данными предшественников.

4.3 Паразитофауна *Dreissena polymorpha* в водотоках бассейна Белого моря

В ходе проведенных исследований популяций *Dreissena polymorpha* выявлено их инфицирование спороцистами трематоды *Phyllodistomum macrocotyle* (Lühe, 1909).

В целом было проанализировано 1617 особей *D. polymorpha*. Инфицированные особи дрейссены были обнаружены в р. Юрас и р. Исакогорка ($N=4$). Общая доля инфицированных особей *D. polymorpha* спороцистами *P. macrocotyle* составила $< 1 \%$.

Филогенетический анализ с использованием полученных нуклеотидных последовательностей 28S рРНК (регистрационные номера MW362297, MW362298 и MW543441) с последовательностями, взятыми из Генбанка, показал, что трематоды, обнаруженные на жабрах *D. polymorpha*, принадлежат к виду *P. macrocotyle*.

Полученные нами последовательности 28S рРНК были на 100 % идентичны таковым для вида *P. macrocotyle* в дрейссенах, обнаруженных в Лепельском и Лукомском озерах (Беларусь) (Stunžėnas et al., 2004; Petkevičiūtė et al., 2015), реке Шуморовка (Россия) (Petkevičiūtė et al., 2015), водохранилище на р. Сирвиента (Литва) (Stunžėnas et al., 2004; Petkevičiūtė et al., 2015), оз. Вигры (Польша) (Petkevičiūtė et al., 2015), а также у язя и красноперки из Рыбинского водохранилища на реке Волга (Россия) (Petkevičiūtė et al., 2020) (рис. 8) Наши данные показали 98 %-ю идентичность последовательностям 28S рРНК вида *P. macrocotyle* в дрейссенах, обнаруженных в оз. Вилкокенис, и 97 %-е сходство с последовательностями 28S рРНК из водохранилища р. Сирвиента и озера Кретуонас (Литва) (Petkevičiūtė et al., 2015). В то же время две последовательности 28S рРНК *P. macrocotyle* из дрейссены (регистрационные номера AY288828 и AY288823), обнаруженные в озере Лепельское (Беларусь) (Stunžėnas et al., 2004) отличались от наших данных на 0,6% (рис. 8).

Филогенетический анализ трематод на основе маркера 28S рРНК (рис. 8) показывает, что полученные нами последовательности из бассейна р. Северная Двина, на 100 % идентичны таковым для вида *P. macrocotyle* обнаруженных в дрейссенах из Польши, Литвы, Беларуси и Рыбинского водохранилища. Предположительно, расселение *P. macrocotyle* проходило через Северо-Двинский канал из бассейна реки Волга в бассейн реки Северная Двина с рыбами-хозяевами.



Рисунок 8. Филогенетическое дерево для *Phyllodistomum macrocotyle*, построенное на основе последовательностей ядерного гена 28S рРНК методом максимального правдоподобия (maximum likelihood). Числа вблизи узлов показывают значения поддержки бутстрепа (BS). Шкала показывает длину ветвей (в нуклеотидных заменах на сайт). Красным цветом выделены наши данные из бассейна р. Северная Двина

4.4 Филогеография и генетическое разнообразие *Dreissena polymorpha* в водотоках Европейского Севера России

Анализ медианной сети гаплотипов построенной на основе последовательностей митохондриального гена COI показал, что в популяциях *D. polymorpha* водотоков бассейна реки Северная Двина можно выделить пять гаплотипов – А, В, С, D и L (рис. 10). Установлено, что особи *D. polymorpha* имеют гаплотипы распространенные в Европе и Северной Америке (гаплотипы А и В). Образцы *D. polymorpha* из бассейна р. Северная Двина образуют единую кладу с образцами *D. polymorpha* из водотоков бассейна Каспийского, Азовского и Балтийского морей. Полученные данные согласуются с результатами исследований Ворошиловой (2008) и May et al. (2006).

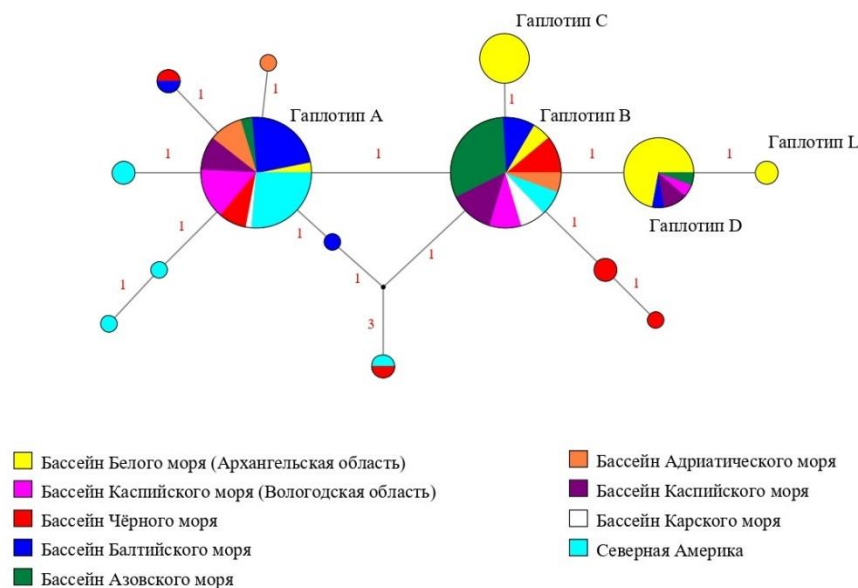


Рисунок 10. Медианная сеть гаплотипов *Dreissena polymorpha*, построенная на основе сиквенсов митохондриального гена COI (660 п.н.). Кружки представляют различные гаплотипы, размер круга отражает частоту встречаемости гаплотипа (наименьший круг = 1). Цифры рядом с ветвями показывают количество нуклеотидных замен.

Также выявлено, особи *D. polymorpha* имеют идентичный гаплотип (гаплотип D), либо отличаются одной нуклеотидной заменой от популяций этого вида из бассейнов Каспийского моря, Верхней Волги (р. Шексна), Азовского и Балтийского морей (оз. Ужин). В изученных нами популяциях выявлен гаплотип С, до настоящего времени обнаруженный только в водотоках бассейна Каспийского моря (May et al., 2006). Кроме этого в бассейне р. Северная Двина впервые обнаружен гаплотип L, который не был выявлен в других частях ареала вида (рис. 10). В ходе проведенных исследований нами не был обнаружен гаплотип К, ранее описанный И.С. Ворошиловой (2008) из р. Северная Двина.

В водотоках и водоёмах бассейна реки Шексна нами было обнаружено три гаплотипа – А, В, D, что согласуется с данными полученными И.С. Ворошиловой (2008).

Наличие идентичных гаплотипов маркера COI (А, В, D) в бассейнах рек Шексна и Северная Двина, а также гаплотипа С в бассейне р. Северная Двина, характерного только для каспийского региона, подтверждает гипотезу о вселении *D. polymorpha* в водотоки бассейна Северной Двины из бассейна р. Волга через Северо-Двинский канал.

ВЫВОДЫ

1. Впервые обнаружены популяции *Dreissena polymorpha* в реках Юрас, Лявля, Соломбалка и Курья (бассейн Северной Двины).

2. Плотность поселений *D. polymorpha* в бассейне р. Северная Двина в зависимости от станции варьировала от 0.25 экз./м² до 4023.8 экз./м², а в бассейне реки Шексна изменялась от 0.01 экз./м² до 566.7 экз./м². Установлено, что плотность изученных колоний *D. polymorpha* значимо ниже по сравнению с популяциями в других частях ареала.

3. В изученных бентосных сообществах вместе с дрейссеной в бассейнах рек Северная Двина и Шексна обнаружено 10 таксономических групп донных беспозвоночных. Плотность поселений *D. polymorpha* была достоверно ниже по сравнению с таковой других бентосных организмов, либо не имела статистически значимых различий. Исключение составляют несколько участков в бассейнах рек Северная Двина (станция 2) и Шексна (станция 7), где плотность поселений *D. polymorpha* была значимо выше среди других групп зообентоса.

4. Установлено, что концентрации SO_4^{2-} , Mg^{2+} , Ca^{2+} и уровень pH положительно коррелировали с плотностью дрейссены. Сравнительно невысокая плотность поселений дрейссены в бассейне р. Северная Двина, обусловлена пониженным содержанием этих элементов ($\text{SO}_4^{2-} < 6.25$ мг/л, $\text{Mg}^{2+} < 4.0$ мг/л, $\text{Ca}^{2+} < 8.2$ мг/л) и уровнем pH ниже 6.7 в изученных водотоках.

5. Анализ динамики размерной структуры популяции дрейссены и гонадного цикла этого моллюска показал, что размножение *D. polymorpha* в 2017-2018 гг. проходило в период с июня до конца августа при температуре воды выше 12°C, пик нереста наблюдался в июле. Велигеры дрейссены в планктоне отмечены в период с июня по август. В гонадном цикле *D. polymorpha* из бассейна реки Северная Двина выделено 5 стадий развития гонад, которые соответствуют стадиям, описанным ранее Львовой с соавт. (1994). Полученные данные свидетельствуют о том, что *D. polymorpha* в бассейне р. Северная Двина воспроизводится самостоятельно.

6. Наличие идентичных гаплотипов маркера COI в р. Шексна и р. Северная Двина, а также гаплотипа С в бассейне р. Северная Двина, характерного только для каспийского региона, подтверждает один из указанных ранее путей вселения *D. polymorpha* в водотоки бассейна Северной Двины из бассейна р. Волга через Северо-Двинский канал. В краевых популяциях *D. polymorpha* бассейна р. Северная Двина выявлен уникальный гаплотип маркера COI (гаплотип L).

7. Впервые выявлено инфицирование *D. polymorpha* трематодами *Phyllodistomum macrocotyle* в реках Юрас и Исакогорка (бассейн р. Северная Двина). Общая доля особей, инфицированных спороцистами *P. macrocotyle*, составила менее 1 %. Вселение *P. macrocotyle* в бассейн р. Северная Двина,

предположительно, проходило через Северо-Двинский канал из бассейна р. Волга с рыбами-хозяевами.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ
Статьи в изданиях из перечня, рекомендованного ВАК РФ, Web of Science,
Scopus:

1. **Travina O.V.**, Bepalaya Y.V., Aksenova O.V., Shevchenko A.R., Sokolova S.E. Infection of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) with *Phyllodistomum macrocotyle* (Digenea: Gorgoderidae) in the Northern Dvina River Basin, Northern Russia // *Biharean Biologist*. 2019. Vol. 13. № 1. P. 49-51.

2. **Травина О.В.**, Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Шевченко А.Р., Соколова С.Е., и др. Распространение и плотность популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в периферийной части ареала // *Российский журнал биологических инвазий*. 2020. Т. 13. № 1. С. 61-71.

3. **Travina O.V.**, Bepalaya Y.V., Kondakov A.V., Aksenova O.V., Khrebtova I.S., et al. Molecular data on *Phyllodistomum macrocotyle* (Digenea: Gorgoderidae) from an intermediate host *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) in the Northern Dvina River Basin, Northwest Russia // *Ecologica Montenegrina*. 2021. Vol. 39. P. 69-75.

4. Bepalaya Y.V., Kondakov A.V., **Travina O.V.**, Khrebtova I.S., Kropotin A.V., et al. First record of metacercariae trematodes *Opisthioglyphe ranae* (Digenea: Telorchiiidae) and *Echinostoma bolschewense* (Digenea: Echinostomatidae) in *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) from the Don and Volga river basins, Russia // *Ecologica Montenegrina*. 2022. Vol. 54. P 57-76.

Материалы и тезисы научных мероприятий:

5. **Травина О.В.**, Шевченко А.Р., Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В. Чужеродные виды двустворчатых моллюсков в бассейне реки Северная Двина // *Материалы I международной молодежной научно-практической конференции «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию»*. Архангельск: САФУ, ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, 2018. С. 299-302.

6. **Travina O.V.**, Bepalaya Yu.V., Aksenova O.V. Ecology and distribution of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in the Northern Dvina river basin // *Book Abstracts, 1st Freshwater Mollusk Conservation Society Meeting in Europe, Verbania, Italy*. 2018. P. 108

7. **Травина О.В.**, Беспалая Ю.В. Инфицирование *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) трематодами рода *Phyllodistomum* в водоемах Архангельской области // *Материалы VI Съезда Паразитологического общества «Современная паразитология – основные тренды и вызовы»* / отв. ред. К.В. Галактионов, С.Г. Медведев, А.Ю. Рысс, Ф.О. Фролов. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2018. С. 243.

8. **Травина О.В.**, Шевченко А.Р., Беспалая Ю.В., Аксенова О.В., Соколова С.Е. Распространение популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в бассейне реки Северная Двина и их паразитофауна // Материалы докладов XXVI Всероссийской молодежной научной конференции (с элементами научной школы), посвященной 75-летию А.И. Таскаева, Сыктывкар, Республика Коми, Россия / отв. редактор С. В. Дегтева. Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. 2019. С. 67-69.

9. Класс А.Л., **Травина О.В.**, Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Соколова С.Е. Первая находка трематод *Phyllodistomum macrocotyle* (Digenea:Gorgoderidae) в популяциях моллюска *Dreissena polymorpha* в бассейне р. Северная Двина, подтвержденная молекулярными данными // Сборник материалов Всероссийской конференции с международным участием II Юдахинские чтения / отв. ред. И.Н. Болотов. 2019. С. 283-285.

10. Шевченко А.Р., **Травина О.В.**, Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Соколова С.Е. Распространение и плотность популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в водотоках бассейна реки Северная Двина: оценка влияния факторов среды // Сборник материалов Всероссийской конференции с международным участием II Юдахинские чтения/ отв. ред. И.Н. Болотов. 2019 С. 67-69.

11. **Травина О.В.**, Шевченко А.Р., Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Соколова С.Е. Генетическое разнообразие и филогения *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в бассейне реки Северная Двина // Сборник материалов Всероссийской конференции с международным участием «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофауны». Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2019 С. 15.

12. **Травина О.В.**, Беспалая Ю.В., Аксенова О.В., Кропотин А.В. Генетическое разнообразие пресноводного моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в водоемах и водотоках Европейского севера России // Сборник материалов I Всероссийской научной конференции (с международным участием) «Чтения памяти В.И. Жадина: к 125-летию со дня рождения». Санкт-Петербург, 2022. С. 86-87.