

УДК 594.1:574.625 (262.5)

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* В ЧЕРНОМ МОРЕ

Ревков Н. К., Щербань С. А.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия,
nrevkov@yandex.ru, Shcherbansa@yandex.ru

Представлена информация по распространению, размножению, аллометрии раковины, возрастным, ростовым и физиолого-биохимическим особенностям *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), являющейся недавним вселенцем в бассейн Черного моря.

Ключевые слова: *Anadara kagoshimensis*, вид-вселенец, рост, размножение, аллометрия раковины, физиолого-биохимические особенности, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) относится к одной из наиболее массовых групп двустворчатых моллюсков (сем. Arcidae), имеющих большое экономическое значение в странах Индо-Пацифики (Broom, 1985; Kim, Kang, 1987; Narasimham, 1988). С момента первого обнаружения в Черном море в 1968 году (Киселева, 1992) рассматриваемый вид описывался под различными именами: *Anadara* sp. (Маринов и др., 1983; Нгуен Суан Ли, 1984), *Cunearca cornea* (Reeve, 1844) (Кънева-Абаджиева, Маринов, 1984; Золотарев, Золотарев, 1987; Маринов, 1990; Иванов, 1991; Киселева, 1992), *Scapharca inaequalvis* (Bruguère, 1789); Gomoiu, 1984), *Anadara inaequalvis* (Bruguère, 1789) (Ревков и др., 2002, 2004; Occhipinti-Ambrogi, Savini, 2003; Anistratenko et al., 2014 и др.). Последнее название широко использовалось вплоть до 2010 года, когда данный вид был отнесен к *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Huber, 2010) с последующим подтверждением данной диагностики на генетическом уровне (Krapal et al., 2014).

Целью настоящей работы является обзор информации по распространению, аллометрии раковины, размножению, возрастным, ростовым и физиолого-биохимическим особенностям *A. kagoshimensis* в бассейне Черного моря. Работа основана на литературных и собственных (опубликованных и неопубликованных) данных авторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности распространения. *A. kagoshimensis* относится к тепловодным формам моллюсков (Лутаенко, 1999); широко распространена в Индо-Пацифике: от Индии и Шри-Ланка до Индонезии и от Японии до северного побережья Австралии (Poutiers, 1998). Ее появление в Черном море связывают с судоходством, вызвавшим случайный занос личинок с балластными водами (Zaitsev, Mamaev, 1997; Шиганова, 2009) из умеренных широт северной части Тихого океана (Zenetos et al., 2010).

Достаточно подробно схема освоения Азово-Черноморского бассейна и особенности количественного развития *A. kagoshimensis* представлены в работе Н. К. Ревкова (2016). Отмечена этапность данного процесса. После первого обнаружения у берегов Кавказа в 1968 году (Киселева, 1992) ее массовые поселения у западных и восточных берегов Черного моря появились только в 1980-х годах (Маринов и др., 1983; Gomoiu, 1984; Золотарев В., Золотарев П., 1987; Маринов, 1990; Киселева, 1992; Иванов, Синегуб, 2008 и др.), в 1990-х годах – у берегов Турции (Sahin et al., 2009).

Первые находки *A. kagoshimensis* у берегов Крыма датируются концом 1990-х – началом 2000-х годов (Ревков и др., 2002, 2004). Однако довольно быстро из малозаметного вселенца уже к 2013 году на ряде участков Крымского шельфа она превратилась в одну из руководящих

форм бентоса со средней плотностью и биомассой до 83 экз./м² (max. 328) и 82 г/м² (max. 374) (Ревков, 2015).

Отмеченное запаздывание (приблизительно 20–25 лет) появления анадары на крымском и анатолийском участках черноморского шельфа при наличии уже сложившихся ее поселений на западном и восточном побережье Черного моря объясняется существованием гидрологических барьеров, препятствующих свободному вдольбереговому переносу планктонных личинок (Ревков, 2016).

На волну колонизации бассейна 1980-х годов приходится известный абсолютный максимум сырой биомассы анадары на западном участке шельфа – 4280 г/м² (Золотарев В., Золотарев П., 1987). Подобные «всплески» развития других видов-вселенцев на начальном этапе освоения ими акватории Черного моря известны (*Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 в 1988 году, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в начале 1950-х годов) (Заика и др., 2010) и могут быть отнесены к рангу биологических закономерностей.

Межгодовые и многолетние изменения количественного развития анадары связывают с биотическими взаимодействиями между аллохтонными и автохтонными видами (Chikina, Kucheruk, 2005) и изменениями трофического статуса как отдельных акваторий, так и Черного моря в целом (Ревков, 2016). Анализ динамики численности и биомассы позволил прийти к заключению о фактической реализации *A. kagoshimensis* в условиях Черного моря своего биотического потенциала на западном и восточном участках шельфа (Ревков, 2016).

В Черном море анадара образует поселения на заиленных грунтах (Zaitsev, Mamaev, 1997) в диапазоне глубин от 3 (Sahin et al., 2009) до 40–45 (Маринов, 1990; Ревков, 2015) и 60 м (юго-восточный участок шельфа) (Sahin et al., 2009). В фаунистическом плане у открытых берегов Крыма ее следует отнести к донному комплексу видов мидийного пояса бентали (Ревков и др., 2015), в котором она тяготеет к другому доминанту – двустворчатому моллюску *Pitar rudis*, входя в состав формируемого им сообщества (Ревков, 2015), или образует с ним смешанный биоценоз (Феодосийский залив, глубина 28–34 м) (Болтачева и др., 2011). У берегов Кавказа на глубине 20–30 м анадара формирует собственный биоценоз (Чикина, 2009); в Варненской бухте на заиленных песках на глубине 7 м выступает кодоминантом в сообществе *Upogebia pusilla* + *Tellina tenuis* (Trajanova et al., 2011); на Филлофорном поле Зернова (северо-западный шельф Черного моря) на глубинах 14–49 м она встречена в составе биоценотического комплекса *Mytilus galloprovincialis* (Ревков, 2015).

В бассейне Средиземного моря *A. kagoshimensis* отнесена к локально инвазивной группе видов (Gofas, Zenetos, 2003; Zenetos et al., 2010). Однако для Черного и Азовского морей даже при наличии указания на негативное влияние на донные сообщества – вытеснение аборигенных черноморских видов двустворчатых моллюсков, обитающих на мягких грунтах (Анистратенко, Халиман, 2006; Милютин, Вилкова, 2006), – прямых доказательств данного статуса вида пока нет. Пожалуй, в целом ряде случаев следует говорить не о вытеснении, а о «компенсаторном» замещении анадарой аборигенных видов в условиях изменения качества биотопа. Например, именно прогрессирующее заиление донного субстрата у берегов Кавказа на глубине 20–30 м привело к смещению нижней границы обитания псаммофильной хамелеи на меньшие глубины и к ее «компенсаторному» замещению в качестве руководящей формы бентоса на анадуру – более устойчивую к условиям заиления и дефицита кислорода (Chikina, Kucheruk, 2004). Более того, следует отметить положительный эффект развития вида-вселенца, принявшего на себя часть нагрузки по «утилизации» избыточного органического вещества в период экологического кризиса Черноморской экосистемы в 1980–1990-е годы (Ревков, 2016). Избыточность доступной органики на пике общего эвтрофирования Черноморского бассейна (Ревков и др., 2015) и в местах локальных выносов органического вещества в устье Дуная (Gomoiu, 2005; Стадниченко, Золотарев, 2009) и у берегов Кавказа (Чикина, 2009) сыграла положительную роль в закреплении вида-вселенца в структуре местных донных биоценозов.

Наиболее уязвимыми в жизненном цикле анадары, наряду с личиночным развитием, являются первые два года жизни. В этот период моллюски, в силу еще недостаточной прочности створок раковины, являются доступным кормовым объектом рыб-бентофагов

(Чихачев и др., 1994). Крупные особи *A. kagoshimensis* в зонах совместного обитания с другими двустворчатыми моллюсками – *M. galloprovincialis*, *P. rudis* – ввиду массивности створок в меньшей степени потребляются хищной рапаной (Золотарев, Терентьев, 2012; Savini, Occhipinti, 2006) и рыбами (Zaitsev, Mamaev, 1997), получая при этом определенные конкурентные преимущества.

Возраст, рост и особенности строения раковины. Раковина черноморской анадары в различных условиях обитания имеет широкую вариабельность основных морфометрических параметров. Она массивная, тяжелая, вздутая, неравностворчатая (Zenetos et al., 2004). Выпуклость левой створки достоверно выше правой (Жаворонкова, Золотницкий, 2014), и у взрослых моллюсков неравностворчатость обычно выражена в меньшей степени, чем у молоди (Zenetos et al., 2004). По данным Н. Н. Шадрина с соавторами (2005), доля асимметричных особей колеблется от 67 % (выборка моллюсков «живых в море») до 86 % (выборка моллюсков «на пляже») и с ростом моллюсков, как и сама выраженность флуктуирующей асимметрии раковины, увеличивается. По нашим данным, асимметричность створок наиболее выражена в задней части раковины (рис. 1). Вентральная биссусная щель отсутствует. Толщина створок в диапазоне длин раковин – 10–65 мм, колеблется от 0,4 до 3,1 мм (Anistratenko et al., 2014). Лигамент наружный, амфидентный, расположен на треугольной площадке (арея) с шевронообразными бороздками. Ширина ареи под макушкой (у азовоморских форм) – 0,15–0,20 от выпуклости (Чихачев и др., 1994). Число шевронов на арее у черноморских форм – 0–4 (Anistratenko et al., 2014), у форм из Адриатического моря – 1–3 (Лутаенко, 2006). Макушки створок выступающие, слегка смещены к переднему краю. Замочная площадка прямая, ее длина (у азовоморских форм) составляет 0,46–0,59 длины раковины (Чихачев и др., 1994). Замок таксодонтного типа, у моллюсков длиной 10–65 мм состоит из ряда непрерывных однородных зубов в количестве от 27 до 56 (Anistratenko et al., 2014). Зубы замка под макушкой перпендикулярны к краю, а по краям – увеличены и несколько скошены.

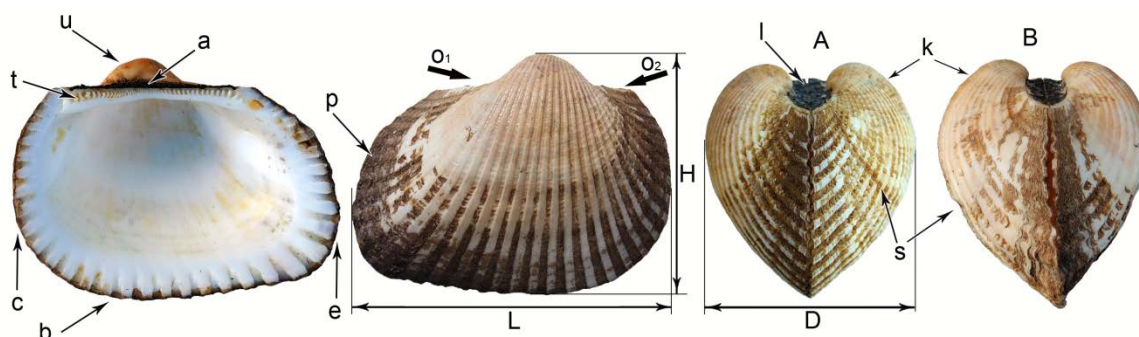


Рис. 1. Раковины *Anadara kagoshimensis* из района юго-восточного Крыма
(б. Двужорная, сборы 2007 года, L=34 мм)

L – длина; H – высота; D – ширина раковины; А – вид раковины спереди; В – вид раковины сзади; o1 и o2 – направление (угол) взгляда соответственно для контуров раковин В и А; а – арея; l – лигамент; с – передний край раковины; е – задний край раковины; b – внутренний вентральный край раковины; t – замочная площадка; u – макушка; p – периостракум; s – сезонное кольцо остановки роста; k – левая створка.

У ювенильных форм *A. kagoshimensis* макушка гладкая, темная. Взрослые формы имеют раковину белого, иногда кремового цвета. Ее скульптура у моллюсков из Черного моря состоит из 30–36 (обычно 34–35) (Anistratenko et al., 2014) или 31–32 (Лутаенко, 2006) радиальных ребер. У моллюсков из Азовского моря их 31–35 (обычно 32–33) (Anistratenko et al., 2014), у форм из Адриатического моря – 30–31 (Лутаенко, 2006). На раковине видны сезонные зоны роста. Внутренний вентральный край раковины сильно зазубрен. Периостракум от темно-коричневого до черного цвета, часто сохраняется только на

вентральных краях раковины. По мнению Н. Л. Финогеновой с соавторами (2012), наиболее информативными параметрами, описывающими особенности морфометрии раковины анадары, являются расстояние от края мантии до края створки, отношение общей длины раковины к длине от переднего края раковины до верхушки, отношение толщины раковины к ее длине и отношение высоты раковины моллюска к ее длине.

Отмечена положительная аллометрия роста раковины в высоту и ширину относительно длины (Пиркова, 2012а; Жаворонкова, Золотницкий, 2014; Бородина, 2015) и слабая отрицательная аллометрия длины и массы моллюсков (Жаворонкова, Золотницкий, 2014). За нерестовый период общий вес моллюсков может снижаться на 27 %. Для 1- и 2-леток доля веса раковины от общего веса составляет соответственно 51 и 53 %, мягких тканей – 11 и 17 %, межстворчатой жидкости – 38 и 30 % (Пиркова, 2012а).

В условиях Черного моря в сравнении с другими акваториями Мирового океана темп роста *A. kagoshimensis* несколько выше (Sahin et al., 2006), что объясняется более благоприятными кормовыми условиями. В толще воды (в подвесных сетях) она растет лучше, чем в донных поселениях (Acarli et al., 2012), и относится к перспективным объектам культивирования (Вялова, 2011; Пиркова, 2012а; Жаворонкова, Золотницкий, 2014). При совместном с тихоокеанскими устрицами *Crassostrea gigas* выращивании в садках (район Голубого залива, Южный берег Крыма) угнетения роста не испытывает (Вялова, 2011).

Модели линейного и весового роста *A. kagoshimensis* в первые три года жизни в подвесных садках у берегов Крыма приведены в работе А. В. Пирковой (2012а). Показано, что максимальный прирост моллюсков отмечен в первый год жизни (1,33 мм/мес.); к трехлетнему возрасту – снижается в два раза (до 0,67 мм/мес.). Близкая скорость роста (1,21 мм/мес.) приводится для моллюсков из Эгейского моря при подращивании в эксперименте до 26,28–30,48 мм (Acarli et al., 2012). Средняя длина анадары в возрасте 3–4 года, определенном по кольцам сезонных задержек роста, в районе дельты Дуная составляет 23,7–29,8 мм (Стадниченко, Золотарев, 2009). Ее линейный прирост в Азовском море за один год в среднем составляет 10 мм (Чихачев и др., 1994).

Максимальный возраст *A. kagoshimensis* (7 лет) зарегистрирован в популяции моллюсков восточной части Анатолийского побережья (Sahin et al., 2009), здесь же отмечена и наибольшая длина черноморских экземпляров – до 85 мм. Последняя величина близка максимальной длине раковины данного вида в нативном ареале Индо-Пацифики – 95 мм (Routiers, 1998) и в Адриатическом море – до 80 мм (Rinaldi, 1985). У берегов Кавказа (Гудаутская банка) длина раковины анадары не превышает 60 мм (Золотарев, Терентьев, 2012), у берегов Болгарии – 60 мм (Маринов, 1990), в Керченском проливе – 65 мм (Анистратенко, Халиман, 2006), наиболее крупные экземпляры в Севастопольской бухте (съёмка 2013 года) достигают 54 мм. В Азовском море максимальный возраст моллюсков оценивается в 5–6 лет при средней длине ~50 мм (Чихачев и др., 1994).

Размножение. Различные аспекты биологии размножения черноморской анадары рассматриваются в ряде работ (Безвушко, 2001; Чикина и др., 2003; Казанкова, 2002, 2003; Sahin et al., 2006; Казанкова, Щуров, 2009; Пиркова, 2012а, 2012б). Ее половое созревание у берегов северного Кавказа начинается на 2–3 году жизни при длине раковины 10 мм (Чикина и др., 2003); у восточных берегов Турции – при 20 мм (Sahin et al., 2006). Соотношение полов в черноморской (у юго-восточных берегов) популяции анадары близко 1:1, что оказывается характерным для большинства представителей рода (Sahin et al., 2006).

С ноября по февраль в развитии гонад самцов и самок наблюдается фаза отдыха (Sahin et al., 2006), и массовый нерест моллюсков происходит летом – с июня по сентябрь при достижении температуры воды более 20 °С (Чикина и др., 2003; Sahin et al., 2006), с возможной пролонгацией до сентября – октября. По данным А. В. Пирковой (2012б), продолжительность развития личинки до стадии трохофоры – 6 часов, велигера – 23 часа. В ее работе дается характеристика замкового края и аллометрии раковины велигера, обращается внимание на наличие между 1 и 2-м продиссоконхом раннего велигера разделительной волнистой линии из гранул как на один из отличительных видовых признаков.

Поздние личинки имеют удлинненно-овальную интенсивно окрашенную красно-коричневую раковину и пигментный глазок (Казанкова, 2002). Зарегистрированы в планктоне у берегов Крыма на горизонте 0–25 м в августе – декабре с пиком численности в сентябре (данные 1999 году по району юго-восточного Крыма (Безвужко, 2001) – октябре (данные 2000–2002 годов по внешнему рейду Севастопольской бухты (Казанкова, 2002) и 2008–2009 годах в бухте Ласпи (Казанкова, Щуров, 2009) и максимальной концентрацией до 997 экз./м³ (Безвужко, 2001).

Физико-биохимические особенности. Известно, что анадара сравнительно легко переносит гипоксию (даже заморы) (Чихачев и др., 1994) и выживает в условиях низких концентраций кислорода в среде – до 0,5 мл/л в течение 5–7 дней (Zaitsev, Mamaev, 1997). Недельный срок возможности нахождения в условиях дефицита кислорода подтверждается благополучной транспортировкой свеживыловленных моллюсков при температуре 0–5 °С (Вялова, 2011). Указанная экологическая толерантность к дефициту кислорода связана с особенностями энергетического обмена анадары. Так, в условиях нормоксии интенсивность потребления кислорода у данного вида в 5–6 раз ниже, чем у массового для Черного моря вида *Mytilus galloprovincialis*, а тканевый метаболизм изначально имеет анаэробную ориентацию, определяющуюся наличием в тканях высокоэффективного анаэробного ферментативного комплекса (Солдатов и др., 2008, 2010; Андреевко и др., 2014). Даже при чрезвычайно низких концентрациях кислорода (насыщение менее 1,2 %) анадара удерживает норму потребления кислорода (Cortesi, Carpene, 1981; De Zwaan et al., 1995).

Устойчивость к аноксии связывают также с наличием в гемолимфе моллюска эритроцитарного гемоглобина (Weber et al., 1990; Morello et al., 2004). Данной теме состояния эритроидных элементов гемолимфы, их морфометрическим и морфо-функциональным характеристикам в аноксических условиях жизнедеятельности моллюска посвящен ряд работ (Vismann, 1993; Новицкая, Солдатов, 2011; Novitskaya, Soldatov, 2013). Показано, что ядерные эритроциты представляют собой узкоспециализированные клетки с высоким содержанием гемоглобина, функционально малоактивным ядром и, как следствие, ограниченным сроком функционирования. Авторы установили, что гемолимфа моллюска не содержит эритроидных элементов на ранних стадиях дифференцировки, что, по их мнению, скорее всего, отражает нерегулярность эритропоэтических процессов и значительную продолжительность жизни эритроцитов у данного вида. В цитоплазме эритроцитов анадары отмечены крупные базофильные зернистые включения (Новицкая, Солдатов, 2011). Последние присутствуют и у некоторых других морских беспозвоночных, однако их роль пока не ясна.

Особенности пластического роста и обмена черноморской анадары вплоть до 2007 года не исследовались. Особую роль в оценке данного процесса имеет использование основных биохимических параметров и индексов. К таковым относятся величины содержания суммарных фракций рибонуклеиновых кислот (РНК), принимающих непосредственное участие в тканевом биосинтезе, содержание белка, ростовой индекс (индекс мощности синтеза протеина) – РНК/ДНК и ряд других параметров (Shcherban, 2013). У моллюсков длиной 14–28 мм, собранных с коллекторных установок устричной фермы на мысе Кикинейз (Южный берег Крыма), наиболее высокая активность синтеза белка была свойственна жабрам и мантии; содержание суммарной РНК соответственно 12,37–16,06 и 14,46–16,32 мкг/мг сухой ткани; величина ростовых индексов РНК/ДНК – соответственно 6,9 и 8,1. У всех исследуемых групп отмечен стабильно низкий уровень биосинтеза в ткани ноги, со значениями индекса в диапазоне 4,3–4,9 (Щербань 2010, 2014). Интенсивность синтеза здесь ниже, чем в жабрах в 2,2–3,0 раза; чем в гепатопанкреасе – в среднем в 2,2 раза.

К настоящему моменту имеются результаты исследований антиоксидантной системы, углеводного, белкового и энергетического обмена в тканях моллюсков, обитающих в природной среде, а также в эксперименте при дефиците пищи и аноксии (Андреевко и др., 2009; Щербань, 2010; Shcherban, 2012; Щербань, 2014; Головина и др., 2016). Содержание низкомолекулярных биоантиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в исследованных тканях моллюска специфически сбалансированы (Головина и др., 2016). В условиях голодания происходит использование аминокислот как источника энергии по пути

фумаратредуктазной и сукцинаттиокиназной реакций, которые позволяют дополнительно получать гликолитические метаболиты (Андреенко и др., 2009). При этом донором аминокислот выступает гепатопанкреас, в котором, в отличие от других тканей, депривация пищи вызывает значительный рост активности катепсина D.

В условиях дефицита пищи и аноксии процессы белкового синтеза в гепатопанкреасе, жабрах и ноге моллюсков протекают разнонаправленно (Shcherban, 2012). Так, в жаберной ткани при дефиците пищи тенденция к повышению либо к снижению уровня белкового синтеза не отмечалась. В гепатопанкреасе при этих же условиях уровень синтеза возрастал в 1,3 раза. Анаболическая активность тканевых структур ноги анадары оказалась в среднем в 1,3 раза ниже, в сравнении с моллюсками, находящимися в условиях нормы. В условиях аноксии анаболическая активность жабр и гепатопанкреаса снижается и активируются процессы белкового катаболизма. Метаболические процессы в гепатопанкреасе ориентированы на продукцию аминокислот: опытная величина АК пула составляла максимум $435,0 \pm 40,1$ нг/мг (Солдатов и др., 2008). Ткань ноги анадары характеризуется активными процессами белкового обмена: стимуляцией синтеза РНК и увеличением аминокислотного пула на фоне процессов распада белка (Shcherban, 2012), а также высоким уровнем антиоксидантной защиты, значительную роль в которой играет низкомолекулярное звено (глутатион и каротиноиды) (Головина и др., 2016).

За последние 7–8 лет особое внимание при изучении этого вида уделялось определению и идентификации пигментного состава тканей (каротиноидов) как важного элемента антиоксидантной системы вида в целом. В работах отмечается способность этой группы соединений замедлять рост некоторых злокачественных образований (Поспелова, Нехорошев, 2003; Маока et al., 2007). Структура каротиноидов морского генезиса существенно отличается от таковой у наземных организмов. В их состав входят практически все химически известные типы связей (Карнаухов, 1988), что дает им способность нейтрализовывать активные формы кислорода и свободные радикалы.

Качественная и количественная характеристики каротиноидного состава тканей черноморской анадары в сравнении с другими близкородственными видами двустворчатых моллюсков приводятся в работах А. В. Бородиной (Бородина и др., 2009; Бородина, Солдатов, 2014). Авторами изучена сезонная динамика суммарных каротиноидов в жабрах, гепатопанкреасе, ноге и остаточном гомогенате. Показано, что основная масса каротиноидов у анадары сосредоточена в ноге (45,8%), что отличает ее от других видов двустворчатых моллюсков – в гепатопанкреасе (14,0%); в остальных тканях содержание каротиноидов в 2,2–3,2 раза ниже (Бородина и др., 2009). Позднее было установлено, что на накопление и распределение суммарных каротиноидов значительно влияет созревание гонад, что приводит к различным зависимостям между их содержанием и длиной раковины (Бородина, 2015). По результатам хроматографии идентифицированы 5 основных фракций каротиноидов и их изомеры. Доминирующими фракциями являются изомеры пектенолона, аллоксантин и эфиры диатоксантина (около 80%). В сравнении с дальневосточными видами этого рода у черноморской популяции впервые выявлены зеаксантин и стереоизомеры пектенолона. Последние особо значимы, поскольку по химическому строению пектенолон наиболее близок к астаксантину – одному из самых сильных природных антиоксидантов. В целом, уровень каротиноидов у *A. kagoshimensis* близок или чуть выше, чем у других представителей рода (Бородина и др., 2009; Бородина, Солдатов, 2014).

К сожалению, роль анадары в экономике стран Азово-Черноморского региона крайне незначительна и сводится к кустарному декоративному промыслу и использованию местным населением в качестве экзотического объекта питания. В последнее время на *A. kagoshimensis* обратили внимание как на один из возможных индикаторов состояния среды. По результатам многолетних исследований в 2006 году был получен патент на изобретение «Способ оценки экологического состояния прибрежных экосистем» RU 2518227 C2 (Колючкина, Исмаилова, 2006). В его основе лежит использование морфофункциональных характеристик анадары (показателей содержания АТФ в гемоцитах, концентрации гемоцитов в гемолимфе, уровня гистопатологий) для оценки экологического благополучия прибрежных донных экосистем.

Чем меньше концентрация АТФ, гемоцитов и выше уровень гистопатологий, тем менее благополучна ситуация в донной экосистеме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Следует признать, что высокая конкурентоспособность и успех освоения *A. kagoshimensis* Азово-Черноморского бассейна во многом определяются особенностями адаптации данного вида к экстремальным условиям обитания (недостатку кислорода, дефициту пищи). Изучению этих адаптаций и их материальных носителей в настоящее время посвящена большая часть работ в области экспериментальной физиологии и биохимии вида.

Известные на сегодня данные по современному состоянию поселений, биологии и физиолого-биохимическим параметрам жизнедеятельности анадары позволяют рассматривать данный вид как уже состоявшийся и значимый элемент черноморской экосистемы, имеющий перспективы стать объектом культивирования и промышленного использования. Еще предстоит дать оценку роли и места анадары в современной структуре бентосных сообществ, вкладе ее популяции в основные потоки вещества и энергии, однако уже сейчас можно говорить об эффекте усиления биофильтрационного пояса бентали черноморского шельфа за счет нового вида-вселенца.

Список литературы

- Анистратенко В. В., Халиман И. А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalvis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 6. – С. 505–511.
- Андреев Т. И., Солдатов А. А., Головина И. В. Особенности реорганизации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1789) в условиях экспериментального голодания // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. VIII, № 3. – С. 15–24.
- Андреев Т. И., Солдатов А. А., Головина И. В. Особенности организации тканевого метаболизма у *Anadara inaequalvis* (заключительные аспекты) // Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – С. 207–216.
- Безвужко А. И. Видовой состав и сезонная динамика меропланктона района Карадагского природного заповедника (Черное море) // Экология моря. – 2001. – Т. 56. – С. 23–26.
- Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Мазлумян С. А. Макрозообентос Феодосийского залива // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 163–169.
- Бородина А. В. Накопление каротиноидов и аллометрический рост моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: материалы Международной научной конференции (ФГБНУ «АзНИИРХ» Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г.). – Ростов-на-Дону. – 2015. – С. 53–57.
- Бородина А. В., Нехорошев М. В., Солдатов А. А. Особенности состава каротиноидов тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* // Доп. НАН Украины. – 2009, № 5. – С. 186–190.
- Бородина А. В., Солдатов А. А. Сезонная динамика содержания и состава каротиноидов в тканях *Anadara inaequalvis* // Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – С. 142–153.
- Вялова О. Ю. Ростовые, морфометрические и биохимические характеристики анадары *Anadara inaequalvis* в Черном море (акватория Голубого Залива, ЮБК) // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 189–192.
- Головина И. В., Гостюхина О. Л., Андреев Т. И. Особенности метаболизма в тканях моллюска-вселенца в Черном море *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Bivalvia: Arcidae) // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – № 1. – С. 53–66.
- Жаворонкова А. М., Золотницкий А. П. Характеристика аллометрического роста двустворчатого моллюска анадары (*Anadara inaequalvis*) Керченского пролива // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 128–133.
- Заика В. Е., Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А. Вселенцы в донной макрофауне Черного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, №1. – С. 5–22.
- Золотарев В. Н., Золотарев П. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Черного моря // Докл. АН СССР. – 1987. – Т. 297, № 2. – С. 501–503.
- Золотарев П. Н., Терентьев А. С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. – 2012. – Т. 52, № 2. – С. 251–257.
- Иванов Д. А. Аутоакклиматизация промыслового двустворчатого моллюска *Cunearca cornea* в Керченском проливе // Биология моря. – 1991. – № 5. – С. 95–98.

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 Международной конференции. (г. Керчь, 10–11 октября 2007). – Керчь. – 2008. – С. 45–51.

Казанкова И. И. Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты (Черное море) // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 59–63.

Казанкова И. И. Личинки *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) и других двустворок в планктоне Севастопольского взморья // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственная смертность фауны: Тез. докл. междунар. конф. (г. Азов, 15–18 июня 2003 г.). – Ростов на Дону. – 2003. – С. 90–91.

Казанкова И. И., Щуров С. В. Сезонная и годовая скорость оседания мидии, митилястера и анадары в прибрежных водах юго-западного Крыма // Системы контроля окружающей среды. – Севастополь. – 2009. – С. 398–400.

Карнаухов В. Н. Биологические функции каротиноидов. – М.: Наука, 1988. – 240 с.

Киселева М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 84–99.

Кънева-Абаджиева В., Маринов Т. Нов вид мида за Черно море *Cunearca cornea* (Reeve) // Природа (Болгария). – 1984. – № 1. – С. 63–64.

Колочкина Г. А., Исмаилова А. Д. Патент на изобретение «Способ оценки экологического состояния прибрежных экосистем». – RU 2518227 2006. – С. 2–7.

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.

Лутаенко К. А. К фауне двустворчатых моллюсков подсемейства Anadarinae (Arcidae) южной Индии // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. – 2006. – Вып. 10. – С. 102–121.

Маринов Т. М. Зообентос Болгарского сектора Черного моря. – София: Изд-во Болгарской академии наук, 1990. – 195 с.

Маринов Т., Стойков Ст., Барек М. Зообентосът от сублиторального пясъчно и тинесто дъно на Варненския залив // Изв. Ин-та рибни ресурси. Варна. – 1983. – Т. 20. – С. 109–133.

Милютин Д. М., Вилкова О. Ю. Черноморские моллюски-вселенцы рапана и анадара: современное состояние популяций и динамика запасов // Рыбное хозяйство. – 2006. – № 4. – С. 50–53.

Нгуен Суан Ли. Качествен състав и количествено разпределение на зообентоса в Бургаския залив // Дисс. ... канд. биол. наук. Варна, 1984. – ИРР. – 177 с.

Новицкая В. Н., Солдатов А. А. Эритроидные элементы гемолимфы *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) в условиях экспериментальной аноксии: функциональные и морфометрические характеристики // Морской экологический журнал. – 2011. – Т. 10, № 1. – С. 56–64.

Пиркова А. В. Рост двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* (Bivalvia) в Черном море при садковом выращивании // Материалы VII Междунар. конф. «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона» (Керчь: ЮгНИРО, 20–23 июня 2012 г.). – Керчь. – 2012а. – Т. 2. – С. 73–78.

Пиркова А. В. Мейоз, эмбриональное и личиночное развитие *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) из Черного моря // Вестник Зоологии. – 2012b. – Т. 46, № 1. – С. 45–50.

Поспелова Н. В., Нехорошев М. В. Содержание каротиноидов в системе «взвешенное вещество – мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) – биоотложения мидий» // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 62–66.

Ревков Н. К. Недавний вселенец и перспективный объект аквакультуры в Черном море двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906): особенности развития поселений у берегов Крыма // Материалы VIII Всес. конф. по пром. беспозвоночным (Калининград, 2–5 сент. 2015 г.). – Калининград. – 2015. – С. 254–257.

Ревков Н. К. Особенности колонизации Черного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 2. – С. 3–17.

Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Николаенко Т. В., Колесникова Е. А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Черного моря // Океанология. – 2002. – Т. 42, № 4. – С. 561–571.

Ревков Н. К., Костенко Н. С., Киселева Г. А., Анистратенко В. В. Тип Моллюски Mollusca Cuvier, 1797 // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карад. Науч. станции и 25-летию Карад. Природн. Заповедника НАН Украины. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 399–435.

Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Бондарев И. П., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов / Ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. – Симферополь: Н. Орианда, 2015. – С. 566–588.

Солдатов А. А., Андреев Т. И., Головина И. В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalis* Bruguiere // Доп. НАН України. – 2008. – № 4. – С. 161–165.

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.

Стадниченко С. В., Золотарев В. Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – Вып. 20. – С. 248–261.

Финогенова Н. Л., Куракин А. П., Ковтун О. А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequalvis* (Bivalvia, Arcidae) в Черном море // Гидробиол. журнал. – 2012. – Т. 48, № 5. – С. 3–10.

Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Черного моря: пространственная структура и многолетняя динамика. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН. – 2009. – 25 с.

Чикина М. В., Колочкина Г. А., Кучерук Н. В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalvis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Черном море // Экология моря. – 2003. – Вып. 64. – С. 72–77.

Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. – 1994. – Т. 3. – С. 40–45.

Шадрин Н. Н., Миронов С. С., Веремеева Е. В. Флуктуирующая асимметрия двустворчатых моллюсков песчаной сублиторали у берегов Крыма (Черное море) // Экология моря. – 2005. – Вып. 68. – С. 93–98.

Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М. – 2009. – 56 с.

Щербань С. А. Тканевые особенности белкового синтеза у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* (Bruguière) в условиях нормы и при дефиците пищи // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія Біол. Спец. вип. «Гідроекологія». – 2010. – Т. 44, № 3. – С. 323–327.

Щербань С. А. Процессы роста и регенерации тканей у массовых видов двустворчатых моллюсков Черного моря // Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – С. 248–270.

Acarli S., Lok A., Yigitkurt S. Growth and Survival of *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1789) in Sufa Lagoon, Izmir (Turkey) // Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh. – 2012. – Vol. 64. – P. 1–7.

Anistratenko V. V., Anistratenko O. Yu., Khaliman I. A. Conchological variability of *Anadara inaequalvis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black-Azov sea basin // Vestnik zoologii. – 2014. – Vol. 48, № 5. – P. 457–466.

Broom M. J. The Biology and Culture of Marine Bivalve Molluscs of the Genus *Anadara* // ICLARM Studies and Reviews 12. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines. – 1985. – 37 p.

Chikina M. V., Kucheruk N. V. Contemporary dynamics of coastal benthic communities of the north Caucasian coast of the Black Sea. In: International Workshop on the Black Sea Benthos (Istanbul-Turkey, 18–23 April 2004). – Istanbul. – 2004. – P. 155–160.

Chikina M. V., Kucheruk N. V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the northeastern part of the Black Sea: influence of alien species // Oceanology. – 2005. – Vol. 45, suppl. 1. – P. 176–182.

Cortesi P., Carpena E. Anaerobic metabolism on *Venus gallina* L. and *Scapharca inaequalvis* (Bruguière). Effects of modulators on pyruvate kinase and phosphoenol-pyruvate carboxykinase // Oceanis. – 1981. – Vol. 7, N. 6. – P. 599–612.

De Zwaan A., Cortesi P., Cattani O. Resistance of bivalves to anoxia as a response to pollution-induced environmental stress // The Science of the Total Environment. – 1995. – N. 171. – P. 121–125.

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.

Gomoiu M. T. *Scapharca inaequalvis* (Bruguière) – a new species in the Black Sea // Cercetări marine – Recherches marines. – 1984. – Vol. 17. – P. 131–141.

Gomoiu M. T. Non-indigenous species in the Romanian Black Sea littoral zone: *Mya arenaria*, *Rapana venosa* and others // NEAR Curriculum in Natural Environmental Science. Terre et Environnement. – 2005. – Vol. 50. – P. 155–176.

Huber M. Compendium of bivalves. A full-color guide to 3,300 of the World's Marine Bivalves. A status on Bivalvia after 250 years of research // ConchBooks. Hackenheim, Germany. – 2010. – 901 p.

Kim Y. G., Kang Y. J. Culturing Density and Production of Ark Shell, *Anadara broughtoni* // Bull. Fish. Res. Dev. Agency. – 1987. – Vol. 36. – P. 81–88.

Krapal A. M., Popa O. P., Levarda A. F., Iorgu E. I., Costache M., Crocetta F., Popa L. O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa. – 2014. – Vol. LVII (1). – P. 9–12.

Maoka T., Fujiwara Y., Hashimoto K., Akimoto N. Characterization of fucoxanthin and fucoxanthinol esters in the Chinese surf clam, *Maetra chinensis* // Journal of Agricultural Food Chemistry. – 2007. – Vol. 55, N. 4. – P. 1563–1567.

Morello E. B., Solustri C., Froglija C. The alien bivalve *Anadara demiri* (Arcidae): a new invader of the Adriatic Sea, Italy // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 2004. – Vol. 84, N. 5. – P. 1057–1064.

Narasimham K. A. Biology of the Blood Clam *Anadara granosa* (Linneus) in Kakinada Bay // J. Mar. Biol. Ass. – 1988. – N. 30. – P. 137–150.

Novitskaya V. N., Soldatov A. A. Peculiarities of functional morphology of erythroid elements of hemolymph of the Bivalve mollusk *Anadara inaequalvis*, the Black Sea // Hydrobiol. J. – 2013. – Vol. 49, iss. 6. – P. 64–71.

Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems // Mar. Pollution Bull. – 2003. – Vol. 46, iss. 5. – P. 542–551.

Poutiers J. M. Bivalves (Acephala, Lamellibranchia, Pelecypoda) // Carpenter K.E. and Niem V.H. (eds). FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. I. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods. – FAO, Rome. – 1998. – P. 123–362.

Rinaldi E. Alcuni dati significativi sulla proliferazione di *Scapharca inaequalis* (Bruguière, 1789) in Adriatico lungo la costa Romagnola // Bollettino Malacologico. – 1985. – Vol. 21. – P. 41–42.

Sahin C., Düzgüneş I. E., Okumuş I. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequalis* (Bruguière, 1789) in the southeastern Black Sea coast // Turkish J. Aquat. Sci. – 2006. – N. 6. – P. 155–163.

Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasiana*, Crosse, 1861: Mollusc) // Journal of Animal and Veterinary Advances. – 2009. – Vol. 8, N. 2. – P. 240–245.

Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgol. Mar. Res. – 2006. – Vol. 60. – P. 153–159.

Shcherban S. A. Tissue peculiarities of the protein anabolism in bivalve mollusk *Anadara inaequalis* in norm, under food deficit and anoxia // Hydrobiol. J. – 2012. – Vol. 48, N. 2. – P. 21–29.

Shcherban S. A. Biochemical indicators of processes of the protein synthesis and retention in hydrobionts (a review) // Hydrobiol. J. – 2013. – Vol. 49, iss. 4. – P. 93–99.

Trayanova A. T., Todorova V. R., Konsulova Ts. H., Shtereva G. P., Hristova O. D., Dzhurova B. S. Ecological State of Varna Bay in Summer 2009 according to Benthic Invertebrate Fauna // Acta zool. Bulg. – 2011. – Vol. 63, №. 3. – P. 277–288.

Vismann B. Hematin and sulfide removal in hemolymph of the hemoglobin-containing bivalve *Scapharca inaequalis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1993. – Vol. 98. – P. 115–122.

Weber R. E., Lykke-Madsen M., Bang A., de Zwaan A., Cortesi P. Effect of cadmium on anoxia survival, hematology, erythrocytic volume regulation and haemoglobin-oxygen affinity in the marine bivalve *Scapharca inaequalis* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1990. – Vol. 144, iss. 1. – P. 29–38.

Zaitzev Yu., Mamaev V. Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Decline // New York Black Sea Envir. Ser. – 1997. – N. 3. – 208 p.

Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J. List of Exotic Molluscs. *Anadara inaequalis* (web-страница) // CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean. Molluscs. – 2004. – Vol. 3. (<http://www.ciesm.org/atlas/Anadarinaequalis.html>). Проверено 28.03.2016.

Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M.E., Garcia Raso J.E., Bianchi C.N., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Froggia C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos-espla A., Mastrototaro F., Ocana O., Zingone A., Gambi M.C., Streftaris N. Alien species in the Mediterranean Sea by A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution // Medit. Mar. Sci. – 2010. – Vol. 11, N. 2. – P. 381–493.

Revkov N.K., Scherban S.A. The biology of the bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Black sea // Ekosystemy. 2017. Iss. 9 (39). P. 47–56.

Information on the distribution, shells allometrics, reproduction, age, growth, physiological and biochemical characteristics of the recent invader in the Black sea *Anadara kagoshimensis* are presented (Tokunaga, 1906).

Key words: *Anadara kagoshimensis*, invader, growth, reproduction, allometrics shells, physiological and biochemical features, Black sea.

Поступила в редакцию 05.10.2017.