

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ АЗИАТСКОМ МОЛЛЮСКЕ *CORBICULA FLUMINEA* (O.F. MÜLLER, 1774) ИЗ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ДОН

© 2023 Живоглядова Л.А.^{а, *}, Ревков Н.К.^{б, **}, небесихина Н.А.^{а, ***},
Вехов Д.А.^{а, ****}, Елфимова Н.С.^{а, *****}

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

^б Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011, Россия

*e-mail: l.zhivoglyadova@mail.ru; **nrevkov@yandex.ru; ***nebesihina_n_a@azniirkh.ru_

****vekhovda@yandex.ru; *****elfimovanadya96@gmail.com

Поступила в редакцию 31.05.2023. После доработки 03.11.2023. Принята к публикации 13.11.2023

Моллюски рода *Corbicula*, впервые обнаруженные в нижнем течении р. Дон (район тёплого канала Новочеркасской ГРЭС) в 2017 г., по конхиологическим признакам были идентифицированы как *Corbicula fluminea*. Целью настоящей работы стало подтверждение на молекулярно-генетическом уровне ранее выполненной видовой диагностики и уточнение морфотипа моллюсков по морфометрическим индексам раковины: фронтальной (D/L) и сагиттальной (H/L) кривизны (=индекс округлости), выпуклости ((H+D)/L). По результатам анализа моллюски отнесены к европейской инвазивной линии гаплотипа FW5 – *C. fluminea* с морфотипом R.

Ключевые слова: чужеродный моллюск, биологическая инвазия, морфотип, гаплотип, морфометрия раковины.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-54-63

Введение

В настоящее время наиболее известными в Европе и мире представителями рода *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811 являются три неморских инвазионных вида – *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774), *C. leana* Prime, 1864 и *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774). В 2017 г. всего несколько живых экземпляров последнего из них были обнаружены на южном участке Европейской части России (нижнее течение Дона: отводящий канал Новочеркасской ГРЭС и прилегающий участок основного русла) [Живоглядова, Ревков, 2018]. Появление азиатского моллюска в бассейне Нижнего Дона вызвало обоснованные опасения в связи с уже известным на то время масштабным инвазивным эффектом данного вида на экологию и экономику многих стран [Darrigran, 2002; McMahon, 2002; Parri et al., 2012]. Вслед за Европой *C. fluminea* была отнесена к ТОП-100 наиболее опасных инвазивных видов России [Vilà et al., 2009; Орлова, Фенёва, 2018].

Несмотря на значительный интерес к вопросу о причинах успешной глобальной

экспансии *C. fluminea* и широкой географии исследований, в последнее время всё более не простым становится ответ на вопрос о критериях идентификации вида. Основная причина этого заключалась в наличии у рода *Corbicula* способности размножаться как обычным половым способом, так и формированием клонов [Lee et al., 2005; Hedtke et al., 2011; Pigneur et al., 2011, 2014]. При этом в отличие от существующего в природе большинства клональных линий, в которых потомству передаётся женский ядерный геном [Schlupp, 2005], клоны *Corbicula* размножаются путём андрогенеза. Материнский ядерный геном экструдируется, когда нередуцированный сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку, сохраняя только нередуцированный отцовский пронуклеус [Pigneur et al., 2014]. Единственным материнским генетическим признаком, который сохраняется у андрогенетических клонов *Corbicula* остаётся только митохондриальный геном яйца.

Инвазивные линии *Corbicula* являются преимущественно гермафродитными

[Komaru et al., 2012]. В итоге успех расселения вида и создания новой популяции может быть обеспечен всего одной особью. При этом, из-за наличия клональных форм неизвестного филогенетического происхождения и неясных родственных связей внутри рода, точная идентификация видов в роде *Corbicula* осложняется [Lee et al., 2005; Pigneur et al., 2014]. Затрудняет определение по митохондриальным маркерам также способность андрогенетических линий *Corbicula* захватывать яйца других клонов [Lee et al., 2005; Hedtke et al., 2011; Pigneur et al., 2014] и возможность гибридизации клонов с особями, обладающими ядерными рибосомальными последовательностями от разных морфотипов [Lee et al., 2005; Pigneur et al., 2014]. Отмеченное выше привело к неопределённости в отношении инвазии в Новый Свет представителей рода *Corbicula* как по количеству отдельных генетических линий, так и их таксономической принадлежности. Вариативность инвазии оценивается от одного вида – *Corbicula fluminea* [Britton, Morton, 1986] – до нескольких, идентифицируемых как *C. fluminea*, *C. fluminalis* [Hillis, Patton, 1982] и *C. leana* [Siripattrawan et al., 2000].

К настоящему времени видовая таксономия рода *Corbicula* до конца не разработана, и считается, что род представляет собой полиморфный комплекс видов [Sheehan et al., 2019]. В инвазивных ареалах обнаружено несколько исключительно андрогенетических инвазивных линий *Corbicula*, представленных, по-видимому, только четырьмя уникальными митохондриальными COI гаплотипами: FW5 (соотносят с формами A/R), FW17 (формы C/S), FW1 (форма B) и FW4 (форма Rlc) [Etoundi et al., 2019].

В основу подразделения на формы был положен ряд конхиологических признаков, обозначаемых терминами: в европейской системе – «седловидная» (Saddle, S), «округлая» (Round, R), «светлоокрашенная округлая форма» (Round, Light coloured, Rlc) и промежуточная (между R и S) форма Int, в американской – формы A/B/C/D [Mouthon, 2000; Pfenninger et al., 2002; Sheehan et al., 2019]. Форма R (A в Америке) встречается во всём мире, Rlc известна из Европы, форма

S (C в Америке) – как в европейских водных системах, так и в Южной Америке, форма B – исключительно в Северной Америке, в основном на западе США [Haponski, Foighil, 2019]. Более поздние исследования указывают, что три инвазивные линии Нового Света могут быть связаны с определёнными номинальными таксонами: с *C. fluminea* (форма A), *C. leana* (форма B) и *C. fluminalis* (форма C) [Vespalaya et al., 2020]. Четвёртая американская форма D может являться гибридом между формами A/R и B [Etoundi et al., 2019].

При идентификации представителей рода *Corbicula* (как традиционной бинарной, так и по морфотипам) пользуются морфологическими и морфометрическими признаками раковин моллюсков. К морфологическим признакам отнесены четыре основных: 1) скульптура створок: размер и расстояние между концентрическими рёбрами, 2) форма края створок – усечённая или округлая (subtruncate or rounded), 3) протяжённость и положение макушки раковины (umbo position) и 4) степень возвышения макушки (umbo estention) [Morhun et al., 2022]. Ранее считавшийся одним из диагностических признаков, цвет внутренней поверхности створок, по мнению [Morhun et al., 2022], не может служить определяющим для *C. fluminea*: в нативном ареале, наряду с широко распространённой светло-молочной окраской (milky-light coloration), присутствуют и фиолетовые формы.

При наличии в Европе трёх основных морфотипов *Corbicula* (S, R и Rlc) и трёх основных инвазивных видов (*C. fluminea*, *C. fluminalis* и *C. leana*) в настоящее время отсутствует единое понимание соответствия морфотип – название вида [Сон, 2007; Bódis et al., 2011; Pigneur et al., 2011]. В водоёмах Европы морфотипы R, S и R, Rlc могут иметь симпатрические ареалы [Pigneur et al., 2011].

Наиболее простой вариант указанной идентификации некоторое время сохранялся для морфотипа S («седловидная» форма). Первоначально S форма, идентифицированная как *C. fluviatilis* (O.F. Müller, 1774) [Kinzelbach, 1991], позднее стала рассматриваться как *C. fluminalis* [Alf, 1992]. Однако, дальнейшие исследования показали, что часть *C. fluminalis* относится к популяци-

ям, включающим как «седловидную», так и «округлую» формы [Сон, 2007; Bódis et al., 2011].

Европейскую корбикулу «округлой» (R) формы обычно соотносят с *C. fluminea*. Однако генетические исследования показали, что это может быть японская *C. leana*, тогда как к *C. fluminea* следует относить более редкую – «округлую, светлоокрашенную» (Rlc) форму [Pigneur et al., 2011]. Большинство раковин *C. fluminea* симметричны (имеют центрально расположенную макушку), что отличает их от «округлой» европейской формы (*C. leana* sensu Vespalaya et al., 2020), у которой макушка сдвинута вперёд. Морфотип R имеет хорошо выраженные концентрические гребни, круглую и широкую форму раковины и более крупные размеры. Внешняя окраска раковины тёмная, а внутренняя – белая с фиолетовыми отметинами [Marescaux et al., 2010]. Морфотип Rlc похож на R, но имеет меньший размер раковины и внешнюю светлую (light) окраску, в то время как внутренняя окраска жёлто-белая [Vespalaya et al., 2018].

Первоначальная видовая идентификация обнаруженных нами в бассейне Дона (тёплый канал, прилегающий участок Дона, р. Дон ниже устья р. Маныч) представителей

рода *Corbicula* как *C. fluminea* была основана на морфологическом и морфометрическом анализе всего нескольких живых моллюсков [Живоглядова и др., 2018; Zhivoglyadova, Revkov, 2018] с использованием известных ключей идентификации вида [Жадин, 1952; Сон, 2007; Korniushev, 2007; Hubenov et al., 2013; Kamburska et al., 2013].

Основной целью настоящей работы стало подтверждение диагностики *C. fluminea* из нижнего Дона на молекулярно-генетическом уровне и с привлечением более обширного материала по морфологии и морфометрии раковин моллюсков.

Материал и методика

Район исследования и методика отбора проб. Сбор материала выполнен в августе 2019 г. в отводящем (тёплом) канале Новочеркасской ГРЭС (рис. 1) на приустьевом участке (47.458743° с. ш., 40.435294° в. д.) и в средней части канала вблизи станицы Бессергеновская (47.392422° с. ш., 40.345632° в. д.). Канал отводит тёплую, техническую воду ГРЭС в р. Дон. Длина канала 20.5 км, ширина по дну 12 м, скорость течения 0.5 м/с. Перед впадением в р. Дон расположен водосливной порог, поддерживающий уровень воды в ка-

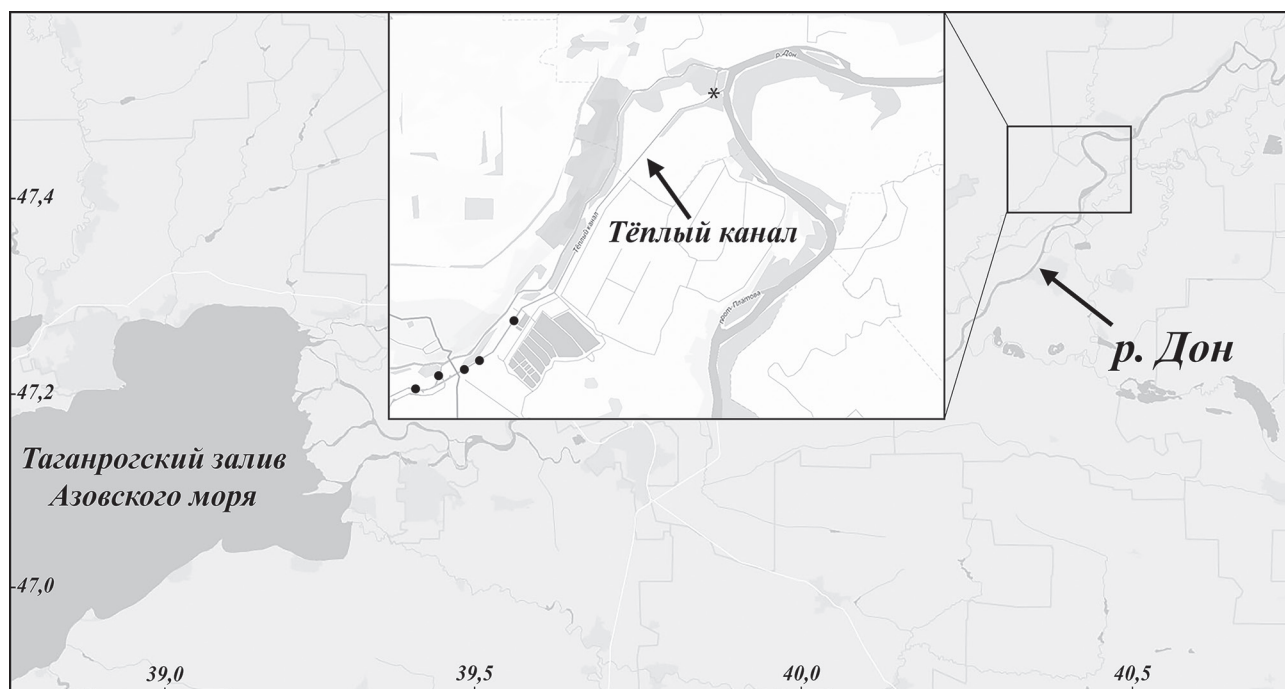


Рис. 1. Карта-схема района отбора бентосных проб в тёплом канале Новочеркасской ГРЭС в августе 2019 г., звёздочкой обозначены станции в приустьевой части (водосливной порог), где отобраны качественные пробы и материал на генетический анализ.



Рис. 2. Район отбора бентосных проб в отводящем канале Новочеркасской ГРЭС в августе 2019 г.: а) водосливной порог канала; б) участок в средней части канала вблизи станции Бессергеновская.

нале, через который происходит сброс воды в Дон [Румянцев и др., 2022]. Во время высоких половодий в р. Дон порог полностью затапливается, в меженный период возвышается над уровнем Дона до 2.5 м.

Глубины по центру канала во время исследования составляли от 2.5 до 4.5 м, в среднем 4 м. Грунт плотный, представлен заиленной глиной и заиленным песком. Береговые откосы глинистые, почти сплошь заросшие тростником и кустарником. Подводная растительность развита слабо. Температура воды в канале во время исследования составляла 26.9–31.3 °С, в р. Дон выше устья канала – 26 °С.

На приустьевом участке моллюски собраны на водосливном пороге (рис. 2а) вручную из углублений между крупными валунами. В средней части канала (рис. 2б) отбор проб производили дночерпателем Петерсена (0.036 м²) по схеме, включающей пять разрезов, расположенных на расстоянии 200–500 м друг от друга. На каждом из разрезов было отобрано по три пробы – у левого берега, в медиали и у правого берега.

Фиксацию проб проводили 75%-м раствором этанола. Материал для генетического анализа взят из качественных проб в устье канала с их последующей фиксацией в 96%-м этаноле.

Морфометрический анализ. Определение морфотипа выполнено на 33 раковинах корбикулы. Штангенциркулем (для моллюсков с длиной раковины более 10 мм) или под стереомикроскопом с окуляр микроме-

тром (для моллюсков менее 10 мм) измеряли длину (L, наибольшее расстояние между передним и задним концом раковины), высоту (H, максимальный дорсовентральный размер раковины, взятый от её макушки) и ширину раковины (D, максимальная ширина раковины при сомкнутых створках) с точностью до 0.1 мм (рис. 3). В анализе использованы морфометрические индексы раковины: H/L (сагиттальная кривизна или индекс округлости раковины), D/L (фронтальная кривизна), (H+D)/L (выпуклость). Выполнен подсчёт количества рёбер на 5 мм поверхности раковины у мелких экземпляров и на 10 мм – у крупных особей. Сырую массу моллюсков (W) определяли с точностью до 0.001 г на электронных весах Shimadzu AX-120 после удаления мантийной жидкости и предварительного кратковременного обсушивания на фильтровальной бумаге. Статистическая аппроксимация зависимостей и построение графиков выполнены в программе «Excel».

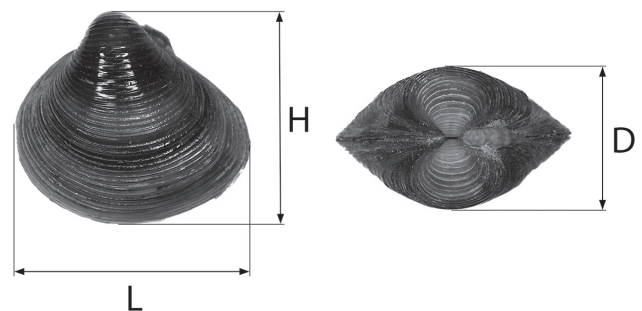


Рис. 3. Схема измерений раковины *Corbicula fluminea*. L – длина, H – высота, D – ширина раковины.

Молекулярно-генетический анализ. Генетическую ДНК выделяли из мышечной ткани ноги моллюска (1 экз.) с использованием коммерческого набора реагентов «Экстран-2» (ООО «Синтол», Россия) в соответствии с прилагаемой к набору инструкцией. Концентрацию ДНК определяли на флуориметре MaxLifeH100 (ООО «МВМ-Диагностика», Россия). При определении нуклеотидной последовательности гена COI использованы универсальные праймеры jgLCO1490: 5'–TITCIACIAAYCAAYAARGAYATTGG–3' и jgHCO2198: 5'–TAIACYTCIGGRTGICCR AARAAYCA–3' [Geller et al., 2013]. Полимеразная цепная реакция (ПЦР-реакция) проведена в общем объёме 15 мкл, которая содержала 5 мкл 2.5x реакционной смеси для проведения ПЦР-РВ (ООО «Синтол», Россия) по 10 пмоль каждого праймера и 50 нг ДНК. ПЦР проводили в термоциклере T100 Thermal Cycler (Bio-Rad, США) по схеме: предварительная денатурация ДНК: 95 °С – 2 мин, синтез ПЦР-продуктов (35 циклов), плавление – 95 °С 10 с, отжиг праймеров – 51 °С 30 с, синтез ДНК – 72 °С 60 с, окончательная достройка цепей – 72 °С 5 мин. Результат амплификации проверяли методом электрофореза в 1.8%-м агарозном геле с окрашиванием бромистым этидием. Секвенирование гена COI митохондриальной ДНК проводилось с тех же праймеров в обоих направлениях на устройстве секвенирования «Нанофор 05» (ЭЗАН, РАН, Россия) с набором BRILLIANT DYE™ Terminator Kit v.3.1 (NIMAGEN, Нидерланды).

Полученные первичные данные обрабатывали в программе Analysis (СИНТОЛ, Россия), с последующим анализом и выравниванием последовательностей в пакетах программ ChromasPro (Technelysium Pty Ltd, Australia) и Mega 5.0 [Tamura et al., 2011]. Поиск гомологичных нуклеотидных последовательностей по гену COI осуществляли с помощью программы BLAST в генетических базах данных GenBank NCBI [2023] и BOLD (Barcode of Life Database) [Ratnasingham, Hebert, 2007].

Результаты и обсуждение

Основная морфология и морфометрия раковины. Результаты визуального и морфометрического анализов суммированы в таблицах 1 и 2. Как оказалось, моллюски из нижнего Дона имеют характеристики раковины, соответствующие морфотипу R европейских представителей *Corbicula* [Marescaux et al., 2010; Bepalaya et al., 2018; Sheehan et al., 2019] (рис. 4).

Таблица 1. Основные морфологические характеристики раковин *Corbicula fluminea* из отводящего канала Новочеркасской ГРЭС (Нижний Дон)

| Размер моллюсков | Число рёбер на 10 мм | Форма раковины | Макушка раковины | Цвет раковины | Морфотип |
|------------------------------|----------------------|-----------------------------------|--|--|----------|
| Максимальная длина – 33.7 мм | 13±0.4 (10–18) | Овально-треугольная (subtruncate) | Слабо вздутая, прозогирная, у молодых особей занимает центральное положение, у старших – сдвинута к переднему краю | Внутренняя поверхность беловатая с фиолетовыми затемнениями. Периостракум блестящий, оливково-жёлтый у молодых особей и полностью коричневый или с отдельными полосами у крупных экземпляров | R |

Таблица 2. Морфометрические характеристики раковин *Corbicula fluminea* из отводящего канала Новочеркасской ГРЭС (Нижний Дон)

| Диапазоны измеряемых параметров раковин, мм | | | Средние значения коэффициентов | | |
|---|----------|----------|--------------------------------|-------------|-------------|
| L | H | D | H/L | D/L | (H+D)/L |
| 6.2–33.7 | 5.5–31.5 | 4.0–19.9 | 0.938±0.012 | 0.640±0.010 | 1.578±0.018 |

Примечание: приведены 95%-е доверительные интервалы коэффициентов.

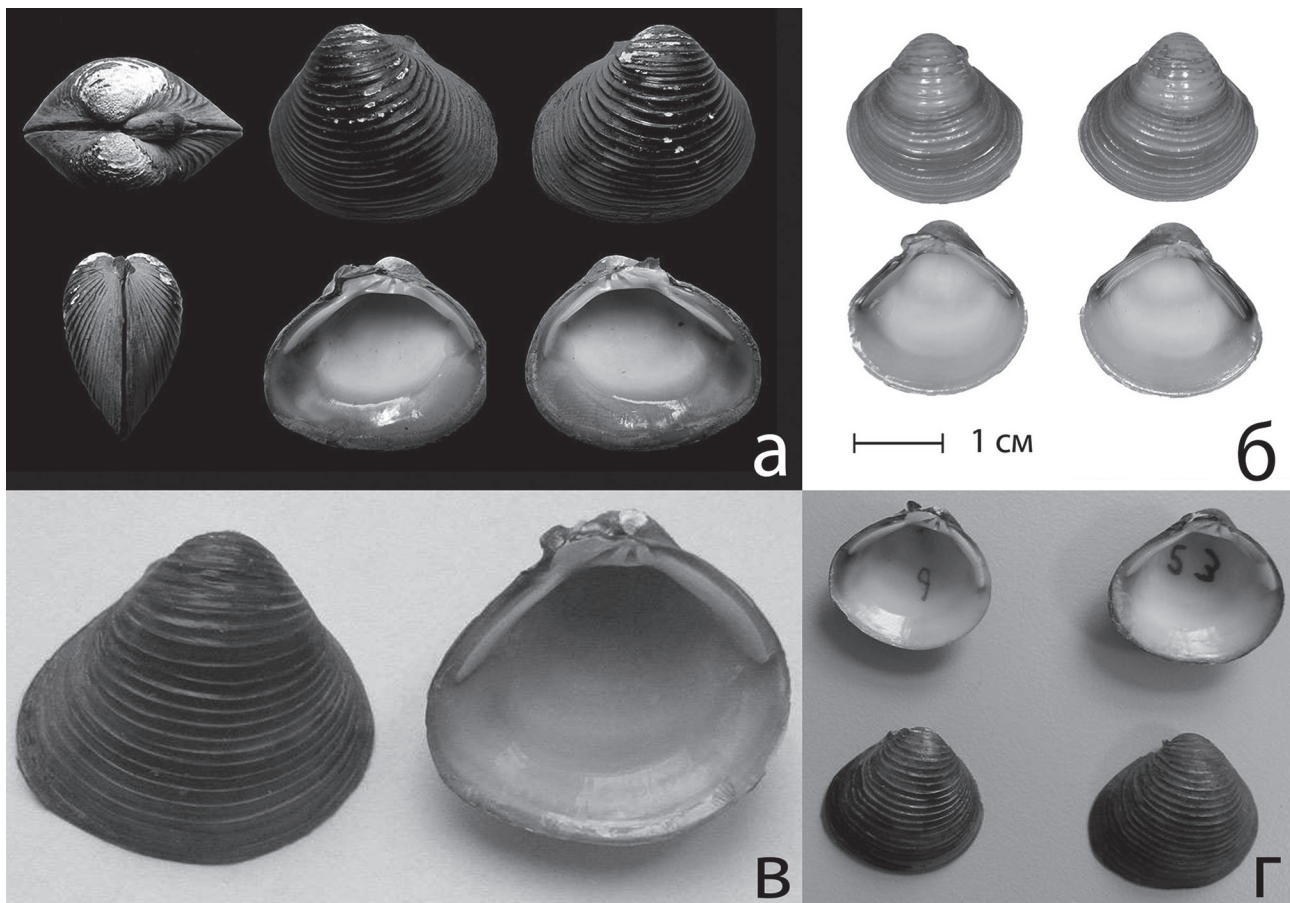


Рис. 4. Представители морфотипов *Corbicula* линии гаплотипа FW5: а) *Corbicula fluminea*, морфотип R из района Архангельска, Россия [из: Vespalaya et al., 2018]; б) *Corbicula fluminea*, морфотип R из района нижнего Дона, Россия (наши данные); в) *Corbicula* морфотип R, реки Франции [из: Marescaux et al., 2010]; г) *Corbicula* морфотип R, Ирландия [из: Sheehan et al., 2019].

При известной пластичности морфометрических показателей *C. fluminea*, зависящей от условий мест обитания [Sousa et al., 2007], приведённые в табл. 2 морфометрические характеристики раковин имеют ценность в качестве популяционных показателей развития моллюсков указанного морфотипа R в условиях нижнего Дона. По округлости раковин они соответствуют европейским (из рек Лима, Мино, Дунай) [Sousa et al., 2007; Bódis et al., 2011]), и китайским (из озера Датонг) [Wang et al., 2014] представителям *C. fluminea*.

Как ранее отмечалось, более светлый окрас поверхности раковины, как и имеющиеся при этом сравнительно небольшие размеры самой раковины – могут являться характеристиками морфотипа Rlc [Vespalaya et al., 2018], а большинство раковин *C. fluminea* отличаются от «округлой» европейской формы (*C. leana* sensu Vespalaya et al., 2020), у кото-

рой макушка сдвинута вперёд. Отмеченные нами цветовые морфы внешней поверхности раковины у молодых (оливково-жёлтый цвет) и старых (коричневый цвет) особей, как и сдвиг макушки от центрального положения (у молодых особей) к переднему концу (у старших форм) могут свидетельствовать не о чёткой их принадлежности к разным видам корбикул (*C. fluminea* или *C. leana*) или определённому морфотипу (R или Rlc), а о наличии вариативной изменчивости в онтогенезе.

Молекулярно-генетический анализ. Результаты молекулярно-генетического анализа нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) указывают, что моллюски анализируемой популяции из Нижнего Дона принадлежат к инвазивной линии *C. fluminea*. Нуклеотидная последовательность фрагмента гена COI (664 пн) при покрытиях запроса (Query Cover) более 92%

имела 100% совпадение (Percent Identity) с 48 представителями рода *Corbicula* из базы данных NCBI [Genbank NCBI, 2023]. Из них 41 принадлежат *C. fluminea*; 4 – *C. leana*, 1 – *Corbicula* sp., форма A/R; 1 – *Corbicula* sp. форма R, 1 – *Corbicula* sp.

По результатам суммирования молекулярно-генетического и морфолого-морфометрического анализов, мы приходим к заключению о принадлежности выявленного нами гаплотипа моллюсков *C. fluminea* (морфа R) из нижнего Дона к азиатской инвазивной линии FW5. Географически обозначенная нами линия гаплотипа представлена в популяциях *Corbicula* Европы – KJ909515 (Португалия), MF401395 (Испания), GQ401362 (Венгрия), MF458661 (Франция), KX231272 (Италия), KX192336 (Россия, Архангельск, р. Юрас), Юго-Восточной Азии – KU318325 (Сингапур), линейка OM91xx (Япония), США – AY94324 (Штат Техас), KU905760 (Мэриленд), AF519495 (Мичиган).

Количественные характеристики и условия обитания. В отводном канале Новочеркасской ГРЭС *C. fluminea* обнаружена на двух типах субстратов: твёрдом, где моллюски (по 3–5 экз.) присутствовали только в углублениях между крупными камнями, и мягком, мелкодисперсном, представленным песчано-илистыми отложениями и глиной, здесь плотность поселений в среднем составляла 7.4 экз./м², биомасса – 94.6 г/м².

Известно, что корбикула – роющий моллюск, способный закапываться в грунт на глубину до 8 см [Araujo et al., 1993], а тип субстрата является одним из основных факторов, влияющих на распределение и обилие *Corbicula* [Karatajev et al., 2005]. В оз. Тунайча (о. Сахалин) отмечено, что в грунте моллюски занимают вертикальное положение, располагаясь таким образом, что над поверхностью остается только сифональный край, у крупных экземпляров он может покрываться нитчатой водорослью – кладофорой, использующей моллюска как субстрат и источник биогенов [Лабай и др., 2003].

В зависимости от типа грунта плотность *C. fluminea* оценивается в диапазоне [по Karatajev et al., 2005]: песок и заиленный песок – 54–1215 экз./м², камни – 0–377 экз./

м², ракушечник – 43 экз./м², ил – 3.6 экз./м². В наших наблюдениях в отводном канале Новочеркасской ГРЭС на плотном каменистом грунте выше порога (50–100 м) *C. fluminea* отсутствовала, но была отмечена между валунами в каменной наброске, формирующей порог канала. В средней части водотока на мелкодисперсном субстрате максимальные значения *C. fluminea* достигали 56 экз./м².

В отводном канале Новочеркасской ГРЭС складываются благоприятные условия для размножения *C. fluminea*. Согласно данным моделирования, в канале температура воды превышает естественный фон на 6.8–9.7 °C [Румянцев и др., 2022] и не только не опускается ниже пороговых 2 °C, но и большую часть года близка к температуре нереста моллюска – 16 °C [*Corbicula fluminea*..., 2003]. По натурным наблюдениям, в устье канала в январе 2017 г. температура воды достигала 15 °C [Живоглядова, Афанасьев, 2018]. Следовательно, можно предположить, что в тёплом канале Новочеркасской ГРЭС большую часть года *C. fluminea* будет эффективно размножаться.

Ранее в устьевой части канала был отмечен обеднённый видовой состав донной фауны в сравнении с прилегающими участками Дона [Живоглядова, Афанасьев, 2018]. В 2017 г. на этом участке канала было зарегистрировано только 7 таксонов беспозвоночных: малощетинковые черви, инвазионная полихета *Laonome xeprovala* Vick & Bastrop, 2018, ракообразные *Chelicorophium robustum* (G.O. Sars, 1895), моллюск *C. fluminea*, из насекомых – не идентифицированные личинки хирономид, ручейники (1 вид) и подёнки (1 вид). Для сравнения, в той же съёмке в основном русле р. Дон отмечено 26 таксонов, в том числе ракообразных 10, моллюсков – 9, насекомых – 3, пиявок, нематод, малощетинковых и многощетинковых червей – по одному таксону.

В средней части канала состав донной фауны ещё более бедный. В наших сборах 2019 г. в 10 км выше устья в пробах были отмечены только малощетинковые черви, хирономиды (группы до вида не идентифицированы) и ручейники *Ecnomus tenellus* (Rambur 1842). Средняя численность донной фауны составляла – 319 экз./м², биомасса – 94.8 г/м².

Безусловно, развитию в канале коренных обитателей Дона препятствуют экстремально высокие летние температуры. В августе 2019 г. температура воды в средней части канала достигала 31.3 °С. Для вселенца такие значения критическими не являются. По литературным данным, верхний температурный порог *S. fluminea* составляет 36.0–37.0 °С, для сравнения – граница толерантности аборигенного моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) составляет 31.5–33.0 °С [Karatayev et al., 2005].

Таким образом, в отводном канале Новочеркасской ГРЭС *S. fluminea* даже при сравнительно невысокой численности (средняя 7.4 экз./м², максимальная 56 экз./м²) стала доминирующим видом бентоса по биомассе. На долю этого моллюска в среднем приходится 99% биомассы донного сообщества. Максимальная биомасса *S. fluminea* в водотоке достигает 647.1 г/м².

По литературным данным известно, что корбикула является объектом питания рыб – молодь моллюска используется в пищу карпом, окунем, канальным сомиком, осетровыми и др. [Robinson, Wellborn, 1988]. Можно предположить, что вселение моллюска положительно скажется на кормовой базе рыб этого водотока.

Заключение

В 2017 г. стало известно о ещё одной водной системе в списке экосистем-реципиентов инвазивных корбикул – р. Дон. По результатам суммирования молекулярно-генетического и морфолого-морфометрического анализов, моллюски из бассейна Нижнего Дона отнесены к широко распространённой в разных частях мира инвазивной линии гаплотипа FW5 – *S. fluminea* с морфотипом R.

Отводящий канал Новочеркасской ГРЭС является тепловодным рефугиумом этой популяции *S. fluminea*. Существующее здесь уже на протяжении ряда лет поселение моллюска можно рассматривать в качестве одной из горячих точек на путях общего инвазивного процесса вида.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» по теме № 076-00007-22-00 и ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121030100028-0.

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

- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Живоглядова Л.А., Афанасьев Д.Ф. Макрозообентос р. Дон в районе впадения Тёплого канала Новочеркасской ГРЭС // Вода: химия и экология. 2018. № 7. С. 91–96.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К. Инвазия двустворчатого моллюска *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (BIVALVIA: CYRENIDAE) в бассейн нижнего Дона // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. № 1. С. 44–50.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Ковалёв Е.А. Расширение ареала двустворчатого моллюска *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) в бассейне нижнего Дона // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3. № 1. С. 73–75.
- Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. Корбикула *Corbicula japonica* (Bivalvia) озера Тунайча: условия обитания, некоторые аспекты морфологии и биологии вида // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2003. № 2. С. 143–152.
- Орлова М.И., Фенёва И.Ю. *Corbicula fluminea* – Восточная корбикула // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 275–286.
- Румянцев А.Б., Борисова Н.М., Беликов В.В. Оценка опасности влияния тепловых сбросов Новочеркасской ГРЭС на гидроэкологический режим Нижнего Дона с учётом проектируемого Багаевского водохранилища // Водные ресурсы. 2022. Т. 49. № 3. С. 305–315.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Alf A. Ein bemerkenswerter Fundort von *Corbicula fluminalis* Müller, 1774 im Rhein mit Anmerkungen zur Ökologie und zu weiteren Vorkommen der Art in Baden-Württemberg // Lauterbornia. 1992. Vol. 9. P. 65–72.
- Araujo R., Moreno D., Ramos M.A. The asiatic clam *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) Bivalvia: Corbiculidae in Europe // American Malacological Bulletin. 1993. No. 10. P. 39–49.
- Bespalaya Y.V., Aksenova O.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Kropotin A.V., Kononov O.D. & Bolotov I.N. Who inhabits the world's deepest crater lake? A taxonomic review of *Corbicula* (Bivalvia: Cyrenidae) clams from

- Lake Toba, North Sumatra, Indonesia // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2020. Vol. 59. No. 2. P. 400–410.
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V., Kondakov A.V., Gofarov M.Y., Laenko E., Sokolova S.E., Shevchenko A.R., Travina O.V. Aliens are moving to the Arctic frontiers: An integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. P. 2227–2243.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B., Fehér Z. A comparative study of two *Corbicula* morphs (Bivalvia, Corbiculidae) inhabiting River Danube // *International Review of Hydrobiology*. 2011. Vol. 96. No. 3. P. 257–273.
- Britton J.C., Morton B. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from North America // *Malacological Review*. 1986. Vol. 19. P. 1–43.
- Corbicula fluminea* (Asian clam) review for the Invasive Species Compendium. (Электронный документ) // Global distribution, invasive behavior, impacts and management of the invaded areas // (<https://www.cabi-digitalibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.88200>). Проверено 28.03.2023.
- Darrigran G. Potential Impact of Filter-feeding Invaders on Temperate Inland Freshwater Environments // *Biological Invasions*. 2002. Vol. 4. P. 145–156.
- Etoundi E., Marescaux J., Vastrade M., Debortoli N., Hedtke S.M., Pigneur L.M., Virgo J., Flot J. F., Van Doninck K. Distinct biogeographic origins of androgenetic *Corbicula* lineages followed by genetic captures (Электронный документ) // The preprint server for biology bioRxiv. 2019 // (https://www.researchgate.net/profile/Shannon-Hedtke-2/publication/332063662_Distinct_biogeographic_origins_of_androgenetic_Corbicula_lineages_followed_by_genetic_captures/links/5f55e2ab92851c250b996ea8/Distinct-biogeographic-origins-of-androgenetic-Corbicula-lineages-followed-by-genetic-captures.pdf). Проверено 12.04.2023.
- Geller J., Meyer C., Parker M., Hawk H. Redesign of PCR primers for mitochondrial cytochrome oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys // *Molecular Ecology Resources*. 2013. Vol. 13. No. 5. P. 851–861.
- Genbank NCBI (Электронный ресурс) // (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Проверено 15.05.2023 г.
- Haponski A.E., Foighil D.Ó. Phylogenomic analyses confirm a novel invasive North American *Corbicula* (Bivalvia: Cyrenidae) lineage (Электронный документ) // *PeerJ*. 2019. 7. e7484 // (<https://peerj.com/articles/7484>). Проверено 12.04.2023.
- Hedtke S.M., Glaubrecht M., Hillis D.M. Rare gene capture in predominantly androgenetic species // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108. No. 23. P. 9520–9524.
- Hillis D.M., Patton J.C. Morphological and electrophoretic evidence for two species of *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in North America // *The American Midland Naturalist* 1982. Vol. 108. P. 74–80.
- Hubenov Z., Trichkova T., Kenderov L., Kozuharov D. Distribution of *Corbicula fluminea* (Mollusca: Corbiculidae) over an eleven-year period of its invasion in Bulgaria // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2013. Vol. 65. No. 3. P. 315–326.
- Ilarri M.I., Freitas F., Costa-Dias S., Antunes C., Guilhermino L., Sousa R. Associated macrozoobenthos with the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* // *Journal of Sea Research*. 2012. Vol. 72. P. 113–120.
- Kamburska L., Lauceri R., Beltrami M., Boggero A., Cardecia A., Guarneri I., Manca M., Riccardi N. Establishment of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) in Lake Maggiore: a spatial approach to trace the invasion dynamics // *BioInvasions Records*. 2013. Vol. 2. No. 2. P. 105–117.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting-distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // *The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems* / Eds. R.F. Dame, S. Olenin. Dordrecht. The Netherlands: Springer, 2005. P. 239–262.
- Kinzelbach R. Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae) // *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*. 1991. Vol. 29. P. 215–228.
- Komaru A., Houki S., Yamada M., Miyake T., Obata M., Kawamura K. 28S rDNA haplotypes of males are distinct from those of androgenetic hermaphrodites in the clam *Corbicula leana* // *Development Genes and Evolution*. 2012. Vol. 222. P. 181–187.
- Korniushin A.V. Non-unionid freshwater bivalves (Sphaeriidae, Corbiculidae, Dreissenidae) of North American fauna // *Vestnik zoologii*. 2007. Vol. 41. No. 1. P. 13–22.
- Lee T., Siripattawan S., Ituarte C., Ó Foighil D. Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World // *American Malacological Bulletin*. 2005. Vol. 20. P. 113–122.
- Marescaux J., Pigneur L.M., Van Doninck K. New records of *Corbicula* clams in French rivers // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. P. 35–39.
- McMahon R.F. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: R selection versus resistance // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2002. Vol. 59. P. 1235–1244.
- Morhun H., Vinarski M.V., Labecka A.M., van der Velde G., Son M.O. Differentiation of European invasive clams of the genus *Corbicula* (Cyrenidae) using shell shape analysis (Электронный журнал) // *Journal of Molluscan Studies*. 2022. Vol. 88: eyab045 // (<https://doi.org/10.1093/mollus/eyab045>). Проверено 13.04.2023.
- Mouthon J. Répartition du genre *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (Bivalvia: Corbiculidae) en France à l'aube du XXI siècle // *Hydroécologie Appliquée*. 2000. Vol. 12. P. 135–146.
- Pfenninger M., Reinhardt F., Streit B. Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroida, Bivalvia) // *Journal of Evolutionary Biology*. 2002. Vol. 15. No. 5. P. 818–829.
- Pigneur L.M., Etoundi E., Aldridge D.C., Marescaux J., Yasuda N., Van Doninck K. Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androge-

- netic *Corbicula* clams // Molecular ecology. 2014. Vol. 23. P. 5102–5116.
- Pigneur L.M., Marescaux J., Roland K., Etoundi E., Descy J.P., Van Doninck K. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe // Evolutionary Biology. 2011. Vol. 11. P. 147.
- Ratnasingham S., Hebert P. BOLD: The Barcode of Life Data System // Molecular Ecology Notes. 2007. Vol. 7. No. 3. P. 355–364.
- Robinson J.V., Wellborn G.A. Ecological resistance to the invasion of a freshwater clam, *Corbicula fluminea*: fish predation effects // Oecologia. 1988. Vol. 77. No. 4. P. 445–452.
- Schlupp I. The evolutionary ecology of gynogenesis // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2005. Vol. 36. P. 399–417.
- Sheehan R., Etoundi E., Minchin D., Van Doninck K., Lucy F. Identification of the invasive form of *Corbicula* clams in Ireland // Water (Switzerland). 2019. Vol. 11. No. 8. P. 1652.
- Siripattawan S., Park J.K., Foighil D.Ó. Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America // Journal of Molluscan Studies. 2000. Vol. 66. No. 3. P. 423–429.
- Sousa R., Freire R., Rufino M., Méndez J., Gaspar M., Antunes C., Guilhermino L. Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2007. Vol. 74. P. 166–174.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. 2011. Vol. 28. No. 10. P. 2731–2739.
- Vilà M., Basnou C., Gollasch S., Josefsson M., Pergl J., Scalera R. One Hundred of the Most Invasive Alien Species in Europe // In: Handbook of Alien Species in Europe. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, Springer, Dordrecht, 2009. Vol. 3. P. 265–268.
- Wang G.-P., Zhang T., Zhang J., Li D.-L. and Xiao T.-Y. Morphological and molecular differentiation of genus *Corbicula* suggests that two species are sympatrically distributed in Datong Lake in the Central Yangtze River Basin // Zoological Studies. 2014. 53:64.
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K. First records of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia) from the lower Don // Ecologica Montenegrina. 2018. Vol. 17. P. 46–52.

NEW DATA ON THE ASIAN CLAM *CORBICULA FLUMINEA* (O.F. MÜLLER, 1774) FROM THE DOWNSTREAM OF THE DON RIVER

© 2023 Zhivoglyadova L.A.^{a,*}, Revkov N.K.^{b,**}, Nebesikhina N.A.^{a,***},
Vekhov D.A.^{a,****}, Elfimova N.S.^{a,*****}

^a Azov-Black Sea Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («AzNIIRKH»),
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; ***nebesikhina_n_a@azniirkh.ru,

****vekhovda@yandex.ru; *****elfimovanadya96@gmail.com

Clams of the genus *Corbicula* were discovered in the downstream of the Don River in the area of the warm channel of the Novochoerkassk hydroelectric power station in 2017 for the first time. According to conchological characters they were identified as *Corbicula fluminea*. The aim of this work is to confirm species identification using the molecular genetic methods and determination of the morphotype by shell morphometric indices: frontal (D/L) and sagittal (H/L) curvature (=Index of Roundness), convexity ((H+D)/L). According to the results obtained, the Asian clam was assigned to the European invasive lineage of the FW5 haplotype, taxonomically assigned to *C. fluminea* and morphologically to the R-morphotype.

Key words: alien bivalve, biological invasion, morphotype, haplotype, morphometric analysis of shell shape.