

ЭКСПАНСИЯ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2020 Живоглядова Л.А.^{а,*}, Ревков Н.К.^{б,**}, Фроленко Л.Н.^{а,***},
Афанасьев Д.Ф.^{а,****}

^а Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» (АзНИИРХ), Ростов-на-Дону 344002, Россия

^б Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», Севастополь 299011, Россия

e-mail: *l.zhivoglyadova@mail.ru, **nrevkov@yandex.ru; ***gidrobiont.az@yandex.ru, **** dafanas@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2020. После доработки 14.11.2020. Принята к публикации 02.02.2021

Более 30 лет продолжается освоение Азовского моря азиатским моллюском *Anadara kagoshimensis*. Исследование этой экспансии основано на материалах дночерпательных съёмов, выполненных в Азовском море в 1989–2018 гг. Процесс расселения моллюска рассматривается по изменениям ареала, показателей обилия (удельные численность, биомасса, общий запас) и структуры популяции. Выделены и обсуждаются основные этапы инвазионного процесса. Оценивается влияние различных факторов среды на распространение и количественные показатели развития популяции моллюска. Показано, что ключевым фактором, определяющим его экспансию в Азовском море, является солёность.

Ключевые слова: Bivalvia, Arcidae, вид-вселенец, ареал, биологическая инвазия.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-1-83-94

Введение

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) – двустворчатый моллюск, описанный по фоссилиям из окрестностей Токио [Tokunaga, 1906]. Видовое название анадара (ориг. *Arca kagoshimensis*) получила по месту обнаружения живых экземпляров (префектура Кагосима, Япония). Нативный ареал моллюска находится в умеренных широтах северной части Тихого океана [Zentos et al., 2010].

Анадара кагосимская – эврибионтный вид [Ревков, Щербань, 2017]. Её естественные поселения могут располагаться в широких границах изменения солёности (от нормальной океанической 32–35‰ в районе Индо-Пацифики – до малосолёных вод 10–12‰ Азовского моря). Относясь к тепловодным формам моллюсков [Лутаенко, 1999], она формирует устойчивые поселения в относительно «суровых» условиях межсезонных изменений температуры вод Азовского моря (от минимальных, близких к 0 °С в зимний период до 25–26 °С в период летнего прогрева вод). Анадара легко переносит гипоксические и аноксические условия благодаря наличию гемоглобина и высокоэффективного анаэробного ферментативного

комплекса [Андреенко и др., 2009; Солдатов и др., 2010].

Эти особенности позволяют моллюску осваивать разные типы биотопов, включая лагуны и эстуарии. С конца 1960-х гг. вид активно расширяет границы ареала за счёт освоения внутренних морей Евразии – Средиземного (с центром инвазии в Адриатическом море [Ghisotti, 1973]), Чёрного [Киселёва, 1992] и Азовского [Чихачёв и др., 1994]. В бассейне Средиземного моря *A. kagoshimensis* (под именем *A. inaequivalvis*) отнесена к локально инвазивной группе видов [Gofas, Zenetos, 2003]. С 2006 г. она входит в группу наиболее опасных инвазивных видов (100 ‘worst invasives’) Средиземного моря [Streftaris, Zenetos, 2006], а с 2018 г. – включена в аналогичную группу (ТОП – 100) самых опасных инвазивных видов России [Солдатов и др., 2018].

Впервые *A. kagoshimensis* была обнаружена в Азовском море на северном участке Казантипского залива в 1989 г. [Чихачёв и др., 1994]. Произошло это через 21 год после её первой регистрации в бассейне Чёрного моря в 1968 г. [Киселёва, 1992]; и явилось результатом последовательного освоения данным видом в 1980-е гг. акваторий кавказского участ-

ка черноморского шельфа [Ревков, 2016] и связывающего Чёрное и Азовское моря Керченского пролива [Иванов, Синегуб, 2008].

К 1992 г. в Казантипском заливе анадара формирует собственный биоценоз, который в 1997 г. уже широко распространён в южной части моря от Керченского пролива до Арабатского залива [Фроленко, Двинянинова, 1998]. В 1999 г. северная граница ареала проходит по косе Федотова, на востоке – по Темрюкскому заливу [Фроленко и др., 2000], к 2006 г. первая достигла косы Обиточной, вторая – Железинской банки [Фомичёва, Фроленко, 2007]. В 2012 г. вид проникает в устьевую часть Таганрогского залива, а в 2014 г. обнаружен и в его восточной части [Фроленко, Мальцева, 2017]. Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют об освоении анадарой к 2014 г. почти всего бассейна Азовского моря, включая Таганрогский залив.

Цель настоящей работы – выделить основные этапы инвазии *A. kagoshimensis* в Азовском море и оценить роль основных факторов среды, отвечающих за динамику инвазионного процесса.

Материал и методика

Работа основана на материалах комплексных гидробиологических съёмок Азовского моря, выполненных Азово-Черноморским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») в период с 1989 по 2018 г., и дополнена материалами ФИЦ «ИНБИОМ», собранными в 2016, 2017 гг. в юго-западной части моря.

Стандартная схема станций отбора бентосных проб представлена на рисунке 1. В ходе съёмки АЧФ ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») выполнялось от 27 до 98 станций, за год – до 246 (3–4 съёмки в год). Весенние съёмки проводились в апреле, летние – в июле (основная) и в августе (дополнительная), осенние – в октябре. Сетка станций, как правило, равномерно охватывала все районы моря за исключением 2015–2018 гг., когда частично недоступным для исследований оказался северный район. Съёмка ФИЦ «ИНБИОМ» включала 4 станции. В 2016 г. съёмки проводили в апреле, июне и октябре, в 2017 г. – в июле и декабре.

Ввиду работы с борта судов район исследований по периметру моря был ограничен изобатой 2.8 м. В качестве орудия отбора проб

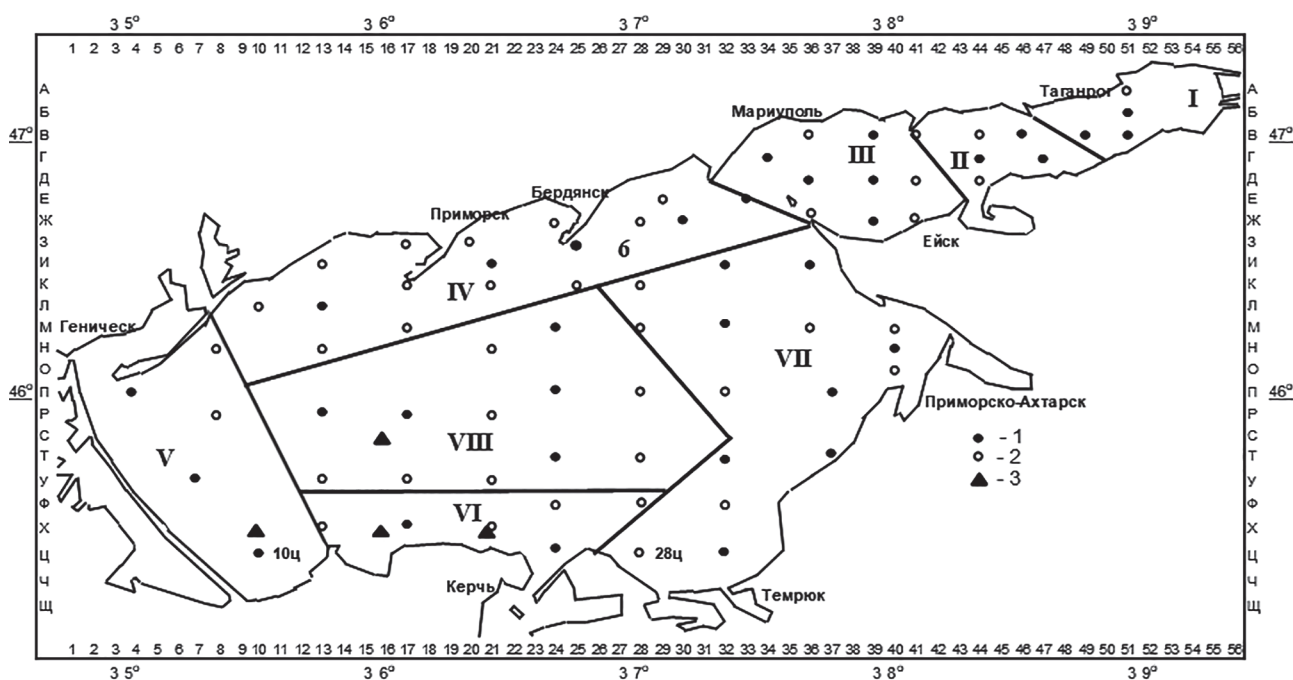


Рис. 1. Схема станций съёмок в Азовском море: 1 – комплексные станции Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО», 2 – бентосные станции Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО», 3 – бентосные станции ФИЦ «ИНБИОМ». Районы: Таганрогский залив (I – Восточный, II – Центральный, III – Западный); Собственно море (IV – Северный, V – Западный, VI – Южный, VII – Восточный, VIII – Центральный).

бентоса использовали дночерпатель Петерсена с площадью захвата 0.1 м². На каждой станции отбирали по две дночерпательные пробы. Всего в настоящей работе проанализировано 5911 проб.

Материал обрабатывали согласно методическим рекомендациям [Методы..., 2005]. Первичную обработку проб осуществляли на борту судна. Промывку бентоса вели через сита с диаметром ячеек фильтрации 5 мм (верхнее сито) и 0.3 мм (газ № 23, нижнее сито). После промывки содержимое верхнего и нижнего сит фиксировали 4%-м нейтрализованным формалином (до 2014 г.) или 75%-м этиловым спиртом (2015–2018 гг.). Камеральную обработку проб проводили под биноклярным. Размерные ряды моллюсков строили с шагом в 1 мм; их взвешивали без удаления мантийной жидкости с точностью до 1 мг.

При анализе популяционной структуры вида использованы следующие количественные показатели: площадь ареала (тыс. км²), удельная численность (экз./м²), удельная биомасса (г/м²), общий запас (млн т).

Построение карт распределения численности и биомассы моллюска выполнено в геоинформационном пакете Surfer 15. Оценку ареала проводили по картам распределения биомассы; пороговая величина, определяющая границу ареала, принята равной 0.1 г/м². Удельная численность и биомассу внутри ареала рассчитывали как средние арифметические без учёта станций с нулевыми значениями. Запас анадары для каждого из районов находили как произведение средней по району биомассы (с учётом станций с нулевыми значениями биомассы) и площади района. Общий запас по морю считали как сумму запасов по всем районам.

При выявлении связей количественных параметров развития анадары с абиотическими и биотическими факторами среды – солёностью (средней по морю, ‰) и запасом гребневика *Mnemiopsis leidyi* (млн т) – использовали коэффициент корреляции Спирмена. Статистическая обработка данных выполнена в программе PAST [Hammer, 2012].

Возраст моллюсков определяли по их линейным размерам согласно данным, представленным в работе [Чихачёв и др., 1994].

Результаты

Динамика освоения акватории. В 1989 г. *A. kagoshimensis* регистрируется в центральном районе моря, в следующем году – в западном и южном районах, ещё через четыре года – в восточном (рис. 2, 3). К 2000 г. площадь её ареала, при фактически линейном нарастании, увеличивается с 3.5 до 6.7 тыс. км² (рис. 4).

В 2001–2002 гг. анадара резко расширяет ареал (в 2001 г. – 14.1 тыс. км², в 2002 г. – 18.1 тыс. км²), осваивая восточное побережье до района Еленинских банок, и северный район моря до основания косы Бирючий остров. В этот период поселения моллюска занимают полностью южный и западный районы моря, частично – центральный, восточный и северный. В районах массового скопления плотность достигает 23 280 экз./м², биомасса – 1816 г/м².

С 2003 г. регистрируется постепенное сокращение площади поселений. Ранее сплошной ареал распадается на два локальных скопления – юго-западное и восточное. К 2007 г. ареал сокращается практически до первоначальных размеров (4.5 тыс. км²), сохраняется только юго-западное скопление, плотность которого не превышает 1700 экз./м², биомасса – 140 г/м². При этом высокая численность отмечается лишь на одной станции, где обнаружена молодь моллюска, на остальных станциях в пробах встречены единичные экземпляры.

Начиная с 2008 г. популяция *A. kagoshimensis* восстанавливается. За два-три года вновь формируется поселение моллюсков в восточной части моря, численность в скоплениях увеличивается до 7800 экз./м², биомасса – до 370 г/м². К 2011–2012 гг. ареал охватывает по периметру уже всё Азовское море и составляет 16.7 тыс. км², а позднее (к 2016–2017 гг.) включает центральную часть собственно моря и Таганрогский залив – 26.5 тыс. км². В 2016–2018 гг. плотность поселений анадары на отдельных станциях достигает 42 050 экз./м², биомасса – 4165 г/м².

Таким образом, к 2017 г. ареал вселенца занимает 70% акватории моря, а учитывая недоступные для исследования, но ранее от-

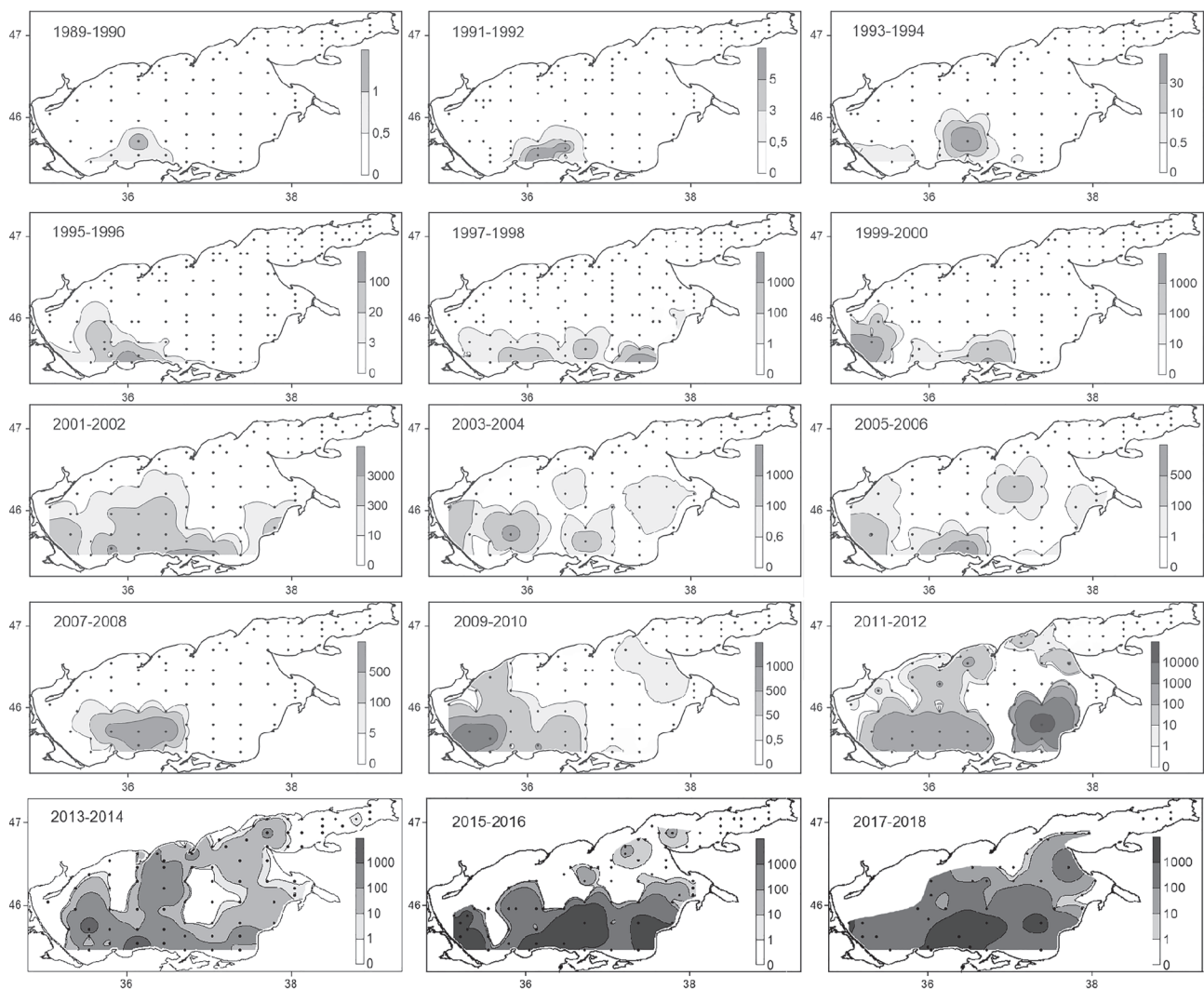


Рис. 2. Распределение численности *Anadara kagoshimensis* (экз./м²) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

меченные (см. рис. 2, 3) как уже содержащие поселения моллюска северные участки акватории, – включает фактически всё Азовское море.

Динамика количественных показателей. Удельная численность анадары до 1996 г., включительно, варьировала в диапазоне от 5 до 98 экз./м². В 1997, 1999 гг. регистрируется её осевший спат (максимумы в 1997 г. – 20.0 тыс. экз./м², в 1999 г. – 21.3 тыс. экз./м²), что приводит к увеличению средней численности при широком разбросе данных (рис. 5).

С 2000 по 2001 г. наблюдается рост средней плотности поселений с 945 до 1960 экз./м², затем постепенное снижение с минимумом в 2004 г. – 183 экз./м². Далее, в течение 3 лет, этот показатель сохраняется на уровне 215–434 экз./м² с последующим достоверным увеличением в 2008 г. до 1995 экз./м².

Начиная с 2009 г. по 2018 г. средняя плотность поселений анадары в основном стабилизируется в диапазоне 299–1025 экз./м², исключение составляют два года (2011 г. – 3665 экз./м², 2016 г. – 2827 экз./м²), когда в массе регистрируется осевшая молодь моллюска (размер до 3 мм). В 2011 г. спат отмечен только в восточной части моря с максимальными за весь период наблюдений значениями до 136 400 экз./м². В 2016 г. «всплеск» численности также обусловлен ранней молодью, однако в этом случае обильный спат зарегистрирован практически по всему морю: в центральном районе максимальная численность достигает 29 300 экз./м², в западном – 5280 экз./м², в южном – 11 880 экз./м², в восточном – 8160 экз./м².

В многолетней динамике удельной биомассы анадары с 1989 по 2002 г. на фоне широко-

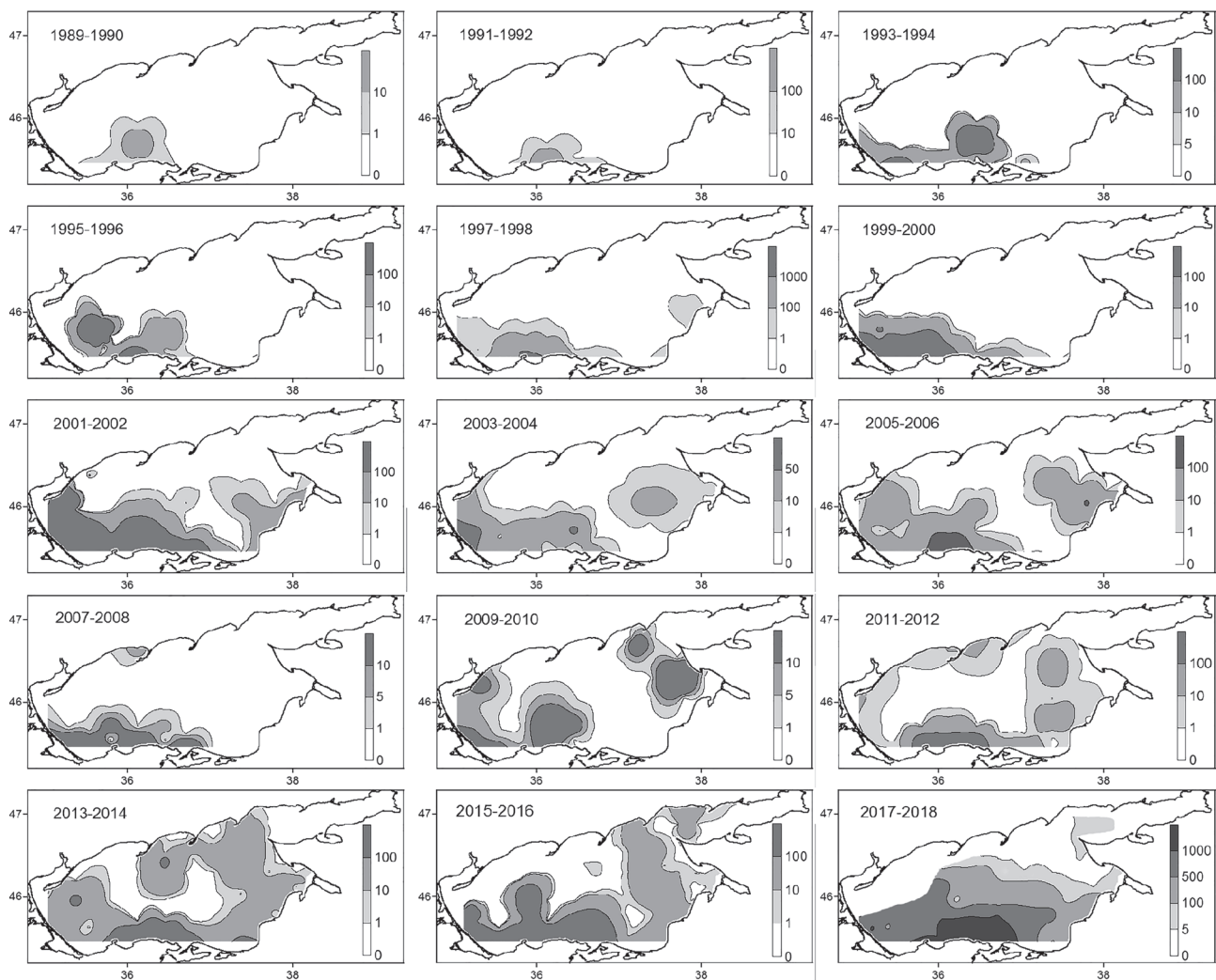


Рис. 3. Распределение биомассы *Anadara kagoshimensis* (г/м²) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

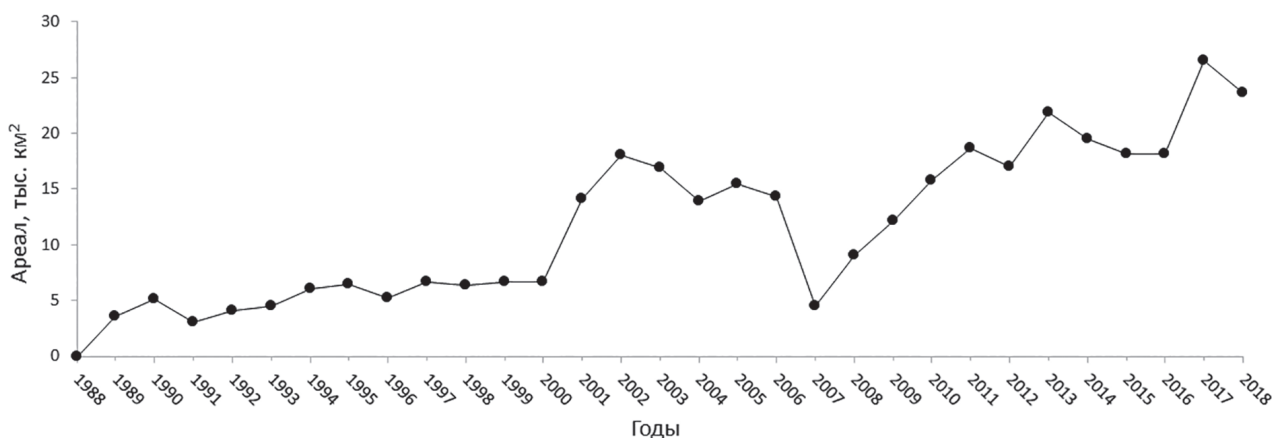


Рис. 4. Динамика площади ареала *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

го разброса данных (максимумы на отдельных станциях в 1993 г. – 1344 г/м²; в 1994 г. – 2350 г/м²) отмечаются относительно высокие средние значения (45–704 г/м²) (рис. 6). С 2003 по 2009 г. удельная биомасса относительно низкая, её средние изменяются в пределах 22–184

г/м². Начиная с 2010 г. отмечено её стабильное увеличение с 32 до 888 г/м².

Аналогично изменениям средней биомассы, с 1989 по 2002 г. отмечено квазисинусоидальное увеличение общего запаса анадары в Азовском море с максимумом 2.66 млн

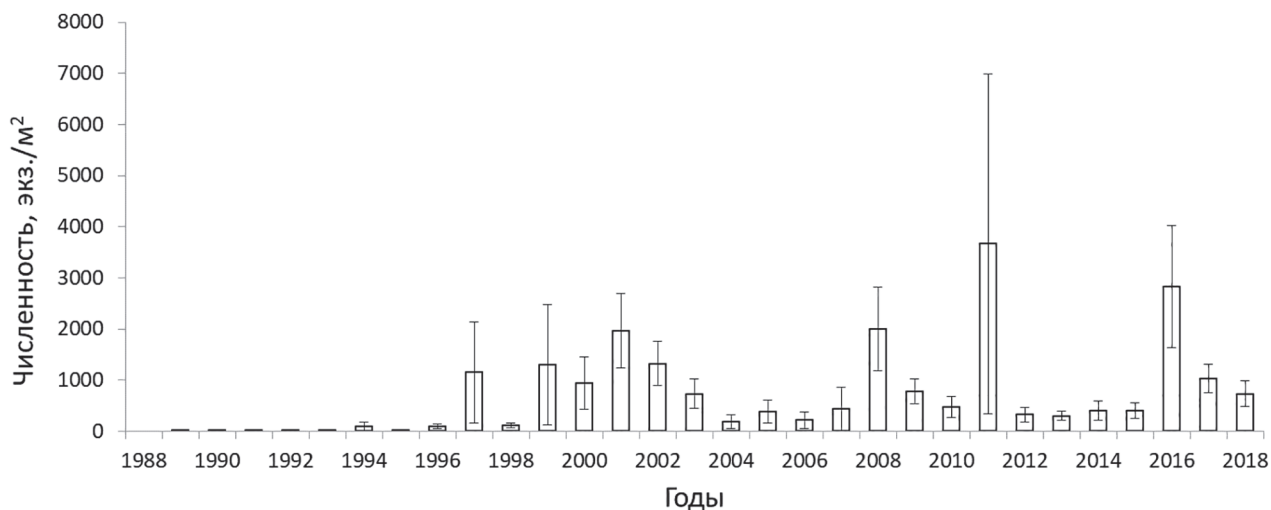


Рис. 5. Динамика численности *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в период с 1989 по 2018 г. Планки погрешности – стандартная ошибка.

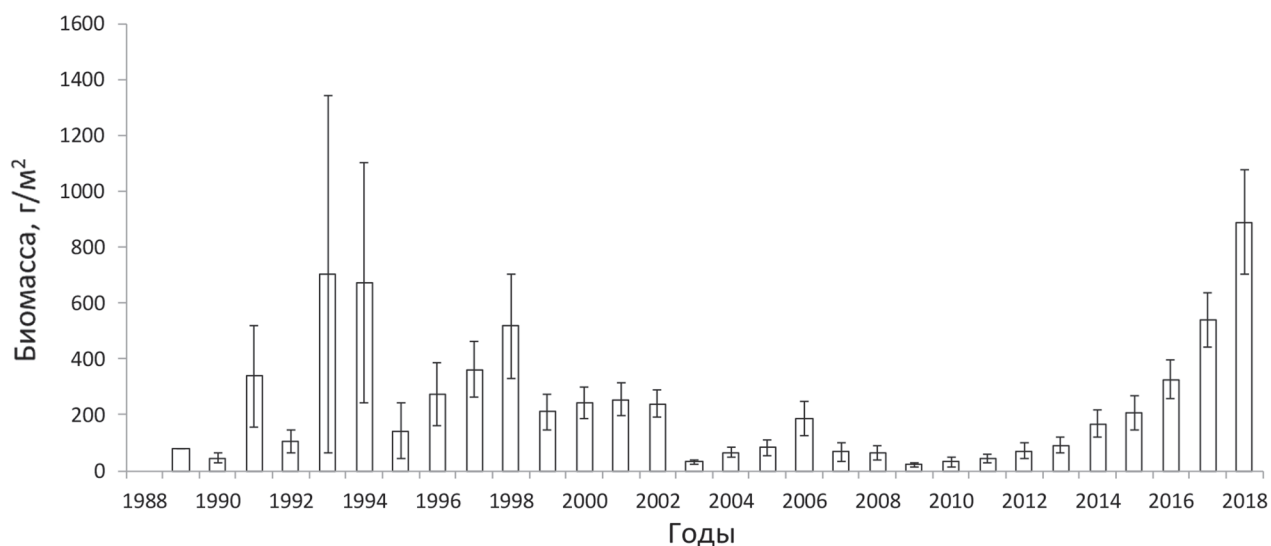


Рис. 6. Динамика биомассы *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в период с 1989 по 2018 г. Планки погрешности – стандартная ошибка.

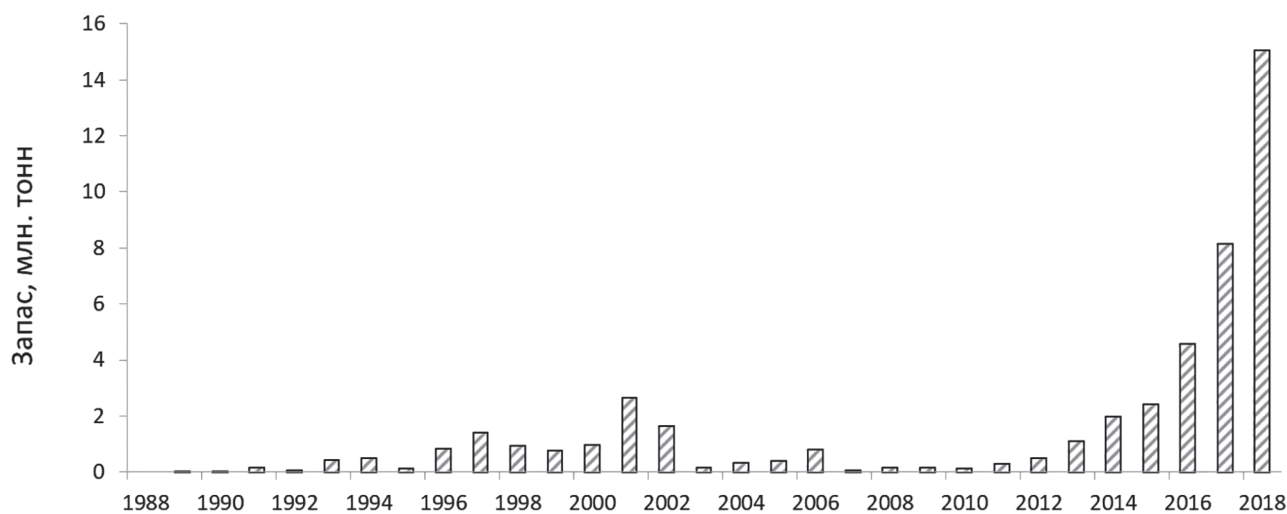


Рис. 7. Запас *Anadara kagoshimensis* (млн т) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

т в 2001 г. (рис. 7). В 2003 г. её запас резко сокращается до 0.18 млн т, что сопоставимо с таковыми значениями в первые годы колонизации. За последующими годами частичного восстановления запасов моллюска (2004–2006 гг.) следует новый спад в 2007 г., за которым наблюдается, начиная с 2011 г., устойчивая тенденция роста. К 2018 г. запас анадары в Азовском море достигает 15 млн т.

Обсуждение

Размерно-возрастная представленность моллюсков из первой находки 1989 г. (36 мм, возраст 3+) и следующих двух лет (22–48 мм, возраст от 2+ до 4+) [Чихачёв и др., 1994], позволяют сместить начало интродукции вида в Азовское море на 1986 г. Уже на второй год с момента первого обнаружения *A. kagoshimensis* с нарастающей частотой стала отмечаться в акваториях южного, западного, а затем и восточного районов. К этому моменту моллюск уже сформировал поселения на Кавказском шельфе [Ревков, 2016], а также был зарегистрирован в Керченском проливе [Иванов, Синегуб, 2008]. В 1989 г. в южной части пролива на траверзе Камыш-Бурунской косы вселенец сформировал собственный биоценоз площадью 5 км² [Иванов, Синегуб, 2008]. Наличие потенциального донора пелагических личинок в соседней акватории Керченского пролива, по-видимому, и объясняет быстрое освоение видом южной акватории моря и отсутствие латентного периода, характерного для начальных стадий инвазионных процессов. Для сравнения, в Чёрном море у берегов Кавказа, куда моллюск предположительно проник с балластными водами [Zaitzev, Mamaev, 1997], латентная стадия инвазии заняла десятилетний период [Ревков, 2016]. После первой регистрации ювенильной особи в 1968 г. [Киселёва, 1992], анадара стала регулярно отмечаться в пробах в 1978–1979 гг., а её массовое появление в донных биоценозах Чёрного моря приходится на вторую половину 1980-х гг.

Первая регистрация ранней молодежи анадары (длиной менее 2 мм) в акватории Азовского моря датируется только 1997 г. (численность моллюсков длиной до 1 мм достигала

20 тыс. экз./м²). По-видимому, на первых этапах колонизации бассейна происходил недоучёт молодежи, что могло быть связано с определёнными трудностями в идентификации молодежи нового вида, а также обусловлено объективными причинами несовпадения съёмки с моментом оседания спата и его низкой плотностью. Возможная ошибка в определении численности моллюска, связанная с недоучетом его ранней молодежи, несомненно, влияет на приводимые нами (см. рис. 5) показатели численности анадары в период до 1997 г. (в сторону их занижения). Однако, эта ошибка не столь существенна в оценке распределения биомассы и определении самих районов массового развития моллюсков на начальном этапе колонизации, поскольку реальная картина пространственного освоения акватории Азовского моря вселенцем определяется не столько обнаружением недавно осевшей молодежи, сколько возможностью этой молодежи «закрепиться» на новом месте с образованием взрослых поселений вида. Последние же уверенно диагностировались начиная с 1989 г. Вместе с тем, эта первая регистрация высокой плотности спата надёжно свидетельствует о натурализации вида в новом бассейне.

Закрепившись в конце 1990-х гг. на юго-западном участке Азовского моря, в последующие годы анадара продолжала осваивать бассейн условно по двум направлениям – северному (вдоль Арабатской стрелки – к северному побережью Азовского моря, и вдоль него – в направлении Таганрогского залива), и восточному (Темрюкский залив и вдоль восточного побережья Азовского моря – в направлении к Таганрогскому заливу) (рис. 8). В 2005 г. моллюск был отмечен уже во всех районах собственно моря, что дало основание говорить о фактическом завершении его колонизации [Анистратенко, Халиман, 2006].

На рисунке 9 показана скорость расселения моллюска в Азовском море. Отметим, что в 1990–1999 гг. этот показатель в среднем составлял 0.9 тыс. км²/год при максимальном значении 1.6 тыс. км²/год, в 2001–2002 гг. он резко увеличился и уже достигал 4.0–7.5 тыс. км²/год.

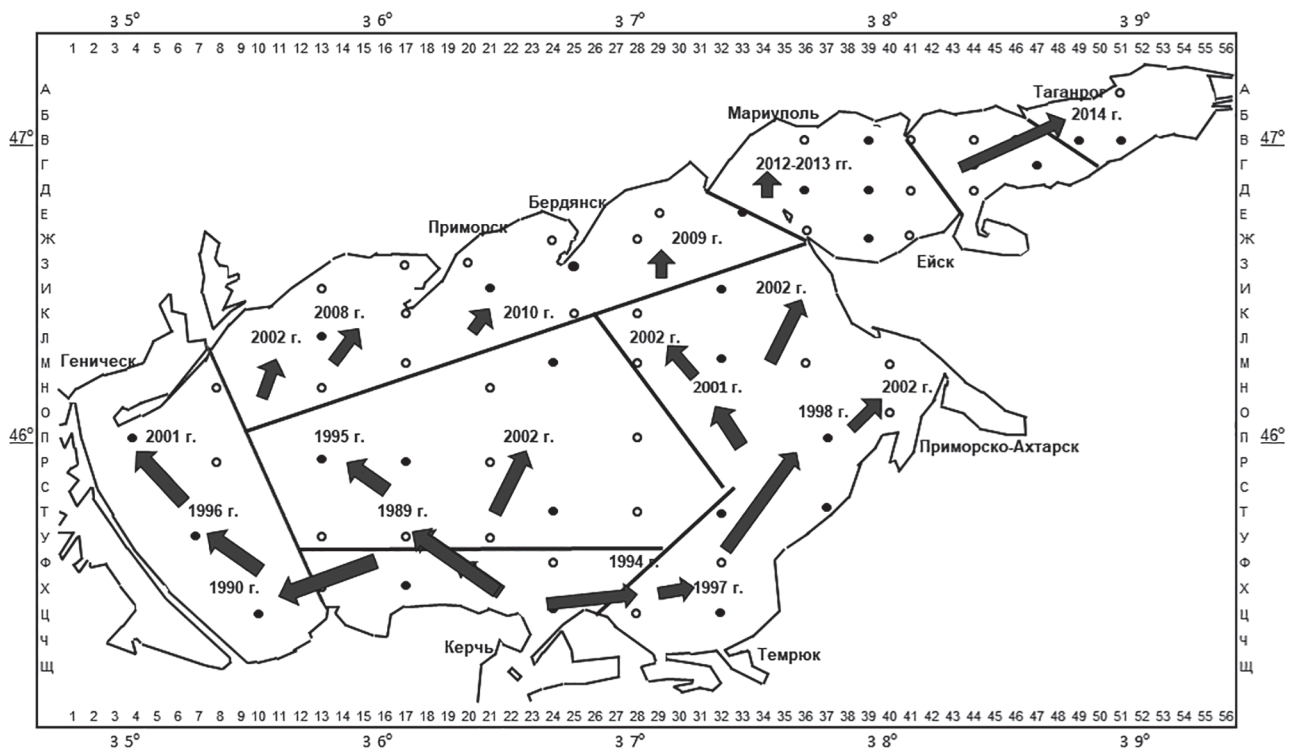


Рис. 8. Основные направления освоения *Anadara kagoshimensis* Азовского моря. Стрелками указана последовательность регистрации моллюска.

Несомненно, что на первых этапах сдерживающим фактором колонизации анадарой азовоморского бассейна могло стать фактически параллельное (в 1988 г.) появление здесь зоопланктофага *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 [Мирзоян и др., 2000], который

мог повлиять на интенсивность оседания личинок моллюсков и их пространственное распределение. Это было показано на примере аборигенных видов [Студеникина, Фроленко, 2000]. Однако, подобное влияние, по-видимому, не стало критическим для

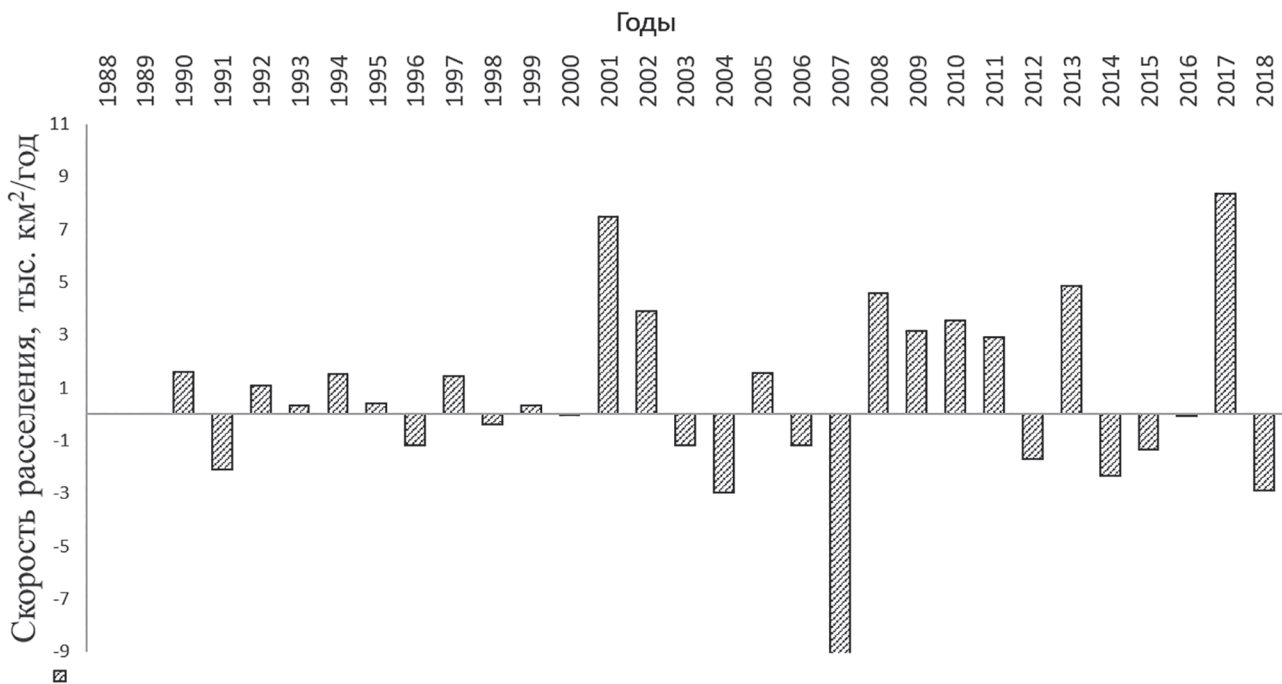


Рис. 9. Скорость расселения *Anadara kagoshimensis* (тыс. км²/год) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

успешного развития (рис. 4, 6, 7, 9) азово-морской популяции анадары. В дальнейшем, в начале 2000-х гг. появление в Азовском море другого хищника, специализирующегося на питании мнемииопсисом – гребневика *Beroe ovata* Bruguière, 1789, привело к снижению биомассы *M. leidy* [Мирзоян и др., 2000] и совпало с регистрируемым нами «всплеском» в расселении анадары (см. рис. 9). Тогда же в популяции значительно возросла частота встречаемости ранней молодки моллюска (до 1 см) – с 5–7% (1997–1999 гг.) до 29–55% (2000–2002 гг.).

Проверка корреляционных связей между количественными показателями развития мнемииопсиса (общий запас мнемииопсиса в Азовском море) и площадью ареала анадары показала присутствие отрицательной корреляции между этими параметрами на среднем уровне (-0.50 ; $p=0.017$).

Возможное влияние на динамику спата анадары со стороны гребневиков указывалось ранее для Чёрного моря. Так появление *B. ovata*, питающегося *M. leidy*, привело к снятию пелагического пресса на личинок анадары и их массовому оседанию у берегов Кавказа в 1999 г. [Кучерук и др., 2002].

С 2003 г. популяция *A. kagoshimensis* вступает в фазу депрессии, которая постепенно развивается и достигает своего максимума в 2007 г. Её первые признаки проявляются в сокращении ареала моллюска и резком снижении удельной биомассы и абсолютных запасов. В разгар депрессии ареал ограничивается прикерченской акваторией, а площадь

поселений оказывается минимальной за весь период наблюдений (анадара отмечена всего на трёх из 222 станций).

Само развитие и максимум депрессии поселений приходится на период распреснения Азовского моря (рис. 10). Анализ показал наличие высокой положительной корреляции (0.77 ; $p=0.00003$) между изменениями ареала анадары и солёности Азовского моря, и положительной связи среднего уровня (0.57 ; $p=0.006$) между солёностью и запасом этого моллюска.

Южный район моря, где солёность в период распреснения не опускалась ниже 10.05‰ (при распреснении моря в среднем до 9.29‰), очевидно выполнял роль рефугиума, обеспечив выживание и сохранение репродуктивных возможностей популяции. Здесь, даже в критическом для популяции 2007 г. на одной из трёх станций была обнаружена молодка анадары размером 1–2 мм в количестве 1700 экз./м².

Подобные рефугиумы, очевидно, существовали и в других частях моря, о чём свидетельствуют данные размерно-частотного распределения моллюсков на начальном этапе восстановления популяции (рис. 11). При абсолютном преобладании (до 94%) сегментов и особей 2–3-го года жизни (до 25 мм) в популяции присутствуют крупные экземпляры старших возрастных групп (35–43 мм, возраст 3+ и 4+). Такие особи, генераций 2004–2006 гг., отмечены, помимо южного, в западном, центральном и северном районах моря. Этот сохранившийся потенциал позво-

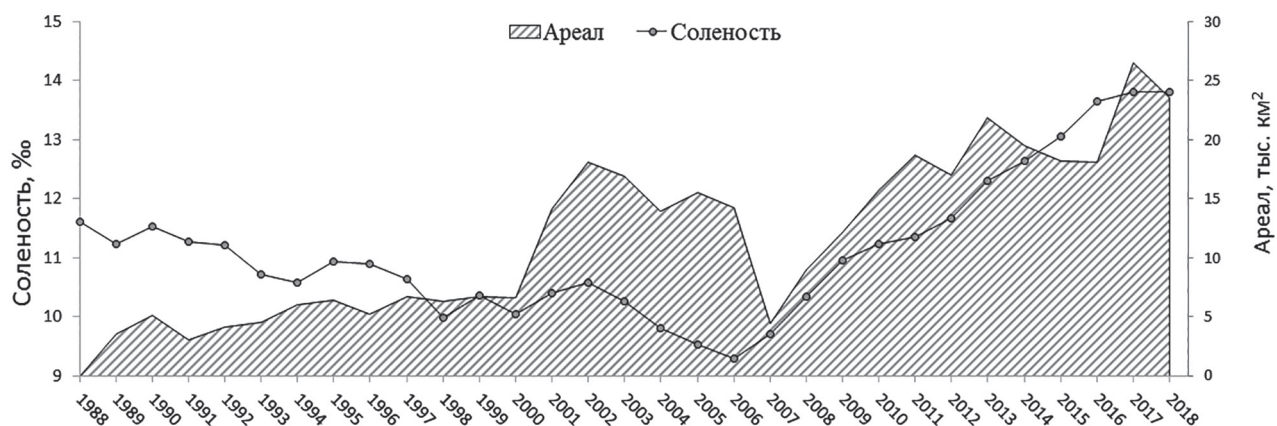


Рис. 10. Динамика солёности (‰) и ареала *Anadara kagoshimensis* (тыс. км²/год) в Азовском море в период с 1989 по 2018 г.

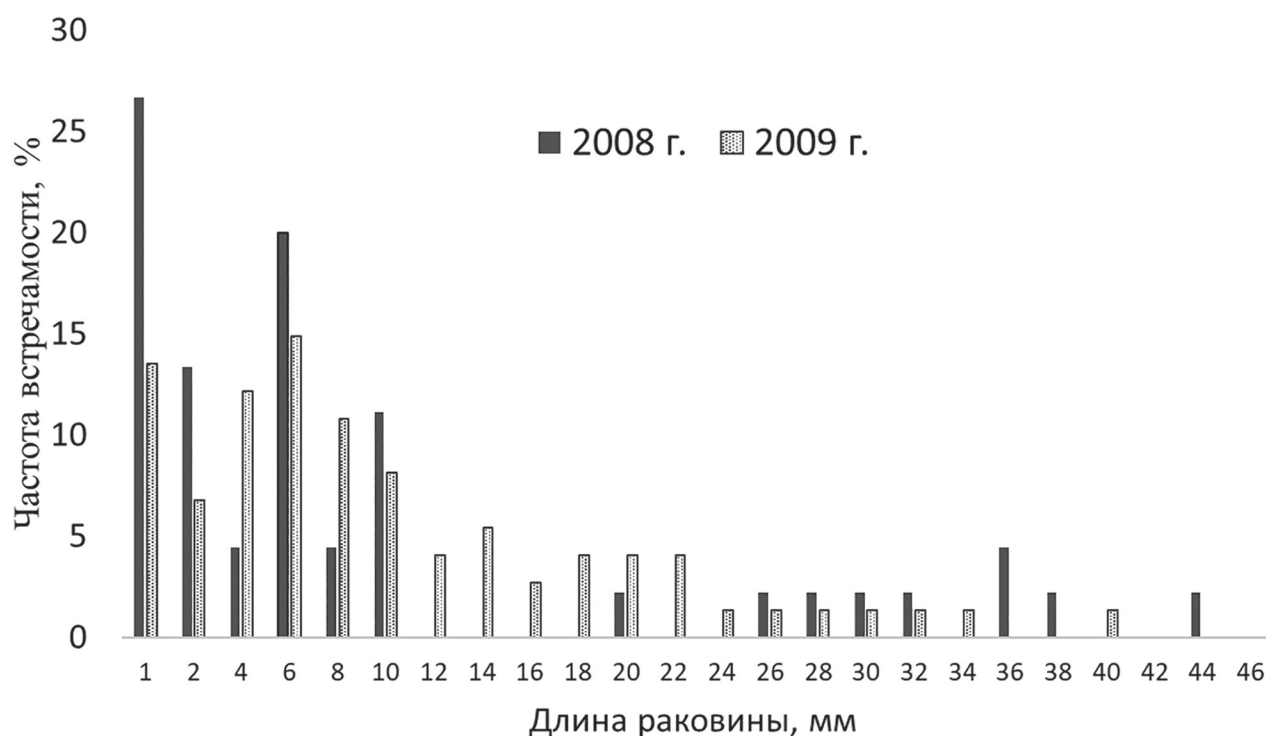


Рис. 11. Размерный ряд *Anadara kagoshimensis* в Азовском море в 2008 и 2009 гг.

лил в дальнейшем *A. kagoshimensis* быстро восстановить утраченные позиции и начать вторую волну экспансии, пик которой в настоящее время ещё не пройден.

Таким образом, в процессе колонизации *A. kagoshimensis* Азовского моря можно выделить несколько ключевых периодов. Первый – интродукция, натурализация и закрепление в новом водоёме. Этот период занял временной промежуток с 1986 по 2000 г. За ним с 2001 по 2002 г. следует первая волна экспансии, когда моллюск резко увеличивает ареал и количественные показатели. Далее наблюдается пятилетняя депрессия (2003–2007 гг.), восстановление популяции (2008–2012 гг.) и вторая волна экспансии (2013–2018 гг.).

Заключение

Анадара – один из наиболее успешных вселенцев в Азовское море. Как эврибионтный вид, она фактически полностью соответствовала требованиям, предъявляемым к вселенцам в Азовское море: «Вид, вселяющийся в Азовское море, должен быть одновременно эвритермным, эвригалинным и стенобатно-мелководным, т. е. эвритопным» [цит. по: В.П. Воробьёв, 1949; с. 18]. Эти особенности,

наряду с высоким биотическим потенциалом, обеспечили вселенцу выживание и натурализацию даже в неблагоприятных условиях снижения солёности и высокого пресса хищничества гребневика мнемнопсиса. Оценённый по максимальной скорости расселения потенциал освоения новых акваторий (8.3 тыс. км²/год) при благоприятных внешних факторах позволил бы виду освоить акваторию всего Азовского моря в течение первых пяти лет после натурализации. Однако в действительности этого не произошло. Очевидно, решающим фактором, определившим ход инвазионного процесса, оказалась солёность.

Результаты анализа многолетней динамики количественного развития анадары указывают на продолжающийся процесс освоения данным видом Азовского моря. В настоящее время её поселения отмечены уже по всему Азовскому морю, включая отдельные участки наиболее распреснённой зоны Таганрогского залива. Продолжается увеличение удельной биомассы и общего запаса моллюска.

Несомненно, что отмеченная в последние годы устойчивая положительная динамика экспансии моллюска связана с ростом солёности Азовского моря, и судьба вида будет

зависеть от её дальнейших колебаний. В случае увеличения пресноводного стока следует ожидать как сокращение поселений анадары на наиболее распреснённых участках, так и стабильное сохранение её поселений в «причерноморском» рефугиуме юго-западного участка Азовского моря.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории гидрологии Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») за предоставленные материалы по гидрологическим и гидрохимическим показателям воды, а также глубоко признательны рецензенту за внимательное прочтение рукописи, конструктивную критику и замечания, которые позволили значительно улучшить работу.

Финансирование работы

Исследование выполнено в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» по теме № 076-00005-20-02 и ФГБУН ИМБИ по теме № АА-АА-А18-118020890074-2.

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

- Андреев Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Особенности реорганизации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) в условиях экспериментального голодания // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 3. С. 15–24.
- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. № 6. С. 505–511.
- Воробьев В.П. Бентос Азовского моря. Симферополь: Крымиздат, 1949. 190 с.
- Иванов Д.А., Синегуб И.А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона: Материалы III Междунар. конф. (10–11 октября 2007 г.). Керчь, 2008. С. 45–51.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // В кн.: Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наук. Думка, 1992. С. 84–99.
- Кучерук Н.В., Басин А.Б., Котов А.В., Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов северокавказского побережья Чёрного моря: многолетняя динамика сообществ // В кн.: Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря / Под ред. А.Г. Зацепина, М.В. Флинта. М.: Наука, 2002. С. 289–297.
- Лутаенко К.А. Ожидаемые фаунистические изменения в бассейне Японского моря: влияние климата и уровня моря на распределение двустворчатых моллюсков // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. 1999. Вып. 3. С. 38–64.
- Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне / Сборник научно-методических работ, под редакцией С.П. Воловика и И.Г. Корпаковой. Краснодар: ФГУП «АзНИИРХ», 2005. 352 с.
- Мирзоян З.А., Воловик С.П., Корниенко Г.Г., Дудкин С.И., Ложичевская Т.В. Биология гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море // В кн.: Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Чёрном морях: биология и последствия вселения / Под ред.: С.П. Воловика. Ростов-н/Д: БКИ, 2000. С. 101–144.
- Ревков Н.К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 2. С. 3–17.
- Ревков Н.К., Щербань С.А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // Экосистемы. 2017. Вып. 9. С. 47–56.
- Солдатов А.А., Андреев Т.И., Головина И.В., Столбов А.Я. Особенности организации тканевого метаболизма у моллюсков с различной толерантностью к внешней гипоксии // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2010. Т. 46. № 4. С. 284–290.
- Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г. Моллюски. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросяна, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 260–266.
- Студеникина Е.И., Фроленко Л.Н. Оценка влияния гребневика на донные биоценозы // В кн.: Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Чёрном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д: БКИ, 2000. С. 208–223.
- Фомичёва А.И., Фроленко Л.Н. Состояние биоценоза моллюска-вселенца *Cunearca cornea* (*Scapharca inaequivalvis*) в Азовском море // Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсов: пути решения: Сборник научных трудов Всероссийской конференции. Ульяновск, 2007. С. 2003–2004.

- Фроленко Л.Н., Бирюкова А.А., Саенко Е.М. Биологическая и биохимическая характеристика популяции кунарки (*Cunearca cornea*) в Азовском море // Тез. докл. по биологич. ресурсам окраинных и внутренних морей России. М.: ВНИРО, 2000. С. 159–160.
- Фроленко Л.Н., Двинянинова О.В. Формирование биоценоза вселенца кунарки *Cunearca cornea* в Азовском море // В кн.: Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна: Сборник трудов АЗНИРХ. Ростов-на-Дону, 1998. С. 115–118.
- Фроленко Л.Н., Мальцева О.С. О сообществе *Anadara* в Азовском море // В кн.: Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы азово-черноморского региона. Керчь: Керченский филиал («ЮгНИРО») федерального государственного бюджетного научного учреждения «Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства», 2017. С. 99–103.
- Чихачёв А.С., Фроленко Л.Н., Реков Ю.И. Новый вселенец в Азовское море. Рыбное хозяйство. 1994. Т. 3. С. 40–45.
- Ghisotti F. *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve), ospite nuova del Mediterraneo // Conchiglie. 1973. Vol. 9. No. 3–4. 68 p.
- Gofas S., Zenetos A. Exotic molluscs in the Mediterranean basin: Current status and perspectives // Oceanography and Marine Biology: An annual Review. 2003. Vol. 41. P. 237–277.
- Hammer Ø. Paleontological Statistics, Version 2.17. Reference Manual. Natural History Museum, university of Oslo. 2012. 229 p.
- Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘Worst Invasives’ and their impact // Mediterranean Marine Science. 2006. Vol. 7. No. 1. С. 87–118.
- Tokunaga S. Fossils from the environs of Tokyo // Journal of the College of Science Imperial University of Tokyo. 1906. Vol. 21. No. 2. P. 1–96.
- Zaitzev Yu., Mamaev V. Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Decline. 1997. Black Sea Envir. Ser. No. 3. 208 p.
- Zenetos A. et al. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union’s Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution // Mediterranean marine science. 2010. Vol. 11. No. 2. 381 p.

THE EXPANSION OF THE BIVALVE *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) IN THE SEA OF AZOV

© 2020 Zhivoglyadova L.A.^{a, *}, Revkov N.K.^{b, **}, Frolenko L.N.^{a, ***}, Afanasyev D.F.^{a, ****}

^a Azov-Black Sea Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“AzNIIRH”), Rostov-on-Don 344002, Russia

^b A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol 299011, Russia
e-mail: *l.zhivoglyadova@mail.ru, **nrevkov@yandex.ru; ***gidrobiont.az@yandex.ru, **** dafanas@mail.ru

The dispersion of the Asian bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Sea of Azov continues for more than 30 years. The study of the expansion of *A. kagoshimensis* is based on the materials of annual bottom grab surveys performed in the Sea of Azov in 1989–2018. The process of dispersion of the mollusk is considered through the changes of the range area, the indicators of abundance (specific abundance, biomass, total stock) and the structure of the population. The main stages of the invasion process are highlighted and discussed. The influence of various environmental factors on the distribution and quantitative indicators of the development of the mollusk population is estimated. It is shown that salinity is the key factor determining the expansion of the mollusk in the Sea of Azov.

Key words: Bivalvia, Arcidae, alien species, biological invasion.