

## АЗИАТСКАЯ МИДИЯ – *ARCUATULA SENHOUSIA* (BENSON, 1842): ПРОДОЛЖЕНИЕ ИНВАЗИИ В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2024 Колючкина Г.А.<sup>а,\*</sup>, Симакова У.В.<sup>а,\*\*</sup>, Ковалёва М.А.<sup>б,\*\*\*</sup>, Залота А.К.<sup>а,\*\*\*\*</sup>, Живоглядова Л.А.<sup>с,\*\*\*\*\*</sup>, Семин В.Л.<sup>а,\*\*\*\*\*</sup>, Тимофеев В.А.<sup>б,\*\*\*\*\*</sup>, Копий В.Г.<sup>б,\*\*\*\*\*</sup>, Бондаренко Л.В.<sup>б,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997 Россия

<sup>б</sup> Институт биологии Южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011 Россия

<sup>с</sup> Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, 344002 Россия

e-mail: \*galka.sio@gmail.com; \*\*yankazeisig@gmail.com; \*\*\*kovalmargarita@mail.ru; \*\*\*\*azalota@gmail.com; \*\*\*\*\*l.zhivoglyadova@mail.ru; \*\*\*\*\*svinivod@yandex.ru; \*\*\*\*\*vatimofeev@ibss-ras.ru; \*\*\*\*\*verakopiy@gmail.com; \*\*\*\*\*bondarenko.luda@gmail.com

Поступила в редакцию 8.05.2024. После доработки 19.09.2024. Принята к публикации 24.10.2024

Выполнены морфологическое описание, анализ особенностей биологии, генетического разнообразия и структуры поселений недавнего вселенца – азиатской мидии *Arcuatula senhousia* в Керченском проливе, Таманском заливе и южной части Азовского моря. Выявлено высокое генетическое разнообразие азовоморской популяции, сопоставимое с выборками из других регионов. Наибольшее сходство последовательностей получено с образцами из Италии и США, где этот вид также является инвазионным. *Arcuatula senhousia* была обнаружена на рыхлых грунтах, в обрастаниях скальных субстратов и макрофитов. На рыхлых грунтах *A. senhousia* прикреплялась к раковинам других моллюсков и формировала коконы из биссуса и нитчатых водорослей. Наибольшая численность в районе исследования на рыхлых грунтах достигала 190 экз/м<sup>2</sup>, что на порядок ниже, чем в нативном регионе и регионах вселения. Формирования плотных матов *A. senhousia* не отмечено. В 2019 и 2021 гг. поселения вида в исследованных акваториях состояли из особей разного размера (с длиной раковины от 0.5 до 28.0 мм). Наибольшие экземпляры соответствовали по размеру взрослым половозрелым экземплярам из инвазивного и нативного ареалов. Гонады особей с длиной раковины от 7 до 21 мм находились на стадии, предшествующей вымету. Это косвенно указывает на формирование самоподдерживающейся популяции в регионе. Основными лимитирующими факторами формирования обширных и плотных поселений в Азовском море являются высокая прибойность и пресс хищников. Дальнейшее распространение вида в пределах Понто-Каспийского региона можно ожидать в Каспийском море.

**Ключевые слова:** азиатская мидия, *Arcuatula senhousia*, инвазионный вид, Азово-Черноморский регион, размерная структура, макрозообентос, генетическое разнообразие.

DOI: 10.35885/1996-1499-17-4-61-84

### Введение

Антропогенное вселение новых видов в морские экосистемы — глобальный процесс, меняющий облик биосферы [Wallentinus, Nyberg, 2007]. Темпы и масштабы инвазий постоянно увеличиваются [Ojaveer et al., 2017; Шаловенков, 2020]. Однако прогнозирование инвазионного потенциала того или иного вида по-прежнему остаётся проблемой, связанной с пониманием фундаментальных принципов организации экосистемы. В большей степени инвазиям подвержены неполносолёные водоёмы и прибрежные эко-

системы (мелководья, эстуарии, лагуны и заливы) [Алимов, Богущкая, 2004]. Одним из примеров таких систем является Азово-Черноморский бассейн. Если в XX веке каждые двадцать лет здесь находили 2–7 неаборигенных видов бентоса, то за первое десятилетие XXI века было обнаружено 22 новых вида [Шаловенков, 2020]. Некоторые из этих видов стали постоянными компонентами прибрежных экосистем, встроившись в сообщества – *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, не вызвав их существенных перестроек [Zolotarev, 1996]. Другие вытеснили нативных доминантов –

*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) [Ревков, 2016], *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) [Резниченко, 1967].

Азиатская мидия *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (англ.: asian date mussel, син. *Brachidontes senhousia* (Benson, 1842), *Brachiodontes senhausi* (неправильное написание), *Modiola aquarius Grabau & SG King, 1928*, *Modiola bellardiana* Tapparone Canefri, 1874, *Modiola senhousia* Benson, 1842 (согласно первоописанию), *Musculista senhousia* (Benson, 1842) и *Musculus senhousia* (Benson in Cantor, 1842)) – двустворчатый моллюск из семейства Mutilidae, обитающий в северо-западной части Тихого океана в прибрежной зоне: от острова Сахалин [Скарлато, 1981] и сибирского побережья Японского моря до Сингапура [Cohen, 2005]. К 2010-м годам *A. senhousia* расселилась на литорали [Crooks, 1998; Mistri, 2002] и в верхней сублиторали [Скарлато, 1981] всех океанов. С 1940-х годов ее отмечали на тихоокеанском и атлантическом побережьях Южной и Северной Америки. В период с 1970–1980 гг. она была найдена на побережье Индии, Африки, Австралии и Новой Зеландии. В 1980-х годах этот вид начал вселяться и во внутренние бассейны (Средиземное море — с 1980-х годов, Чёрное море — с 2002 г.) [Bachelet et al., 2009; Kimani et al., 2008; Micu, 2004; Slack-Smith, Brearley, 1987]. Основные векторы инвазии *A. senhousia* – балластные воды, перенос с обрастаниями судов и ввоз моллюсков с объектами марикультуры [Wolff, Reise, 2002; Zenetos et al., 2003]. Если в других регионах структура популяции этого вида изучена детально, то в Азово-Черноморском регионе пока таких данных крайне мало. Отсутствует информация о генетической структуре популяции вида в Азовском море.

Идентификация видов с помощью изучения последовательностей баркодowego участка первой субъединицы цитохромоксидазы путём сравнения с данными, опубликованными в открытом доступе, например, в базах данных GenBank и BOLD [Hebert et al., 2003; Ratnasingham, Hebert, 2013], является распространённым подходом к изучению разнообразия как нативных, так и аллохтонных видов [von Cräutlein et al., 2011; Rey et al., 2020].

Кроме того, на основании сравнения генетического разнообразия популяций можно проверять гипотезы о происхождении и векторах вселения неаборигенных видов [Schubart et al., 2022; Nahor et al., 2022; Lee et al., 2023].

При изучении генетической структуры популяций митилид (в том числе и *A. senhousia*) по митохондриальным генам необходимо учитывать характерное для них бипарентальное наследование митохондриальной ДНК [Passamonti, 2007]. На основе исследования материала из Адриатического моря показано, что у самцов *A. senhousia* присутствуют митохондрии обеих линий, а у самок – только одной. При этом митохондриальные линии распределены неравномерно в тканях самцов: мужские гаплотипы чаще встречаются в гонадах и мускуле-замыкателе, чем в других соматических тканях (Passamonti, 2007). Поскольку скорость эволюции митохондриальных геномов у самцов выше, чем у самок, разница между их последовательностями у митилид может достигать межвидовых значений [Kartavtsev, Masalkova, 2024].

На данный момент наиболее подробно проанализировано генетическое разнообразие *A. senhousia* у берегов США [Asif, Krug, 2012]. В этом исследовании показано, что южные и северные популяции тихоокеанского побережья отличаются по набору гаплотипов первой субъединицы цитохромоксидазы митохондриальных линий самок. Авторами работы были выявлены три группы гаплотипов, две из которых встречены в северных популяциях, а одна – в южных. Гаплотипы из обоих регионов встречены в Средиземном море. Также к «южному» гаплотипу относятся последовательности из Японии, Кореи и Новой Зеландии [Asif, Krug, 2012].

*A. senhousia* входит в «Чёрный список» морских инвазионных видов Средиземноморского бассейна [Otero et al., 2013] и в список 100 самых опасных инвазионных видов России [Петросян и др., 2018]. Его высокий инвазионный потенциал обусловлен значительными экологической пластичностью, скоростью расселения [Sgro et al., 2002] и коротким жизненным циклом (продолжительность жизни около двух лет) [Morton, 1974]. *A. senhousia* является экосистемным инже-

ром. Эта сравнительно небольшая мидия (до 30 мм) [Huber, 2010] образует вокруг своей раковины кокон, состоящий из биссусных нитей, водорослей и осадков [Скарлато, 1981]. Отдельные особи часто образуют плотные скопления – маты [Crooks, 1998; Yamamuro et al., 2010]. Такие маты могут изменять режим осадконакопления и вытеснять местные виды [Magni et al., 2000]. В частности, высокоплотные поселения *A. senhousia* тормозят рост корневищ *Zostera marina* Linnaeus, 1753 и подавляют ее вегетативное размножение [Reusch, Williams, 1998], снижают продуктивность местных коммерчески важных видов моллюсков [Watson et al., 2021].

В Азово-Черноморском регионе до XXI века основной список фауны митилид (Mytilidae, Bivalvia) состоял из четырёх видов: *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), *Modiolus adriaticus* Lamarck, 1819, и *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844) [Заика и др., 1990]. Ещё два вида (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 и *Musculus subpictus* (Cantraine, 1835)) находили только в западной части Чёрного моря. В 2002 г. в водах Румынии (Чёрное море) был впервые отмечен пятый вид Mytilidae – *Arcuatula senhousia* с численностью 4 экз/м<sup>2</sup> [Micu, 2004]. Позднее, в 2015 г., две особи этого вида были найдены в Керченском проливе (Азовское море) [Ковалёв и др., 2017]. В 2021 г. единичный экземпляр был встречен в устье р. Туапсе [Zhulidov et al., 2021]. В 2017 г. ювенильные особи были обнаружены в Бургасском заливе [Chartosia et al., 2018] и Одесском районе [Varigin, 2020], а в 2018 г. – в районе Сухого лимана (Одесский район) [Zhulidov et al., 2021]. В 2019 г. две живые особи были найдены в Григорьевском лимане под Одессой в обрастаниях черноморской мидии *M. galloprovincialis* [Varigin, 2021], а также в прибрежной зоне Керченского пролива и Таманского полуострова [Копий и др., 2022]. В 2021 г. вид отмечен в обрастаниях моллюсков и береговых выбросах (48 экз.) в прибрежной зоне Таманского полуострова (Керченский пролив) [Симакова и др., 2021]. В 2022 г. этот вид зарегистрирован уже и в южной части Азовского моря в количестве 37 экз. [Елфимова и др., 2023].

Целью настоящего исследования является анализ структуры популяции недавнего вселенца *A. senhousia* и её экологических особенностей в южной части Азовского моря. Для этого были выполнены морфологическое описание обнаруженных моллюсков, анализ генетического разнообразия и размерно-половой структуры популяции, а также исследован состав сообществ макробентоса, в которых были найдены экземпляры вселенца. Кроме того, были рассмотрены возможные пути его распространения в Азово-Черноморском бассейне.

## Материал и методика

**Характеристика района работ.** Экземпляры *Arcuatula senhousia* были найдены в пробах макрозообентоса из Керченского пролива, Таманского залива и южной части Азовского моря (табл. 1). Керченский пролив соединяет Чёрное и Азовское моря. Глубины здесь не превышают 20 м по фарватеру. Таманский залив Азовского моря – мелководная лагуна, лишённая постоянного пресного стока и открывающаяся широким горлом в Керченский пролив. Глубины в заливе не превышают 6 м. Мелководный порог разделяет западную, ближайшую к Керченскому проливу, часть Таманского залива с более интенсивным водообменом от его восточной застойной части. Таманский залив отделён от Керченского пролива косами Чушка и Тузла. Дно залива и пролива сложено преимущественно рыхлыми грунтами (песками, гравием и илами). Солёность здесь зависит от направления течения в Керченском проливе, интенсивности испарения и притока вод из прибрежных солёных лагун и изменяется в широких пределах (10–22‰) [Андрулионис и др., 2024; Сапожников и др., 2013].

Азовское море чрезвычайно мелководно (до 14 м), в нём преобладают рыхлые грунты. Солёность в последние годы здесь достигла 14–15‰ [Бердников и др., 2024]. В юго-восточной части расположен Темрюкский залив – место впадения р. Кубань. Это район с пониженной и переменной солёностью, зависящей от интенсивности её стока.

Прибрежные мелководья Таманского полуострова, в том числе Керченский пролив,

являются ключевыми для миграции рыб, а также для остановок во время перелётов, зимовки и гнездования околоводных и водных птиц. Здесь на обширных мелководьях расположены уникальные подводные луга *Zostera marina*. Эта акватория была включена в Список экологически и биологически значимых морских территорий Чёрного и Каспийского морей [CBD/EBSA/WS/2017/1/4, 2018].

**Методики отбора проб.** В открытой части Азовского моря в ходе четырёх рейсов Азово-Черноморского филиала ВНИРО («Аз-НИИРХ») (июль и октябрь 2019 г. и 2020 г. и октябрь 2021 г.) на глубинах 3.8–12.4 м были собраны пробы макрозообентоса на 151 станции (28–32 станции на съёмку) с использованием дночерпателя Петерсена (площадь захвата 0.1 м<sup>2</sup>). *Arcuatula senhousia* была отмечена на двух станциях (AS2, AS3 – рис. 1).

В прибрежной зоне Керченского пролива в ходе экспедиционных исследований Ин-БЮМ материал собирали летом 2019 и 2021 гг. с использованием ручного дночерпателя с площадью захвата 0.04 м<sup>2</sup> (глубиной захвата грунта 5–7 см). Была обследована прибрежная зона Таманского полуострова (глубины

1.5–2.0 м). В 2019 г. были собраны 22 пробы на шести станциях, в 2021 г. – 5 проб на одной станции (см. рис. 1, табл. 1).

В январе 2020 г. и июле 2021 г. в ходе экспедиций ИО РАН на косе Чушка в районе порта Кавказ (со стороны Керченского пролива) были собраны качественные пробы *A. kagoshimensis*. На глубине 1.5 м пробы собраны с использованием легководолазного снаряжения, из штормовых выбросов пробы собирали вручную totally для анализа размерной структуры поселений и генетического анализа *A. senhousia*. В ноябре 2021 г. с боковой поверхности валунов на косе Чушка и близ станции Тамань (KS6-8, TB1) собраны пробы обрастаний с использованием рамки 15×15 см (одна повторность) и водолазного ножа. Дополнительно в ноябре 2021 г. были собраны качественные пробы на косе Чушка в районе порта Кавказ (со стороны Керченского пролива): крупные экземпляры *A. kagoshimensis* (вручную с глубины 1.5 м), обрастания нижней стороны бетонных гидротехнических сооружений (крупных валунов) в зоне прибоя; а также у пос. Тамань (мидии *Mytilus galloprovincialis* с глубины 1.5 м).

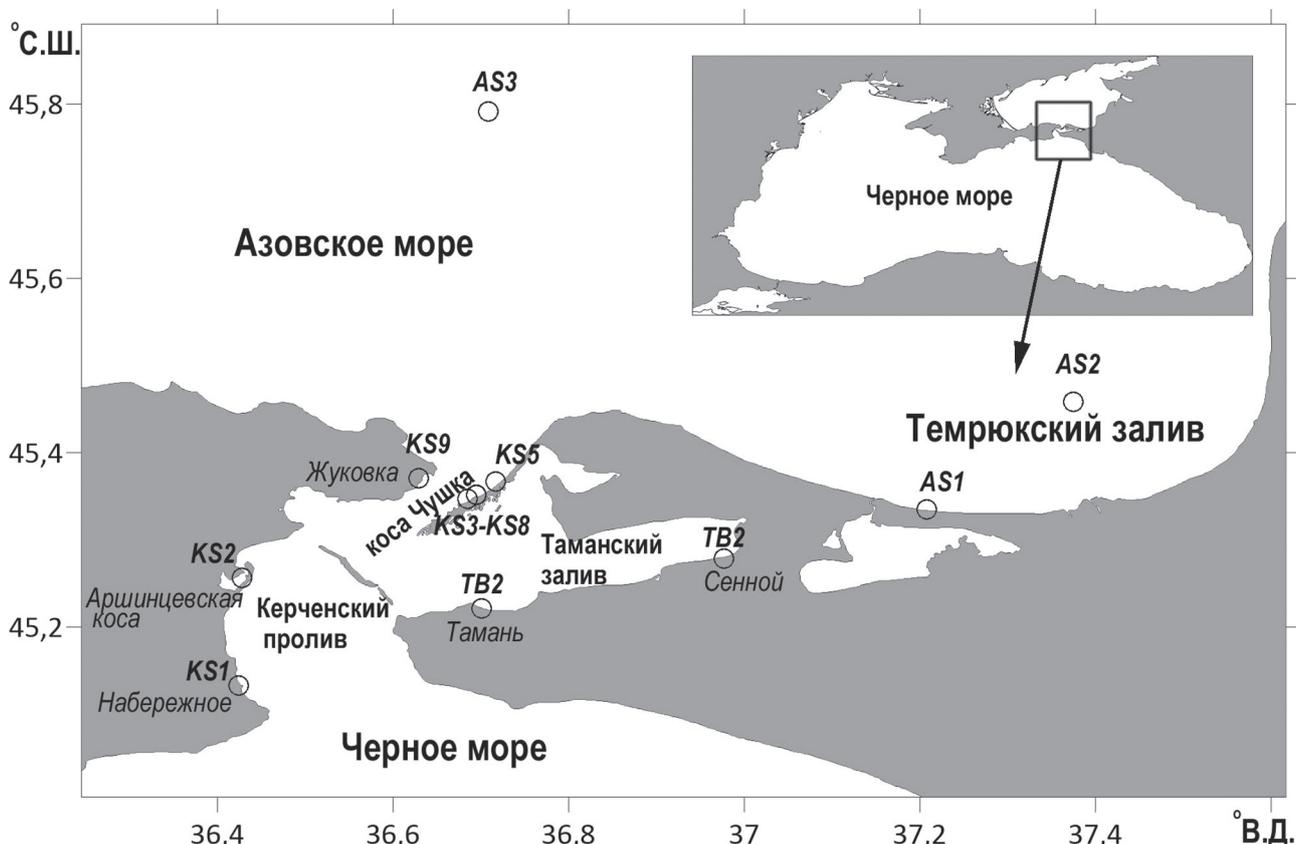


Рис. 1. Карта расположения точек отбора проб.

**Таблица 1.** Даты, районы, координаты, глубины станций, общее количество отобранных экземпляров (а – обнаружено в водорослях, д – в дочерпателях) и размерная структура *Argoatula senhousia* (среднее значение ± стандартное отклонение (минимальная-максимальная длина раковины)). Сайты с молекулярно-генетическими образцами отмечены звездочкой

Область	Район	Координаты	Сайт №	Станция №	Количество проб	Дата	Учреждение	Глубина, м	Биотоп, метод отбора проб	Число найденных экз.	Длина раковины, мм
Керченский пролив	Поселок Набережное	45,1329° с.ш., 36,4240° в.д.	KS1	KS1-10	5	Сентябрь 2019 г.	ИНБЮМ	1.0	Песок с водорослями, ручной дочерпатель с площадью захвата 0.04 м <sup>2</sup>	9 (а)	2.2±0.4 (2.0–3.0)
				KS2-6, 7, 8	13			0.5	Песок с водорослями и морскими травами, ручной дочерпатель 0.04 м <sup>2</sup>	190 (д)	8.8±6.4 (0.5–28.0)
	Коса Чушка близ порта Кавказ	45,3473° с.ш., 36,6849° в.д.	KS3	KS3-13, 14	4	Сентябрь 2019 г.	ИНБЮМ	1.0	Песок, ручной дочерпатель 0.04 м <sup>2</sup>	11 (д)	15.1±6.5 (0.5–22.0)
				KS4*	1			0-1.5	Ручной отбор проб из выбросов и раковин <i>A. kagoshimensis</i>	43 (а)	14.4±3.3 (6.0–20.5)
				KS5	5			1.5	Песок, ручной дочерпатель 0.04 м <sup>2</sup>	5 (д)	13.7±8.8 (0.5–21.0)
				KS6	1			0	Валуны с <i>Mutillidae</i> spp. друзы, рамка с площадью 0.0225 м <sup>2</sup>	0 (а)	–
Таманский залив	Станица Тамань	45,2214° с.ш., 36,7010° в.д.	TB1	KS7	1	Ноябрь 2021 г.	ИО РАН	1.5	Песок, ручной сбор с раковин <i>A. kagoshimensis</i> (неколичественный учёт)	5 (а)	2.8±1.4 (0.7–4.2)
				KS8	1			0	Нижняя сторона валунов в зоне прибрежья (неколичественный учёт)	5 (а)	3.8±2.2 (2.0–7.0)
				KS9-18	7			0.5–1	Песок, ракушка, макрофиты <i>Cystoseira</i> sp., ручной дочерпатель площадью 0.04 м <sup>2</sup>	3 (а), 3 (д)	7.8±7.2 (1.0–20.0)
				TB2	1			1.5	Камни, рамка 0.0225 м <sup>2</sup> , экземпляры азиатских мидий были найдены в друзах <i>Mutillidae</i> spp.	24 (а)	2.3±2.0 (1.0–10.2)
Азовское море	Станица Голубицкая	45,3345° с.ш., 37,2076° в.д.	AS1	TB2	4	Сентябрь 2019 г.	ИНБЮМ	1.5	Песок, детрит морских трав, ручной дочерпатель 0.04 м <sup>2</sup>	9 (а), 0 (д)	3.9±4.2 (2.0–15.0)
				AS1-15, 17	6			1.5	Ракушка, ручной дочерпатель 0.04 м <sup>2</sup>	0 (д)	–
				AS2	2			10	Дочерпатель Петерсена с площадью захвата 0.1 м <sup>2</sup>	1 (д)	12.1
Центральный район	45,7917° с.ш., 36,7083° в.д.	AS3	AS3	2	октябрь 2021 г.	АзНИИРХ	11	Дочерпатель Петерсена 0.1 м <sup>2</sup> , экземпляры азиатских мидий были найдены на <i>A. kagoshimensis</i>	3 (д)	2.2±0.6 (1.5–2.6)	

Пробы обрабатывали по единой методике: количественные сборы промывали через сито с диаметром ячеек 0.5 мм и фиксировали 96%-ным спиртом (для генетических исследований) или 4%-ным нейтрализованным формалином (для оценки структуры макрозообентосных сообществ и анализа размерной структуры поселений *A. senhousia*). Идентификацию видов беспозвоночных проводили с помощью определителей [Grintsov, Sezgin, 2011; Аносов, 2016; Грезе, 1977; Гринцов, 2022; Киселева, 2004; Определитель фауны..., 1968-1972; Скарлато, 1981]. Идентификацию *A. senhousia* выполняли согласно ключам [Скарлато, 1981], а также описаниям в работе А. Жулидова и соавторов [Zhulidov et al., 2021]. Проверка валидности таксономических названий проведена согласно базе данных WoRMS [WoRMS Editorial Board (2023)].

Измерения длины раковины *A. senhousia* проводили с использованием штангенциркуля с точностью 0.1 мм. Размерно-частотные распределения получали и анализировали в программе SigmaPlot 12.5.

**Гистологический анализ.** Для гистологического анализа использовали выборку из 11 экз. моллюсков с длиной раковины от 7 до 18 мм, собранных на косе Чушка близ порта Кавказ в июле 2021 г. (станция KS4). Образцы были зафиксированы тотально в 4%-ном формалине на морской воде. Для анализа предварительно растворяли раковину в кислотном декальцинирующем растворе. Проводку образцов для заключения в парафин проводили с использованием изопропилового спирта и минерального масла согласно методике, разработанной К.Э. Санамян и Н.П. Санамян [Санамян, Санамян, 2012]. Окраску срезов проводили гематоксилином Карацци и эозином. Микроскопирование выполняли при увеличении 400х. Определяли стадию развития гонад (0 – покоящиеся гонады, 1 – начало развития половых клеток, превалирование незрелых клеток, 2 – зрелые половые продукты, готовые к вымету, 3 – вымет – частично опустевшие гонады, лишённые незрелых половых клеток).

Остальные 36 экз., собранные на станции KS4, были зафиксированы спиртом для молекулярно-генетического анализа. Для каждого

из этих экземпляров были изготовлены давленные препараты гонад для определения половой принадлежности особей.

**Молекулярно-генетические исследования.** Для выделения ДНК использовали край мантии или участок ноги без пищеварительной системы от 36 крупных моллюсков, зафиксированных 96%-ным спиртом. Выделение ДНК проводили с помощью набора DNeasy 96 Blood & Tissue Kit (Qiagen) в соответствии с протоколом производителя. Для амплификации фолмеровского участка митохондриального гена 1 субъединицы цитохромоксидазы использовали пару праймеров праймеров HCO2198 и LCO1490 [Folmer et al., 1994]. Плавление при температуре 95°C длилось 20 с, отжиг проводили в течение 30 с при температуре 50°C, элонгацию – в течение 60 с при температуре 72°C. Для проведения реакции использовали готовый набор HS-ScreenMix (Evrogen), содержащий taq-полимеразу с горячим стартом. Секвенирование по Сэнгеру проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer. Обработку хроматограмм и сборку последовательностей из прямого и обратного прочтения проводили с использованием программы CodonCode Aligner (CodonCode Corporation, Dedham, Massachusetts). После удаления последовательностей праймеров полученные выравнивания были добавлены в базу данных GenBank под номерами PP887802-PP887827. Выравнивание полученных последовательностей проводили с помощью алгоритма ClustalOmega [Sievers et al., 2020]. Для сравнения последовательностей с помощью алгоритма BLAST использовали базу данных Генбанк (GeneBank Моле [Nucleotide... <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>]). Расчёт индексов молекулярного разнообразия, анализ отклонения распределения частот величин попарных различий между нуклеотидными последовательностями, оценку отклонения от нейтрального равновесия для последовательностей, принадлежащих самкам, проводили с помощью ПО Arlequin 3.1 [Excoffier et al., 2005] при 10 тысячах повторений с уровнем

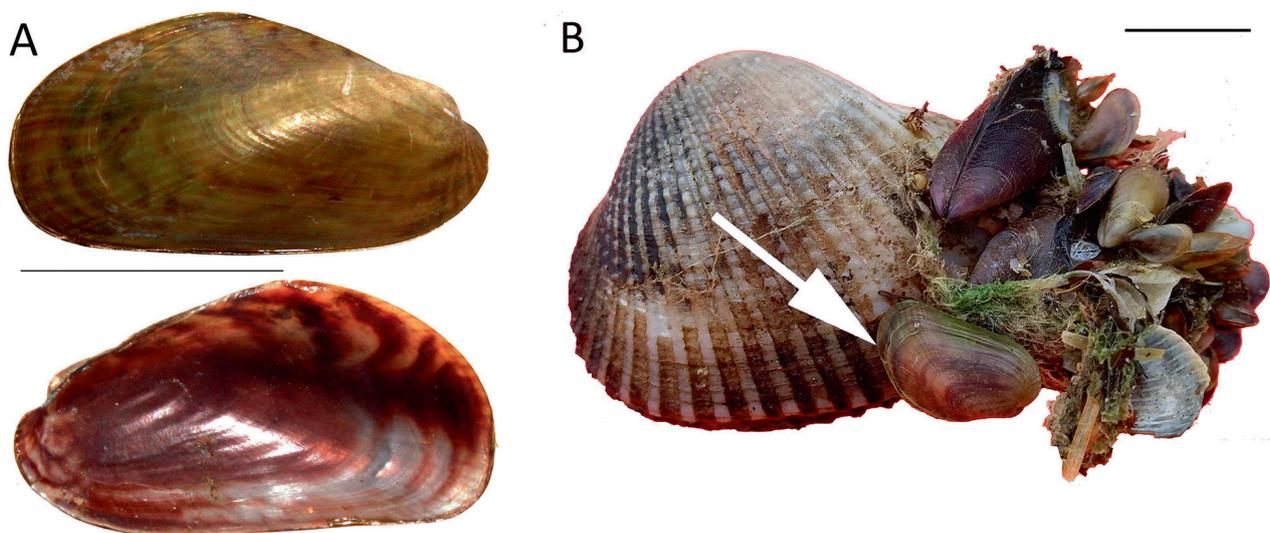
значимости  $p = 0.05$ . Выбор модели нуклеотидных замен (TN93) проводили с помощью ПО MegaX [Kumar et al., 2018]. Гаплотипная сеть (TCS-сеть) была реконструирована методом статистической парсимонии [Clement et al., 2004] в программе Popart 1.7 [Leigh, Bryant, 2015]. Первая гаплосеть построена на основании полной последовательности баркодированного участка (639 п.н.) с использованием только оригинальных данных. Для сравнения генетического разнообразия популяции из Азовского моря и других частей Мирового океана была построена вторая гаплосеть на основании последовательностей митохондриальных линий самок с использованием данных из Генбанк. Всего 86 последовательностей из базы данных добавлено в исходное выравнивание, которое для последующего анализа было укорочено до длины 552 нуклеотида.

**Статистическая обработка данных по структуре макрозообентоса.** Основную статистическую обработку данных проводили в программе Primer v. 6.1.16 с расширением Permanova 1.0.6. Оценку видового разнообразия макрозообентоса проводили, используя кумулятивную кривую накопления числа видов с увеличением числа проб. Проводили расчёт ожидаемого полного числа видов с поправкой Chao2 на встречаемость редких видов [Chao, 1987]. Для анализа видового богатства и разнообразия использовали индексы биоразноо-

бразия Шеннона ( $H'$ ) и выравненности распределения обилий видов Пиелу ( $J'$ ) [Clarke, Gorley, 2006]. Был проведён анализ данных по биомассе макрозообентоса в пробах, предварительно  $\log$ -трансформированной. Сравнение структуры сообществ проводили с использованием неметрического многомерного шкалирования (MDS) на основе индекса сходства Брея – Кёртиса, вычисленного по биомассе. Достоверность группировки проверяли методом ANOSIM. Уровень значимости принимали равным 0.1%. Средние значения приведены со стандартными отклонениями.

## Результаты

**Морфологическая идентификация.** Раковина обнаруженных особей *A. senhousia* была тонкой и хрупкой. Она имела яйцевидно-вытянутую форму со смещенной макушкой и слегка вогнутым брюшным краем. Цвет поверхности раковины варьировал от коричнево-оливкового до зелёного с концентрическими коричневыми кольцами (рис. 2, А). Все экземпляры *A. senhousia*, найденные в ходе исследования, по комплексу морфологических признаков отличались от аборигенных Азово-Черноморских митилид [Определитель фауны..., 1968–1972]. Основным морфологическим признаком, характерным для азиатских мидий и отличающим их от взрослых *Mytilus* spp. и *Mytilaster lineatus*, была смещенная относительно переднего края



**Рис. 2.** Внешняя (сверху) и внутренняя (снизу) стороны раковины *Arcuatula senhousia* (фото М.А. Ковалёвой) (А); *Arcuatula senhousia* (стрелка) вместе с *Mytilidae* spp. и водорослями *Cladophora* sp. на раковине *Anadara kagoshimensis* (Керченский пролив, июль 2021 г., фото Г.А. Колочкиной) (В). Длина масштабного отрезка 10 мм.

раковины макушка. Этот признак сближал *A. senhousia* с местными видами – *Modiolus adriaticus* и *Modiolula phaseolina*. Однако, в отличие от этих двух азово-черноморских мидий, особи *A. senhousia* имели чёткие выступающие радиальные рёбра на внутренней и внешней сторонах раковины. Рёбра у всех экземпляров *A. senhousia* были расположены на переднем и заднем краях раковины, как и у *Musculus subpictus*. Однако у *M. subpictus* раковина имеет отчётливую овальную форму с выступающим брюшным краем, в отличие от удлинённой раковины с прямым брюшным краем азиатской мидии.

**Половая структура популяции.** Гонады были обнаружены у всех исследованных особей, вне зависимости от их размера (табл. 2). Они локализовались в мантии. В женских гонадах присутствовали яйцеклетки диаметром до 30–50 мкм, однако на срезах отмечены и более мелкие незрелые клетки (рис. 3, А). Большие расстояния между яйцеклетками могли быть артефактом фиксации. В мужских гонадах присутствовали как клетки-предшественники, так и зрелые сперматозоиды (рис. 3, В). Просвет мужских гонад не был полностью заполнен сперматозоидами. Таким образом, стадия развития как мужских, так и женских гонад соответствовала промежуточной между 1 и 2 стадиями (см. раздел 1. Материалы и методы). По всей видимости, и мужские, и женские особи ещё не были готовы к вымету половых продуктов в момент проведения съёмки. В ходе гистологического исследования было найдено два самца и де-

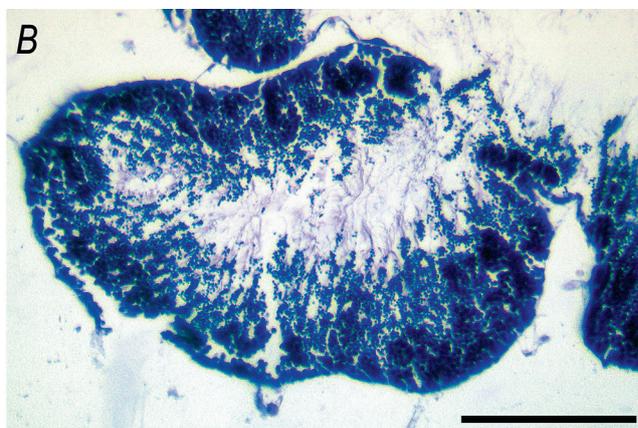
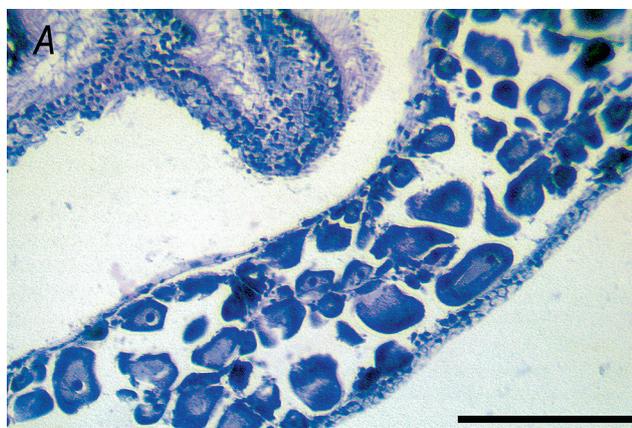
**Таблица 2.** Длина раковины, пол и стадия зрелости гонад особей *Arcuatula senhousia* из точки KS4, использованных для гистологического исследования

Но-мер	Длина раковины, мм	Пол	Стадия зрелости
1	15.0	Ж	1–2
2	17.0	М	1–2
3	12.0	Ж	1–2
4	10.0	Ж	1–2
5	13.0	Ж	1–2
6	11.0	Ж	1–2
7	18.0	М	1–2
8	7.0	Ж	1–2
9	11.0	Ж	1–2
10	13.0	Ж	1–2
11	12.0	Ж	1–2

вать самок. Особь с длиной раковины 7 мм оказалась самкой. Стадия созревания гонад и размеры яйцеклеток у этой особи не отличалась от других более крупных экземпляров.

У экземпляров, собранных для молекулярно-генетического исследования с использованием методики давленных препаратов, было установлено соотношение самцов и самок 1:1. Результаты анализа представлены в таблице 3.

**Генетическое разнообразие.** В результате секвенирования получены последовательности баркодowego участка гена цитохромоксидазы одной субъединицы длиной 639 п.н для 26 особей из 36. Для одного образца ПЦР-продукт получить не удалось. Ещё для 9 особей получить последовательности высокого качества не удалось, так как, несмотря



**Рис. 3.** Микрофотографии женской (А) и мужской (В) гонад *Arcuatula senhousia* из точки KS4 (июль 2021 г., коса Чушка близ порта Кавказ). Масштабная линейка – 100 мкм.

**Таблица 3.** Половая структура (по результатам анализа давленных препаратов), длина раковины, генетическое разнообразие экземпляров, использованных для молекулярно-генетического анализа

Номер в коллекции ИО РАН	Пол (давленный препарат)	Длина раковины, mm	Генбанк ID	СОI пол	Наличие признаков гетероплазмы на хроматограммах	Гаплогруппа
BLS1335	f	15.9	PP887802	f	0	C
BLS1336	f	13.4	PP887803	f	0	A
BLS1337	f	13.3	PP887804	f	0	A
BLS1338	f	15.7	NA	NA	1	NA
BLS1339	f	16	PP887805	f	0	A
BLS1340	f	19	PP887806	f	0	C
BLS1343	f	19	PP887808	f	0	A
BLS1345	f	15.9	PP887809	f	0	A
BLS1347	f	17	PP887810	f	0	A
BLS1348	f	13	PP887811	f	0	C
BLS1351	f	17.1	PP887812	f	0	A
BLS1355	f	17	PP887816	f	0	C
BLS1357	f	16	PP887819	f	0	A
BLS1358	f	20	PP887820	f	0	A
BLS1362	f	20.6	PP887822	f	0	A
BLS1364	f	15.8	PP887823	f	0	A
BLS1365	f	15.9	PP887824	f	0	A
BLS1369	f	12.4	PP887827	f	0	A
BLS1334	m	16.7	NA	NA	1	NA
BLS1341	m	16	ПЦР- продукт не получен	NA	NA	NA
BLS1342	m	15.5	PP887807	f	0	A
BLS1344	m	16	NA	NA	1	NA
BLS1346	m	16.5	NA	NA	1	NA
BLS1349	m	16.7	NA	NA	1	NA
BLS1350	m	14	NA	NA	1	NA
BLS1352	m	19.2	PP887813	f	0	A
BLS1353	m	18.5	PP887814	f	0	A
BLS1354	m	17	PP887815	f	0	A
BLS1356	m	17	PP887818	f	0	A
BLS1359	m	16	PP887821	f	0	C
BLS1360	m	18	NA	NA	1	NA
BLS1361	m	12.7	PP887817	m	0	NA
BLS1363	m	16.5	NA	NA	1	NA
BLS1366	m	16.7	NA	NA	1	NA
BLS1367	m	15.7	PP887825	f	0	C
BLS1368	m	12.4	PP887826	f	0	A

*Примечание:* f – женский пол; m – мужской пол; NA – нет данных; 1 – выявлены признаки гетероплазмы; 0 – не выявлены признаки гетероплазмы.

на одну отчётливую полосу, видимую на электрофорезе, в хроматограммах присутствовали отдельные двойные пики в определённых

позициях, для ядерных генов идентифицируемые как результат гетерозиготности или ко-амплификации паралогичных генов (табл. 3).

Такой результат может означать загрязнение на одном из этапов подготовки образцов для секвенирования. Однако более вероятной мы считаем наличие митохондриальной гетероплазмы тканей, показанной ранее для самцов этого вида [Passamonti, 2007].

При транслировании полученных последовательностей с использованием митохондриального генетического кода беспозвоночных определена последовательность аминокислот, не содержащая стоп-кодонов. Простое сходство между 25 из 26 полученных последовательностей составляло от 97.3 до 100%. Эти последовательности были близки (97–100% сходства, по данным BLAST) последовательностям *A. senhousia* из Италии, США, Южной Кореи, Новой Зеландии и Японии. Сходство последовательности экземпляра BLS1361 со всеми остальными образцами Азовского моря не превышало 80.6%. В то же время эта последовательность была на 98.4–99.6% сходной с последовательностями, полученными для самцов *A. senhousia* из Венецианской лагуны. Сходство этой последовательности с другим образцом из западной части Чёрного моря составило 96.93%.

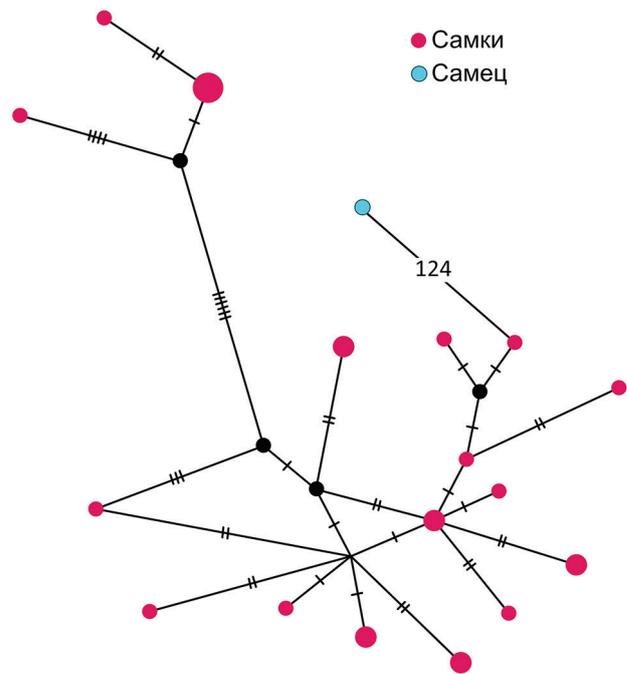
Последовательности, полученные в данном исследовании, представлены 18 гаплотипами (рис. 4). Один гаплотип был встречен 4 раза, еще 5 – по 2 раза каждый, остальные – единично. В гаплосети, построенной на ос-

новании данных, полученных из Керченского пролива, выделяется 3 гаплогруппы. Самая отличающаяся представлена одним самцом, группы гаплотипов самок разделены пятью и более заменами. Внутри гаплогрупп расстояния между соседними гаплотипами составляют 1–6 нуклеотидных замен. Всего обнаружен 141 полиморфный сайт, а в выборке, состоящей только из самок, – 35 полиморфных сайтов (табл. 4). Среднее число попарных различий было достаточно велико и составляло  $7.1 \pm 3.45$ . Значение нуклеотидного разнообразия для азовоморской популяции составляло  $0.01 \pm 0.006$ , что было выше значения для популяции юга США ( $0.0083 \pm 0.0046$ ) и ниже, чем для северной популяции ( $0.0180 \pm 0.0093$ ). Гаплотипное разнообразие исследуемой популяции ( $0.96 \pm 0.022$ ) было таким же, как в северной ( $0.9566 \pm 0.0192$ ), и несколько выше, чем в южной ( $0.9269 \pm 0.0263$ ) популяции тихоокеанского побережья США [Asif, Krug, 2012]. Показатели D Таямы ( $-0.88$ ,  $p = 0.201$ ) и Fs Фу ( $-4.71$ ,  $p = 0.038$ ) имеют отрицательные значения (см. табл. 4). Это говорит об избытке редких аллелей, что указывает на рост численности популяции после «бутылочного горлышка». Однако оба этих показателя недостоверно ( $D p > 0.05$ ,  $Fs p > 0.02$ ) отклоняются от гипотезы о нейтральности и равновесии популяции [Excoffier et al., 2005]. Распределение попарных различий нуклео-

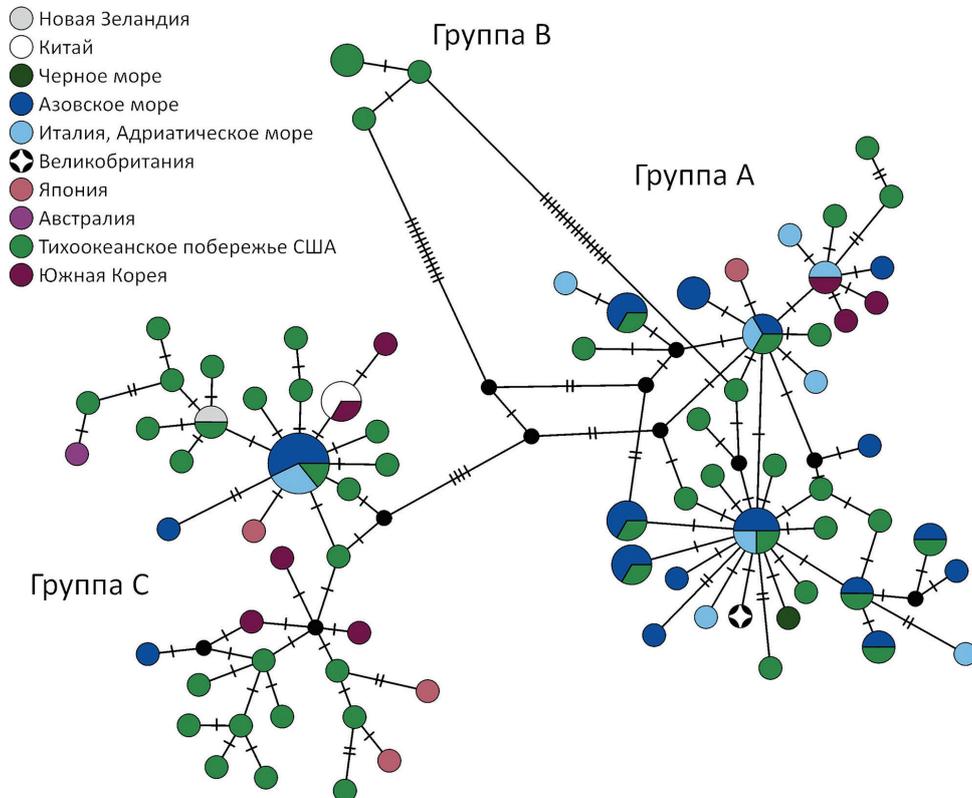
**Таблица 4.** Индексы молекулярного разнообразия, соответствие частот попарных различий между нуклеотидными последовательностями модели пространственной экспансии, оценка отклонения от нейтрального равновесия для популяции самок в Азовском море

Параметр	Значение для популяции самок	
Число последовательностей	25	
Число переменных сайтов	35	
Молекулярное разнообразие		$\pm$ sd
Среднее число парных различий между гаплотипами ( $P_i$ )	7.10	3.447
Нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ )	0.01	0.006
Гаплотипическое разнообразие ( $h$ )	0.96	0.022
Отклонение от нейтрального равновесия		$p$
Тест Таямы (D)	-0.88	0.201
Тест Фу (Fs)	-4.71	0.038
Соответствие распределения частот гаплотипов, модели пространственной экспансии		$p$
Сумма квадрата отклонений (SSD)	0.02	0.281
Индекс шероховатости Харпендинга (Raggedness, R)	0.02	0.311

тидных последовательностей самок в популяции Азовского моря имеет биомодальную форму. Отклонения от модели демографической экспансии недостоверны (SSD  $p > 0.05$ , R  $p > 0.05$ ). Можно предположить, что данная популяция переживает или переживала недавно заметное увеличение численности (см. табл. 4) [Schneider, Excoffier, 1999]. Сеть гаплотипов, полученная с использованием последовательностей из базы данных Генбанк (рис. 5), включает 3 гаплогруппы: А, В, С (обозначения соответствуют [Asif, Krug, 2012]). В Азовском море встречены последовательности из гаплогрупп А и С, доминировавших в южных и северных популяциях в США [Asif, Krug, 2012]. В эти же группы входят образцы из Адриатического моря, Южной Кореи. Только в группе С встречены образцы из Китая и Новой Зеландии, и только в группе А встречены последовательности из Великобритании и Украины (Чёрное море). Обе эти популяции (по побережью США и Азовского моря), возможно, являются результатом многократного вселения из разных исходных регионов.



**Рис. 4.** TCS-сеть гаплотипов Азовоморских образцов, построенная на основании выравнивания последовательностей участка COI длиной 639 п.н.: выделены розовым цветом «самки», голубым – «самец»; размер окружности соответствует количеству последовательностей одного гаплотипа; засечки и число обозначают замены нуклеотидов; чёрные круги – предположительные гаплотипы.



**Рис. 5.** TCS-сеть гаплотипов, построенная на основании выравнивания последовательностей участка COI «самок» длиной 552 п.н., полученная с использованием данных Генбанк разных регионов Мирового океана: разными цветами обозначены регионы происхождения; засечки обозначают замены нуклеотидов; чёрные круги – предположительные гаплотипы; обозначение групп гаплотипов соответствуют опубликованным ранее [Asif, Krug, 2012].

При сопоставлении пола, определённого с помощью давленных препаратов, с результатами секвенирования наличие признаков гетероплазмии совпадало с наличием мужских гонад для 8 из 18 самцов (см. табл. 3). Ещё для 8 самцов при определении последовательностей были получены гаплотипы из митохондриальных линий самок. Среди 18 особей с женскими гонадами только для одной из них хроматограммы имели признаки гетероплазмии.

**Распространение *Arcuatula senhousia* в южной части Азовского моря, Керченском проливе и Таманском заливе.** Экземпляры *A. senhousia* были обнаружены в разных районах и на разных глубинах, но преимущественно в прибрежной полосе. В обследованной части прибрежной зоны в 2019 г. экземпляры *A. senhousia* обнаружены практически повсеместно: с. Набережное (KS1), Аршинцевская коса (KS2), коса Чушка в районе порта Кавказ (KS3), Жуковка (KS9), станция Голубицкая (AS1), пос. Сенной (TB2). В ходе исследований 2020 г. в центральной части Азовского моря и прибрежной зоне косы Чушка азиатских мидий обнаружено не было. В 2021 г. три экземпляра найдены в центральной части Азовского моря на глубине 11 м (станция AS3), в прибрежной зоне Таманского залива (TB1) — 24 экз. и более 50 экз. на косе Чушка в районе порта Кавказ (KS4, KS5, KS6, KS7, KS8) (см. табл. 1).

**Типы местообитаний *Arcuatula senhousia*.** Азиатские мидии были обнаружены при разной солёности (от 13.4 до 17.7‰), глубине (0–11.5 м), типе грунта и волновой активности. На косе Чушка (KS8) (открытое побережье) азиатские мидии обнаружены в единичных экземплярах на нижней стороне валунов (в смешанных друзах *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*). На боковых поверхностях их отмечено не было. На скальных грунтах в Таманском заливе (более закрытая акватория) *A. senhousia* обнаружены на боковой поверхности валунов в прибойной зоне (TB1).

Рыхлые грунты в местах обнаружения вида были представлены чистыми песками и песками с гравием с разрежёнными зарослями морских трав *Zostera* spp. (см. табл. 1). На рыхлых грунтах в дночерпательных

пробах вид обнаружен в Таманском (TB2) и Темрюкском заливах (AS1) на ракушечном песке, а также в южной части Керченского пролива (KS1) на песке. Станции TB2 и KS2 были расположены во внутренней части бухт и не столь подвержены волнению. Оба участка характеризовались песчаным ракушечным дном с *Zostera* spp. Самая большая глубина обнаружения вида – 11 м (в южной части Азовского моря). В Темрюкском заливе Азовского моря один экземпляр *A. senhousia* обнаружен на илистом ракушечном дне в открытой части залива.

При отборе проб дночерпателем из-за интенсивной промывки не всегда было возможно оценить, к какому субстрату прикреплен *A. senhousia*. В большинстве случаев при первичном разборе особи были найдены отделёнными от субстрата. Однако на станции AS3 три экземпляра были найдены прикрепленными к створке раковины *A. kagoshimensis*.

В прибрежной зоне у станицы Голубицкая (AS1), расположенной в 4.5 км к востоку от канала, соединившего пресноводный Ахтанизовский лиман с Азовским морем (см. рис. 1), вид найден не был. Солёность здесь не превышала 12.9‰.

**Структура биоценозов макрозообентоса рыхлых грунтов в местообитаниях *A. senhousia*.** Макрозообентос рыхлых грунтов в районах исследования включал 87 видов и не идентифицированных до видового уровня более высоких таксонов (3–34 на станцию), с поправкой Chao2 –  $153 \pm 27$ . Суммарная численность макрозообентоса на станциях в исследованном районе составляла 75–8033 экз/м<sup>2</sup>, а биомасса – 0.01–4830 г/м<sup>2</sup>.

Многомерный анализ позволил выявить пять группировок станций с уровнем сходства 20% по индексу Брея – Кёртиса на основании биомассы бентоса (ANOSIM R = 0.89; p: 0.1%; рис. 6). *Arcuatula senhousia* была отмечена в двух из них.

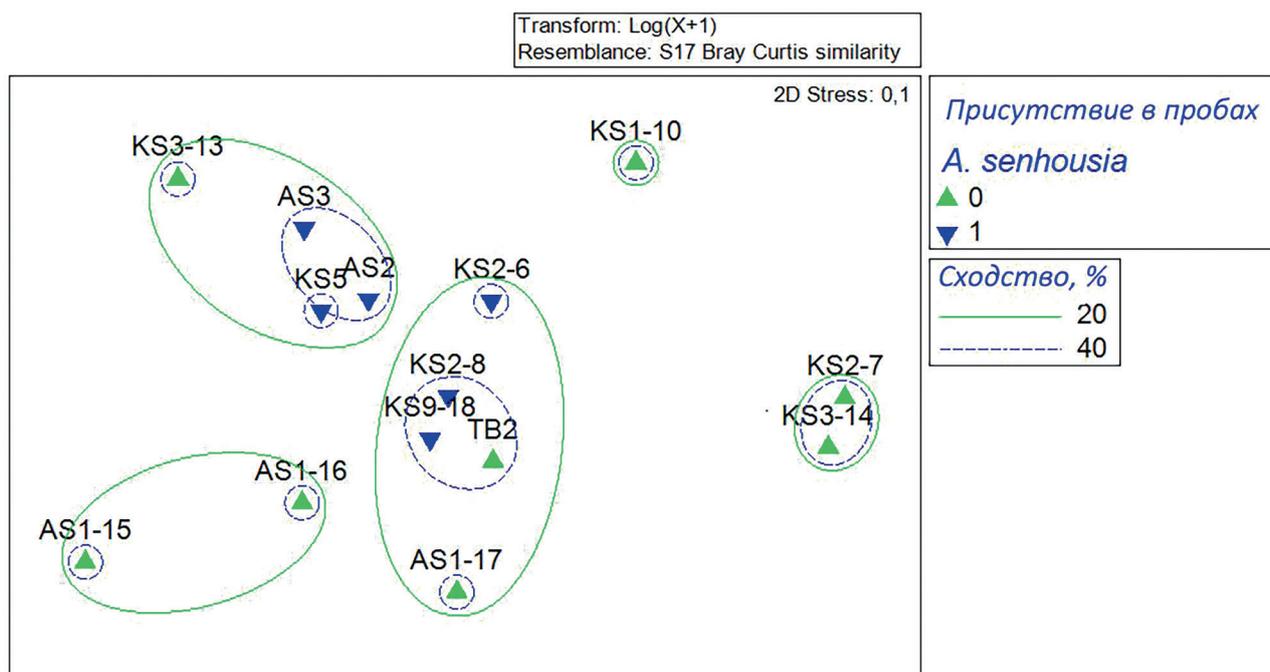
В первую группу (табл. 5) вошли станции AS1-17, TB2, KS2-6, KS2-8 и KS9-18 (среднее сходство в группе 33% по SIMPER,  $\log(x + 1)$  трансформированной биомассы видов) Крымских берегов Керченского пролива, Темрюкского залива (прибрежная зона) и кутовой части Таманского залива. Здесь обнару-

жено 45 видов (5–21 вид на станцию) макрозообентоса. Биомасса на станциях этой группы составляла от 5 до 173 г/м<sup>2</sup>, численность – от 125 до 3575 экз/м<sup>2</sup>. Наибольший вклад в сходство станций (60%) вносил доминант – двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789). Также высокий вклад во внутригрупповое сходство здесь вносили *M. lineatus* (21%) и *A. senhousia* (11%). Максимальная численность *A. senhousia* в этом сообществе была отмечена в районе Аршинцевской косы (станция KS2) на глубине 0.5 м вблизи тростниковых плавней на песчаном дне (304 экз/м<sup>2</sup>). *Arcuatula senhousia* не была обнаружена в дночерпательных пробах этой группы (TB2, AS1-17), но обнаружена в других биотопах на этих станциях (в зарослях макрофитов).

Станции второй группы (рис. 6, см. табл. 5) были расположены в северной части Керченского пролива близ косы Чушка (отбор ручным дночерпателем, 0.04 м<sup>2</sup>, станции KS5, KS3-13) и в южной части Азовского моря (дночерпатель Петерсена с площадью раскрытия 0.1 м<sup>2</sup>, станции AS2, AS3). Сообщество макробентоса здесь насчитывало 52 вида (6 и 17 видов в Керченском проливе, 26 и 34 вида на станцию в Азовском море).

Биомасса макрозообентоса на станциях этой группы составляла 156–4830 г/м<sup>2</sup>, а численность – 250–6730 экз/м<sup>2</sup>. Основной вклад во внутригрупповое сходство станций второй группы (среднее внутригрупповое сходство 39% по SIMPER) вносил чужеродный двустворчатый моллюск *A. kagoshimensis* (вклад во внутригрупповое сходство 67%). Кроме того, в сходство станций вносили вклад также аборигенные виды двустворчатых моллюсков: *M. lineatus* (9%), *C. glaucum* (6%) и *M. galloprovincialis* (6%), и один аллохтонный вид – усконогий рак *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) (4%). Доминирующими видами были *A. kagoshimensis* (достигал 94% от общей биомассы) и *M. lineatus* (68% от общей численности). На *A. senhousia* приходилось менее 1% численности и биомассы сообщества. Всего в этом биоценозе было обнаружено 9 экз. *A. senhousia*.

На станциях KS2-7, KS3-14, AS1-15, AS1-16, KS1-10 вид *A. senhousia* отмечен не был (см. табл. 5, биоценозы 3–5). На двух из них доминирующими таксонами были мелко-размерные виды ракообразных и совсем не отмечено моллюсков (KS3-14, KS2-7 и AS1-15). Общая биомасса бентоса на этих станциях была низкой (0.01–0.03 г/м<sup>2</sup>). На стан-



**Рис. 6.** Ординация станций методом неметрического многомерного шкалирования nMDS, построенная на основании матриц сходства с использованием индекса Брея – Кёртиса для log(x + 1)-трансформированной биомассы (станции, где были найдены экземпляры *Arcuatula senhousia*, отмечены синим цветом).

**Таблица 5.** Количественные характеристики макрозообентос рыхлых грунтов, полученных с помощью дночерпателя, и значения абиотических факторов. 0 – отсутствие, 1 – присутствие *Arcuatula senhousia*. Д.О. – данные отсутствуют

Биоценоз	Станция	B, г/м <sup>2</sup>	S	N, экз/м <sup>2</sup>	J'	H'	<i>A. senhousia</i>	Тип грунта, растительность	T, °C	S, ‰
1	TB2	20.5	12	325	0.91	2.26	0	Мелкий плотный песок, сверху детрит <i>Z. marina</i>	24	Д.О.
	KS2-6	173.4	21	3575	0.45	1.36	1	Чёрный песок, <i>Z. marina</i>	22	17
	KS2-8	60.2	13	1375	0.70	1.80	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	AS1-17	5.5	5	125	0.84	1.36	0	Плотный песок, ракуша		
	KS9-18	39.9	19	7000	0.63	1.85	1	Мелкий, средний песок, ракуша, <i>Cystoseira</i> sp.		18
2	KS3-13	156.8	6	250	0.82	1.47	0	Грунт мелкий плотный песок	19.5	15.8
	AS2	314.1	34	6730	0.64	2.26	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	AS3	1740.1	26	8033	0.44	1.43	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	KS5	4830.4	17	3780	0.39	1.11	1	Д.О.	Д.О.	Д.О.
3	KS2-7	0.01	3	75	0.92	1.01	0	Д.О.	Д.О.	Д.О.
	KS3-14	0.03	4	125	0.88	1.22	0	Д.О.	Д.О.	15.9
4	AS1-15	3.9	4	2800	0.62	0.85	0	Грунт мелкий плотный песок	19.5	12.9
	AS1-16	75.4	7	5125	0.65	1.27	0	Грунт плотный песок, ракуша	Д.О.	Д.О.
5	KS1-10	1.1	10	1263	0.59	1.36	0	Плотный мелкий песок	Д.О.	Д.О.

ции AS1-16 найдены молодёжь *C. glaucum*, а также двустворчатые моллюски *Lentidium mediterraneum* (O. G. Costa, 1830) и *M. lineatus*. Доминировали здесь по биомассе *M. lineatus* и равноногие раки *Lekanesphaera hookeri* (Leach, 1814). Станция KS1-10 (см. табл. 5, биоценоз 5), отобранная в южной части Керченского пролива, группировалась отдельно от всех других. Эта станция характеризовалась преобладанием по биомассе (93%) двух зарывающихся в грунт видов двустворчатых моллюсков – *Abra segmentum* (Récluz, 1843) и *L. mediterraneum*.

**Структура биоценозов макрозообентоса обрастаний макрофитов в местообитаниях *A. senhousia*.** Пробы макрофитов были собраны на четырёх станциях (KS1, KS2, KS9, TB2) для анализа присутствия *A. senhousia* в обрастаниях. На станции KS1 отмечены *Zannichellia* sp. Linnaeus, 1753, KS2 – *Zostera* sp., *Ruppia* sp., *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry, KS9 – *E. crinita*, TB2 – *Stuckenia* sp. На этих станциях отмечено 47 видов макрозообентоса. Доминирующими таксонами были ракообразные (20 видов), полихеты (13 видов) и моллюски (10

видов). Кроме того, на станциях отмечены не идентифицированные до видового уровня экземпляры Tunicata, Anthozoa, Chironomida и Platyhelminthes. *Arcuatula senhousia* (всего 32 экз.) была найдена на всех станциях. По численности в биоценозе макрофитов преобладали ракообразные (60–94% от общей численности). Наиболее многочисленными видами были *Caprella acanthifera* Leach, 1814, *Ericthonius difformis* Milne Edwards, 1830, *Microdeutopus versiculatus* (Bate, 1857) и *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1815). Двустворчатые моллюски составляли от 38 до 92% биомассы. На долю *A. senhousia* приходилось от 10 до 92% общей биомассы и 0.2–3.5% численности. На трёх станциях обнаружен *C. glaucum* (20–32% общей биомассы и 1–4% численности на станциях). Третьим содоминантом сообществ был симбиотрофный двустворчатый моллюск *Loripes orbiculatus* Poli, 1795, который отмечен на станции TB2 (в Таманском заливе у пос. Сенной).

**Структура биоценозов макрозообентоса скальных субстратов в местообитаниях *A. senhousia*.** Количественный отбор проб на скальных субстратах (боковые поверхности

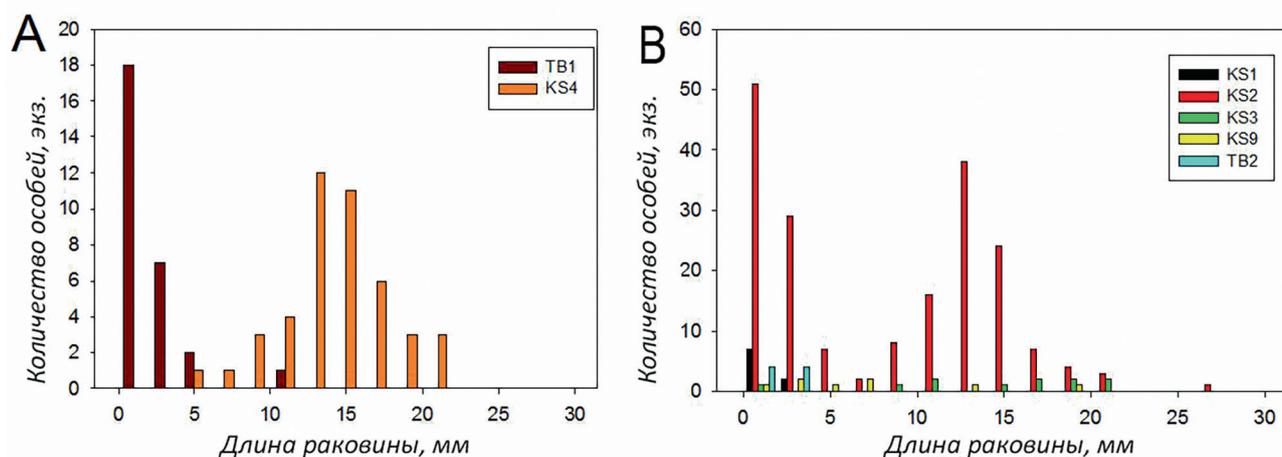
валунов в зоне прибоя) был выполнен в двух точках: в Таманском заливе (ТВ1) и Керченском проливе (KS6) в ноябре 2021 г. Биомасса макрозообентоса составила 2002 и 3319 г/м<sup>2</sup> соответственно, численность – 250 000 и 100 000 экз/м<sup>2</sup>. На обоих участках доминировали *M. lineatus* (96–99% биомассы и численности). В Таманском заливе обнаружено семь видов беспозвоночных (двустворчатые моллюски *M. lineatus*, *Irus irus* (Linnaeus, 1758), *A. segmentum* и *A. senhousia*, полихета *Polydora cornuta* Bosc, 1802, и усоногий рак *A. improvisus*). Здесь обнаружено 24 экземпляра *A. senhousia*. В Керченском проливе отмечено всего три вида *M. lineatus*, *M. galloprovincialis* и *A. improvisus*, а *A. senhousia* в количественных сборах найдена не была. Однако в качественных пробах в этой точке на нижней стороне валунов найдено несколько экземпляров *A. senhousia*, прикрепившейся к створкам другого вселенца, – тихоокеанской гигантской устрицы (*Magallana gigas* (Thunberg, 1793)) (KS8).

**Обрастание раковин моллюсков.** Еще одним субстратом для *A. senhousia* являются раковины крупного двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*. Массовое поселение последнего было отмечено в прибрежной зоне косы Чушка (KS4). Берег этой косы со стороны Керченского пролива представлял собой прибойный песчаный пляж с валами из выброшенных штормами раковин моллюсков (преимущественно *A. kagoshimensis*, *C. glaucum*, *Mya arenaria*, L. 1758). На рас-

стоянии около 50 м от берега в море располагался подводный вал. Массовое поселение анадар отмечено на глубине 1–2 м на ближайшей к берегу стороне вала. Анадары располагались в грунте наполовину погружёнными в песок. Задний край их раковины выступал над субстратом. Выступающая часть раковин обрастала нитчатками (*Cladophora* sp.). Из 104 особей *A. kagoshimensis*, собранных в выбросах, на 14 были обнаружены одна-две особи *A. senhousia*, образовавших коконы из водорослей и собственных биссусных нитей. Ещё 29 экз. *A. senhousia* найдены в водорослях, отпавших от раковин анадар при транспортировке в лабораторию, а также в друзах *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*.

**Размерный состав поселений азиатских мидий.** Длина раковины *A. senhousia* в исследованных районах составляла 0.5–28.0 мм (см. табл. 1, рис. 7, А, В). Максимальная длина раковины была отмечена у особей, собранных в сентябре 2019 г. на Аршинцевской косе в Керченском проливе (KS2). Молодь встречалась повсеместно.

Исследование размерной структуры было выполнено для семи поселений вида (где найдено более 10 особей вида). На скальных грунтах Таманского залива в районе пос. Тамань (ТВ1) найдена в основном молодь с длиной раковины 0–5 мм. Кроме того, был найден один экземпляр с длиной раковины 10 мм. Более крупные экземпляры отмечены не были (рис. 7, А). В Керченском проливе (KS4) в июле 2021 г. встречались особи с дли-



**Рис. 7.** Размерно-частотные гистограммы длин раковин *Arcuatula senhousia* из поселений на твёрдых субстратах (ТВ1) и на раковинах *Anadara kagoshimensis* (KS4) (А); структура поселений в различных точках на рыхлых грунтах (В).

ной раковины от 5.0 до 20.5 мм, преобладал размерный класс 12–15 мм. Поселения вида на рыхлых грунтах Таманского залива (ТВ2), центральной части Азовского моря (AS3) и Керченского пролива в районе поселка Набережное (KS1) включали только молодь (до 5 мм). На Аршинцевской косе (KS2) в сентябре 2019 г. были обнаружены два основных размерных класса: моллюски с длиной раковины 0–5 мм и 10–18 мм (см. рис. 7, В). Сходная картина наблюдалась и в Жуковке (KS9, см. рис. 7, В).

### Обсуждение

Наше исследование представляет собой первую молекулярно-генетическую идентификацию и анализ генетического разнообразия азиатской мидии в Азовском море. Высокий процент сходства полученных последовательностей с данными из других регионов подтверждает присутствие инвазивного вида *Arcuatula senhousia* в изученных биоценозах. А полученные в исследовании последовательности в дальнейшем можно использовать для мониторинга распространения и изучения биологии данного вида в новом водоёме с помощью методов метагеномики [Rey et al., 2020].

Генетическая структура популяции была неоднородной. Среди последовательностей присутствовали митохондриальные линии самцов и самок. Сопоставление распределения линий с половой структурой выборки отсеквенированных особей, полученной гистологическими методами (давленные препараты), показало, что наличие признаков гетероплазмии в основном совпадает с реальным полом. Однако большинство последовательностей, полученных для самцов, относятся к митохондриальным линиям самок. В силу стохастических процессов на начальных этапах ПЦР-реакции у образцов с гетероплазмией (самцов) могла происходить преимущественная амплификация участка генома митохондрий линии самок. Поэтому оценку соотношения полов на основании анализа последовательностей следует проверять с помощью гистологического исследования коллекционного материала (например, с использованием методики давленных препаратов).

Однако применение ПЦР в реальном времени с использованием специфических зондов может дать более точный и быстрый метод определения пола у данных видов, например, на ранних стадиях развития, когда морфологическая идентификация половых клеток затруднительна [Passamonti et al., 2011].

Разнообразие азовоморской популяции митохондриальных линий самок довольно велико и сопоставимо с разнообразием популяций у Тихоокеанского побережья Северной Америки США [Asif, Krug, 2012], несмотря на гораздо больший географический охват во втором случае. По-видимому, популяция проходит через этап демографической экспансии (отклонения от модели экспансии для азовоморской популяции недостоверны). Ранее было показано, что у берегов США наблюдается неодинаковое распределение гаплогрупп в северной и южной популяциях [Asif, Krug, 2012]. Авторы предполагают, что причиной такой подразделённости может быть либо происхождение северной и южной популяции из разных источников, либо результат отбора определённых линий, адаптированных к определённым условиям обитания, различающимся в двух регионах. В популяции Азовского моря, как и в выборке из Адриатического моря, одновременно встречаются последовательности северных и южных американских популяций, а также несколько уникальных гаплотипов. Это позволяет предположить, что, возможно, все эти популяции связаны между собой либо источником происхождения, либо сохраняющимся потоком генов в настоящее время. Недостаточность исследования генетического разнообразия популяций *A. senhousia* в нативных регионах (западная Пацифика) не позволяет в настоящее время строить гипотезы расселения. Возможно, азовоморская популяция является результатом многократных вселений, происходящих непрерывно.

До конца остаётся не решённым вопрос о времени проникновения вида в Азовское море. Акватория Азовского моря является одной из наиболее интенсивно исследуемых. Гидробиологические сборы в центральных областях этого бассейна ведутся на регулярной основе с 1951 г. [Старк, 1960; Некрасова,

1977; Студеникина и др., 1998; Живоглядова и др., 2021]. Прибрежные работы по изучению биоценозов макрозообентоса и макрофитобентоса Таманского залива и Керченского пролива проводятся на регулярной основе с 2003 г. [Головкина, Набоженко, 2012; Фашук и др., 2012; Спиридонов и др., 2016; Kolyuchkina et al., 2019; Копий и др., 2022]. Работы по изучению популяции *Anadara kagoshimensis* на косе Чушка проводились с 2008 г. [Колочкина и др., 2020]. Таким образом, нельзя считать, что макрозообентос Керченского пролива, Таманского залива и Южной части Азовского моря малоизучен. Однако лишь в 2015 г. в сообществах макрозообентоса была отмечена *A. senhousia* [Ковалёв и др., 2017]. Этот вид мог быть ошибочно отождествлен с аборигенными митилидами только на самых ранних ювенильных стадиях [Zhulidov et al., 2021]. Поэтому, сомнительно, что он был пропущен при анализе проб, собранных в этом районе до 2015 г. Для *A. senhousia* характерен чрезвычайно быстрый рост: за шесть месяцев она могла достигать размера 10 мм [Morton, 1974]. По-видимому, инвазия в Азовское море действительно могла произойти в середине 2010-х годов. По всей видимости, сейчас мы действительно наблюдаем начальные этапы его инвазии в Азовское море [Zhulidov et al., 2021].

Настоящее исследование позволило показать, что скорость распространения этого вида чрезвычайно велика. В течение четырёх лет после первой находки упоминания о новых районах обнаружения *A. senhousia* были редки, а сами находки относились в основном к ювенильным стадиям. Впервые высокоплотные разноразмерные поселения этого вида в Азовоморском регионе были отмечены в ходе настоящих исследований на Аршинцевской косе, в прибрежных водах Керченского пролива (коса Чушка) и Таманском заливе. По всей видимости, это объясняется высокой скоростью роста особей этого вида и ранним достижением половой зрелости. Так, в прибрежных водах Южной Калифорнии особи *A. senhousia* за первый год вырастали как минимум на 25 мм, а менее чем за два года достигали длины 32 мм [Crooks, 1996]. Сходные показатели роста были получены для особей из

Индии [George and Balakrishnan Nair, 1974], Китая [Guan et al., 1989] и Японии [Tanaka, 1978]. Известно, что предельный возраст *A. senhousia* не превышает двух лет [Otero et al., 2013], а наибольшие размеры вида в нативном ареале достигают 35–40 мм [Huber, 2010; Скарлато, 1981]. Можно предположить, что в ходе нашего исследования в 2019–2021 гг. были найдены как особи первого года жизни, так и особи с возрастом около одного года или более, соответствующие размерным классам 0–5 и 10–20 мм. Даже особи с длиной раковины 7 мм имели зрелые гонады, по всей видимости, они могли размножаться уже на первом году жизни. Бимодальность размерной структуры поселений, отмеченная в 2019 и 2021 гг., наличие всех переходных стадий и зрелых гонад у особей разного размера могут служить косвенным свидетельством начинающегося процесса натурализации вселенца в южной части Азовского моря.

Как в нативном регионе [Yamamuro et al., 2010], так и в регионах инвазии (восточное побережье США [Reusch, Williams, 1998], Средиземное море [Mistri, Munari, 2013] и атлантическое побережье Франции [Bernard et al., 2020]) *A. senhousia* образует плотные скопления – маты (до 4500 экз/м<sup>2</sup>). Причём плотные маты в средиземноморских лагунах она образовала уже через год после первого обнаружения вида [Mistri et al., 2001]. Азиатская мидия обладает чрезвычайно быстрым метаболизмом и высокой скоростью экскреции; этот вид является источником фосфатов и аммония [Magni et al., 2000], что в плотных скоплениях может приводить к изменению трофности вод и вызывать изменения в сообществах. Модельные расчёты показали, что этот вид также может усиливать эмиссию углекислого газа [Mistri, Munari, 2013]. В связи с этим встаёт вопрос о возможном воздействии этого вида на местные экосистемы Азовского моря.

В настоящее время образование высокоплотных скоплений этого вида в Азовском море не выявлено. В первую очередь это связано с его недавней инвазией. Образование плотных матов и распространение азиатских мидий регулируются рядом абиотических и биотических факторов: солёностью, темпе-

ратурным режимом, волновым воздействием и присутствием хищников [Yamamuro et al., 2010]. Одним из лимитирующих факторов инвазии азиатских мидий является режим солёности. Вид может обитать в диапазоне от 7 до 40‰ [Chiba, 1977]. Оптимум для вида составляет 10–17‰, а максимальная численность обнаружена при солёности 12.8–17.3‰ [Hosozawa et al., 2020]. В Азово-Черноморском регионе азиатская мидия обнаружена при солёности от 13.4 до 17.7‰ [Zhulidov et al., 2021; наст. иссл.]. При солёности ниже 13‰ азиатские мидии здесь обнаружены не были. В современных условиях повышения солёности [Бердников и др., 2024] следует ожидать расселение этого вида в Азовском море. В Чёрном море его появление возможно в опреснённых районах: в эстуарных зонах, заливах и лагунах. Отсутствие азиатских мидий в пробах из Темрюкского залива близ устья р. Кубань (станция AS1) могло быть связано именно с пределами её толерантности к солёности. Интенсивное судоходство между Азовским и Каспийским морями может привести к проникновению азиатской мидии и в Каспийский бассейн. Помешать этому может низкая солёность северного Каспия, однако в свете продолжающегося падения уровня моря можно ожидать и повышения солёности в этом бассейне [Гинзбург и др., 2021], а следовательно, и возникновения более благоприятных условий для вселения азиатских мидий.

Распространение азиатских мидий определяется прибойностью [Kurata, Hiratsuka, 2018]. Установлено, что наибольшей численности этот вид достигает в мелководных полузакрытых лагунах и заливах [Crooks, 1996; Yamamuro et al., 2010]. Эта тенденция подтверждается и данными наших исследований: поселения с наибольшей численностью отмечены в районе полузамкнутого солонатоводного водоёма у Аршинцевской косы и в полузакрытом Таманском заливе. Маты *A. senhousia* на рыхлых субстратах разрушаются при воздействии сильных волн [Kurata, Hiratsuka, 2018]. Таким образом, зона постоянного интенсивного волнового воздействия – неблагоприятный район для возникновения высокоплотных поселений *A. senhousia*. Так,

в настоящем исследовании на открытом для воздействия волн побережье косы Чушка азиатские мидии обнаружены только у подножия валунов. Аналогичный биотоп в Таманском заливе был меньше подвержен волновому воздействию из-за большей закрытости; азиатские мидии найдены здесь на боковых сторонах валунов непосредственно в зоне прибоя.

Другим лимитирующим фактором расселения *A. senhousia* может быть температура воды. В Керченском проливе и Азовском море этот показатель изменяется в широких пределах в течение года. Взрослые особи азиатской мидии выживают при температуре не менее 0.6 °C [Lee et al., 1983], однако их личинки не могут оседать при температуре ниже 15 °C. Это препятствует их расселению, хотя популяция и сохраняется в течение зимы [Kimura, Sekiguchi, 1996]. В нативном регионе (южная часть Японского моря) с ноября по май температура воды снижается до 15 °C и менее, и оседание *A. senhousia* может осуществляться лишь с мая по ноябрь [Hosozawa et al., 2020]. Температура воды в Керченском проливе и южной части Азовского моря не опускается ниже 1.6 °C, а превышает значение 15 °C лишь с мая по октябрь [Единая... www.esimo.ru]. Поэтому расселение азиатских мидий здесь возможно лишь в тёплые месяцы, как и в нативном регионе. Предположительно, этот фактор ограничит её популяцию от взрывного роста, который наблюдался в круглогодично тепловодных средиземноморских лагунах [Mistri, 2002; Munari, 2008].

Взрывному росту численности азиатских мидий в Азовоморском регионе может препятствовать их потребление хищниками: беспозвоночными, рыбами и околоводными птицами [Yamamuro et al., 2010]. Азовское море — мелководный бассейн, характеризующийся высокой первичной продукцией [Экологический атлас, 2019]. Это один из важнейших районов коммерческого рыболовства. Основной бентоядной рыбой в современный период осолонения стал бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) [Фроленко и др., 2019]. Не исключено, что азиатская мидия, отличающаяся тонкостенной раковиной, станет одним из видов, обе-

спечивающих основной пищевой ресурс бентоядных рыб. Возможно, именно этот фактор будет регулировать численность вселенца на следующих этапах инвазии.

Еще одним фактором, обеспечивающим успех натурализации и роста плотности этого инвазивного вида, является видовой состав сообществ в регионе вселения, их устойчивость при вселении новых видов и наличие свободной экологической ниши [Zhulidov et al., 2021]. Типы сообществ, в которых азиатская мидия встречается в Японии [Yamamuro et al., 2010], Средиземноморье [Mistri, Munari, 2013] и Азовском море [Копий и др., 2022; настоящее исследование], весьма сходны. Доминирующими видами являются крупные двустворчатые моллюски *C. glaucum* и *A. kagoshimensis*, брюхоногие моллюски *Peringia ulvae* (Pennant, 1777), полихета *Polydora* sp. и амфиподы *Microdeutopus gryllotalpa*. Кроме того, как в нативном, так и в регионе инвазии азиатская мидия предпочитает защищённые местообитания [Hamza et al., 2022]. В наших исследованиях он обнаружен как на открытом побережье, так и в защищенных от волн районах. Но на открытых участках вид населяет только укрытия: нижнюю сторону валунов, луга морских трав и нитчатые водоросли, прикрепляющиеся к двустворчатым моллюскам крупных размеров, обитающим в поверхностном слое грунта. *Arcuatula senhousia* не была отмечена в сообществах, где доминируют глубоко закапывающиеся подвижные виды (*Abra segmentum*). Таким образом, азиатская мидия в Азовском море отмечена преимущественно как организм-обрастатель. В нативном регионе (Гонконг) [Morton, 1974] этот вид населяет верхний слой грунта, образуя вокруг себя плотный кокон из собственного биссуса, как и некоторые родственные роды митилид (*Musculus* spp.). В инвазивном ареале вид, напротив, ведёт эпибентосный образ жизни [Mistri, 2004]. Это может быть связано с большей доступностью ниш в эпибентосных сообществах, чем в сообществах инфауны. В Азовском море и Керченском проливе в современный период осолонения и понтизации такие ниши могут возникать за счёт увеличения в Азовском море роли крупноразмер-

ных двустворчатых моллюсков, ведущих малоподвижный полупогружённый в субстрат образ жизни [Ревков, Болтачева, 2021]. Среди таких видов – вселенцы *A. kagoshimensis* и гигантская устрица *Magallana gigas*, а также нативный вид – *Mytilus galloprovincialis*.

### Заключение

Проведена генетическая идентификация чужеродного вида *Arcuatula senhousia* в Азовском море. Выявлено высокое генетическое разнообразие азовоморской популяции, сопоставимое с большими выборками из других регионов. Наибольшее сходство последовательностей получено с образцами из Италии и США, где этот вид также является инвазионным. Можно предположить смешанное происхождение популяции в Азовском море.

Разноразмерная структура поселений и высокие показатели численности *A. senhousia* в исследованных районах Азовского моря указывают на начинающийся процесс натурализации вида.

Основными факторами, лимитирующими расселение азиатской мидии в Азовском море, с высокой вероятностью являются низкая солёность, низкая температура вод в зимний период и высокий пресс хищников (придонных рыб и водных и околоводных птиц).

Поскольку *A. senhousia* включена в список Самых опасных инвазионных видов России, необходим дальнейший мониторинг популяции этого вида в Азово-Черноморском регионе с особым вниманием к лагунам, заливам и другим полузамкнутым акваториям. Возможно проникновение азиатской мидии в Каспийское море с балластными водами или обрастаниями судов при продолжении повышения его солёности.

### Источники финансирования

Работа выполнена при поддержке Государственного задания: ИО РАН № FMWE-2024-0021 «Структурно-функциональная организация, биологическая продуктивность и механизмы современной климатической и антропогенной изменчивости морских и океанических экосистем; экосистемы Арктического бассейна и морей России в современных условиях, биоресурсный потенциал океани-

ческих и морских экосистем», ФИЦ ИнБЮМ «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения», регистрационный № 124022400148-4, ФГБНУ «ВНИРО» по теме № 076-00007-22-00.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

### Список литературы

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: КМК, 2004. 436 с.
- Андрулионис Н.Ю., Завьялов И.Б., Рождественский С.А. Основной ионный состав вод Керченского пролива и прилегающих акваторий // Морской гидрофизический журнал. 2024. Т. 40, № 1. С. 87–107.
- Аносов С.Е. Характеристика фауны Азово-Черноморского бассейна. Качественные и количественные изменения за последнее столетие: автореф. дис. ... канд. биол. наук, спец. 03.02.10 «Гидробиология». М.: ФГБНУ «ВНИРО», 2016. 23 с.
- Бердников С.В., Кулыгин В.В., Дашкевич Л.В. Причины стремительного роста солёности воды Азовского моря в XXI веке // Морской гидрофизический журнал. 2024. Т. 39, № 6. С. 760–778.
- Варігін, О. Таксономічна структура прибережного угруповання обростання, що формується чорноморською мідією *Mytilus galloprovincialis* // Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи). 2020. Т. 12, № 2. С. 217–225.
- Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Серых И.В., Лебедев С.А. Климатические изменения гидрометеорологических параметров Каспийского моря (1980–2020) // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2021. Т. 18, № 5. С. 277–291.
- Головкина Е., Набоженко М. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (Российский сектор) и заливов Таманского полуострова // Вестник южного научного центра РАН. 2012. Т. 8, № 2. С. 53–61.
- Грезе И.И. Амфиподы Чёрного моря и их биология. Киев: Наукова думка, 1977. 156 с.
- Гринцов В.А. Амфиподы Чёрного моря. / под ред. А.Ю. Синев, Е.А. Колесникова. Севастополь: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», 2022. 476 с.
- Единая государственная система информации об обстановке в Мировом океане. – URL: www.esimo.ru
- Елфимова Н.С., Бондарев С.В., Заикина П.М., Хренкин Д.В., Вехов Д.А., Живоглядова Л.А. Новые данные о чужеродных моллюсках в бассейне Азовского моря // Рациональная эксплуатация водных биологических ресурсов: мат. Международной научно-технической конференции. Владивосток: Дальневосточный гос. технич. рыбохозяйственный ун-т, 2023. С. 169–172.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф. Экспансия двустворчатого моллюска *Anadarakagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в Азовском море // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 1. С. 83–94.
- Заика В.Е., Валовая Н., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1990. 208 с.
- Киселева М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004.
- Ковалёв Е.А., Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф. Первая находка двустворчатого моллюска *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) в российской части Азово-Черноморского бассейна // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 3. С. 24–29.
- Колочкина Г.А., Симакова У.В., Дунка Е., Семин В.Л., Птушкин М.Д., Тимофеев В.А., Рязанцев К.М. Продолжительность жизни *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia) в Азово-Черноморском регионе // В сб.: Тр. IX Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2020)». Т. 1 (III). – ПолиПРЕСС, 2020. С. 245–248.
- Копий В.Г., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А., Подзорова Д.В., Ковалёва М.А. Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (Азово-Черноморский бассейн) // Эко-системы. 2022. № 30. С. 69–83.
- Некрасова М. Я. Изменения бентоса Азовского моря под влиянием осолонения // Зоологический журнал. 1977. Т. 56, № 7. С. 983–989.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей: в 3 т. / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Киев: Наукова думка, 1968–1972. 1312 с.
- Орленко А.Н. Тихоокеанская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как аллохтонный вид фауны Чёрного моря // Тр. ЮгНИРО. 2012. Т. 50. С. 129–133.
- Петросян В.Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Хляп Л.А., Рожнов В.В., Осипов Ф.А., Кривошеина М.Г., Фенёва И.Ю., Решетников А.Н., Башинский И.В., Омельченко А.В. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- 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., Болтачева Н.А. Донная фауна юго-западной части Азовского моря: трансформация биоценоза макрозообентоса в начале XXI века // Эко-системы. № 26. 2021. С. 51–66.

- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1967. Т. 87. С. 136-177.
- Санамян К.Э., Санамян Н.П. Метод «изопропанол-минеральное масло» в гистологии // Тр. XIII Международной научной конференции 14–15 ноября 2012 г. 2012. С. 155–159.
- Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Лапина Н.М., Агатова А.И., Торгунова Н.И., Зозуля Н.М., Бондаренко Л.Г., Вишневский С., Радченко С., Рой В.И. Комплексные экологические исследования Керченского пролива и Таманского залива после катастрофы танкера с мазутом (2007–2010 гг.) // Тр. ВНИРО. 2013. Т. 150. 65–77.
- Симакова У.В., Ковалёва М.А., Семин В.Л., Тимофеев В.А., Копий В.Г., Колючкина Г.А. Инвазивный двустворчатый моллюск *Arcuatula senhousia* в Керченском проливе: новый этап инвазии // Морские исследования и образование (MARESEDU-2021): тр. X Международной научно-практической конференции, 25–29 октября 2021 г., Москва, РФ. Тверь: ПолиПРЕСС, 2021. Т. 2 (III). С. 218–223.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северо-западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с.
- Спирidonov В.А., Колючкина Г.А., Беляев Н.А., Басин А.Б., Козловский В.В. Современное состояние макрозообентоса ультрамелководной зоны Таманского залива Азовского моря // Океанология. 2016. Т. 56, № 2. С. 266–277.
- Старк И.Н. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море // Тр. АзНИИРХ. 1960. Т. 1, № 1. С. 167–229.
- Студеникина Е.И., Воловик С.П., Толоконникова Л.И., Фроленко Л.Н., Селиванова Е.В. Характеристика донных сообществ Азовского моря в современный период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна: сб. науч. тр. (1996–1997 гг.). Ростов-на-Дону, 1998. С. 67–77.
- Фашук Д.Я., Флинт М.В., Кучерук Н.В., Литвиненко Н.М., Терентьев А.С., Ковальчук К.С. География макрозообентоса Керченского пролива: динамика распределения, структуры и показателей уровня развития // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2012. № 3. С. 94–108.
- Фроленко Л.Н., Живоглядова Л.А., Ковалёв Е.А. Состояние кормовой базы рыб-бентофагов Азовского моря // Вопросы рыболовства. 2019. Т. 20, № 1. С. 49–58.
- Шаловенков Н.Н. Тенденции вселения чужеродных видов зообентоса в Чёрное море // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Т. 13, № 1. С. 72–80.
- Экологический атлас. Чёрное и Азовское моря / ПАО «НК «Роснефть», ООО «Арктический научный центр», Фонд «НИР». М.: Фонд «НИР», 2019. 464 с.
- Asif J.H., Krug P.J. Lineage distribution and barriers to gene flow among populations of the globally invasive marine mussel *Musculista senhousia* // Biological Invasions. 2012. Vol. 14. P. 1431-1444.
- Bachelet G., Blanchet H., Cottet M., Dang C., de Montaudouin X., de Moura Queirós A., Gouillieux B., Lavesque N. A round-the-world tour almost completed: first records of the invasive mussel *Musculista senhousia* in the north-east Atlantic (southern Bay of Biscay) // Marine Biodiversity Records. 2009. Vol. 2. P. e119.
- Bernard G., Kauppi L., Lavesque N., Ciutat A., Grémare A., Massé C., Maire O. An Invasive Mussel (*Arcuatula senhousia*, Benson 1842) Interacts with Resident Biota in Controlling Benthic Ecosystem Functioning // Journal of marine science and engineering. 2020. Vol. 8, No 12. P. 963.
- Breton S., Beaupre H.D., Stewart D.T., Hoeh W.R., Blier P.U. The unusual system of doubly uniparental inheritance of mtDNA: isn't one enough? // Trends in genetics. 2007. Vol. 23, No 9. P. 465-474.
- Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability // Biometrics. 1987. P. 783-791.
- Chartosia N., Anastasiadis D., Bazairi H., Crocetta F., Deidun A., Despalatovic M., Martino V. D., Dimitriou N., Dragičević B., Dulčić J., Durucan F., Hasbek D., Ketsilis-Rinis V., Kleitou P., Lipej L., Macali A., Marchini A., Ousselam M., Piraino S., Stancanelli B., Theodosiou M., Tiralongo F., Todorova V., Trkov D., Yapici S. New mediterranean biodiversity records (July 2018) // 2018.
- Chiba K. On the ecology of bivalve *Musculista senhousia* // Kaiyo Kagaku (Marine Science). 1977. Vol. 4, No 4. P. 13-17.
- Clarke K., Gorley R. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, 2006. 192 p.
- Clement M., Snell Q., Walker P., Posada D., Crandall K. TCS: estimating gene genealogies // Proceedings of the 16th International Parallel and Distributed Processing Symposium. Vol. 311. Fort Lauderdale, FL, 15–19 April 2002. 2004. P. 1110-1116.
- Crooks J.A. Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia* // Marine Ecology Progress Series. 1998. Vol. 162. P. 137-152.
- Crooks J.A. The population ecology of an exotic mussel, *Musculista senhousia*, in a southern California bay // Estuaries. 1996. Vol. 19. P. 42-50.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary bioinformatics. 2005. Vol. 1. P. 117693430500100003.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol. Mar. Biol. Biotechnol., 3: 294-299 // Link: <https://biVol.1y/2x9R9WL>. 1994.
- George E.L., Balakrishnan Nair N. The growth rates of the estuarine mollusc *Musculista arcuatula* Yamamoto and Habe (Bivalvia: Mytilidae) // Hydrobiologia. 1974. Vol. 45. P. 239-248.
- Grintsov V., Sezgin, M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea, 2011.
- Guan F., Han Y., Qu W. On the habitat on growth of *Musculus senhousi* (Benson) // Journal of Fisheries of China. 1989. Vol. 13, No 3. P. 181-188.

- Hamza H., Beya Mammeria A., Bain A., De Wit R., Klein J. First record of the invasive Asian date mussel *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) in El Mellah Lagoon (Southern coast of Algerian Basin, Western Mediterranean) // *BioInvasions Records*. 2022. Vol. 11, No. 3. P. 686-699.
- Hebert P.D., Cywinska A., Ball S.L., DeWaard J.R. Biological identifications through DNA barcodes // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2003. Vol. 270, No. 1512. P. 313-321.
- Hosozawa T., Kunii H., Nakamura M., Ojima T., Sugiyama Y., Yamaguchi K. Spatial, temporal and vertical variation of distribution and major habitats in Asian mussel (*Arcuatula senhousia*) in a brackish river along Sea of Japan // *Plankton and Benthos Research*. 2020. Vol. 15, No. 2. P. 121-131.
- 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.
- Kartavtsev Y.P., Masalkova N.A. Structure, Evolution, and Mitochondrial Genome Analysis of Mussel Species (Bivalvia, Mytilidae) // *International Journal of Molecular Sciences*. 2024. Vol. 25, No. 13. P. 6902.
- Kimani E., Mavuti K., Mukiyama T., Wambiji N. Macrofauna settlement on pearl oyster collectors in Kenya: seasonality and abundance // *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*. 2008. Vol. 7, No. 1.
- KIMURA T., Sekiguchi H. Effects of temperature on larval development of two mytilid species and their implication // *Venus (Japanese Journal of Malacology)*. 1996. Vol. 55, No. 3. P. 215-222.
- Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Spiridonov V.A., Zalota A.K., Biryukova S.V., Basin A.B., Simakova U.V., Nabozhenko M.V. The resilience of macrozoobenthos of boreal coastal lagoons to non-indigenous species invasion: A case study of Taman Bay (the Sea of Azov) // *Regional Studies in Marine Science*. 2019. Vol. 28. P. 100573.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Molecular biology and evolution*. 2018. Vol. 35, No. 6. P. 1547-1549.
- Kurata K., Hiratsuka J. Spatiotemporal changes in distributions of the two dominant bivalve species in an estuarine river connecting two brackish lakes, Japan // *Marine Biology Research*. 2018. Vol. 14, No. 5. P. 484-496.
- Lee J.H., Hong J.-S., Yi S.K. Studies on the benthic fauna on Garolim Bay, Korea // *한국해양학회지*. 1983. Vol. 18, No. 2. P. 111-116.
- Lee J., Kwon S., Ubagan M.D., Lee T., Shin S. Genetic Diversity and Population Dynamics of Invasive *Ascidella aspersa*: Insights from Cytochrome Oxidase Subunit I and 18S rDNA Analyses in Korean and Global Populations // *Water*. 2023. Vol. 15, No. 22. P. 3886.
- Leigh J.W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction // *Methods in ecology and evolution*. 2015. Vol. 6, No. 9. P. 1110-1116.
- Magni P., Montani S., Takada C., Tsutsumi H. Temporal scaling and relevance of bivalve nutrient excretion on a tidal flat of the Seto Inland Sea, Japan // *Marine Ecology Progress Series*. 2000. Vol. 198. P. 139-155.
- Micu D. Annotated checklist of the marine Mollusca from the Romanian Black Sea // *International Workshop on the Black Sea Benthos*. 2004. P. 18-23.
- Mistri M. Ecological characteristics of the invasive Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in the Sacca di Goro (Adriatic Sea, Italy) // *Estuaries*. 2002. Vol. 25. P. 431-440.
- Mistri M. Effect of *Musculista senhousia* mats on clam mortality and growth: much ado about nothing? // *Aquaculture*. 2004. Vol. 241, No. 1-4. P. 207-218.
- Mistri M., Fano E., Rossi R. Redundancy of macrobenthos from lagoonal habitats in the Adriatic Sea // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. Vol. 215. P. 289-296.
- Morton B. Some aspects of the biology, population dynamics, and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia, Mytilidae) // *Pacific science*. 1974. Vol. 28. P. 19-33.
- Munari C., Rossetti E., Mistri M. Shell formation in cultivated bivalves cannot be part of carbon trading systems: a study case with *Mytilus galloprovincialis* // *Marine environmental research*. 2013. Vol. 92. P. 264-267.
- Munari P. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 611. P. 29-43.
- Nahor O., Luzzatto-Knaan T., Israel Á. A new genetic lineage of *Asparagopsis taxiformis* (Rhodophyta) in the Mediterranean Sea: As the DNA barcoding indicates a recent Lessepsian introduction // *Frontiers in Marine Science*. 2022. Vol. 9. P. 873817.
- Nucleotide [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information; [1988] – [cited 2024/08/01]. – URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>
- Ojaveer H., Olenin S., Narščiūsis A., Florin A.-B., Ezhova E., Gollasch S., Jensen K.R., Lehtiniemi M., Minchin D., Normant-Saremba M. Dynamics of biological invasions and pathways over time: a case study of a temperate coastal sea // *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19. P. 799-813.
- Otero M., Cebrian E., Francour P., Galil B., Savini D. Monitoring marine invasive species in Mediterranean marine protected areas (MPAs): a strategy and practical guide for managers // *IUCN, Malaga*. 2013. Vol. 136.
- Overview of 2004/05 Rapid Assessment Shore and Channel Surveys for Exotic Species in San Francisco Bay. / Cohen A. N.: San Francisco Estuary Institute San Francisco, 2005.
- Passamonti M. An unusual case of gender-associated mitochondrial DNA heteroplasmy: the mytilid *Musculista senhousia* (Mollusca Bivalvia) // *BMC Evolutionary Biology*. 2007. Vol. 7. P. 1-11.
- Passamonti M., Ricci A., Milani L., Ghiselli F. Mitochondrial genomes and Doubly Uniparental Inheritance: new insights from *Musculista senhousia* sex-linked mitochondrial DNAs (Bivalvia Mytilidae) // *BMC genomics*. 2011. Vol. 12, No 1. P. 1-19.
- Ratnasingham S., Hebert P.D. A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system // *PloS one*. 2013. Vol. 8, No 7. P. e66213.
- Report of the regional workshop to facilitate the description

- of ecologically and biologically significant marine areas in the Black Sea and the Caspian Sea. Baku, 24–29 April 2017. 2018.
- Reusch Vol. B., Williams S.L. Variable responses of native eelgrass *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* // *Oecologia*. 1998. Vol. 113. P. 428-441.
- Rey A., Basurko O.C., Rodriguez-Ezpeleta N. Considerations for metabarcoding-based port biological baseline surveys aimed at marine nonindigenous species monitoring and risk assessments // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10, No. 5. P. 2452-2465.
- Schneider S., Excoffier L. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA // *Genetics*. 1999. Vol. 152, No. 3. P. 1079-1089.
- Schubart P.D., Deli T., Mancinelli G., Cilenti L., Gil Fernández A., Falco S., Berger S. Phylogeography of the Atlantic blue crab *Callinectes sapidus* (Brachyura: Portunidae) in the Americas versus the Mediterranean Sea: Determining origins and genetic connectivity of a large-scale invasion // *Biology*. 2022. Vol. 12, No. 1. P. 35.
- Sgro L., Turolla E., Rossi R., Mistri M. Sexual maturation and larval development of the immigrant Asian date mussel, *Musculista senhousia*, in a Po River deltaic lagoon // *Italian Journal of Zoology*. 2002. Vol. 69, No. 3. P. 223-228.
- Sievers F., Barton G.J., Higgins D.G. Multiple sequence alignments // *Bioinformatics*. 2020. Vol. 27. P. 227-250.
- Slack-Smith S., Brearley A. *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia (Mollusca: Mytilidae) // *Records of the Western Australian Museum*. 1987. Vol. 13, No. 2. P. 225-230.
- Tanaka M. Ecological studies on benthic macrofauna in Tomoe Cove, Amakusa, 2: Production of *Musculista senhousia* (Bivalvia, Mytilidae) // *Bulletin of Amakusa Marine Biological Laboratory*. 1978. Vol. 4. P. 215-233.
- Varigin A.Y. Possible consequences of the invasion of the alien mollusk *Arcuatula senhousia* (Bivalvia, Mytilidae) in the Black Sea // *Book of Abstracts of the 1st International Scientific Conference “Alien species of animals, fungi and plants in Belarus and neighboring countries”*. Minsk, 2021. P. 114-115.
- von Cräutlein M., Korpelainen H., Pietiläinen M., Rikkinen J. DNA barcoding: a tool for improved taxon identification and detection of species diversity // *Biodiversity and conservation*. 2011. Vol. 20. P. 373-389.
- Wallentinus I., Nyberg P.D. Introduced marine organisms as habitat modifiers // *Marine pollution bulletin*. 2007. Vol. 55, No. 7-9. P. 323-332.
- Watson G.J., Dyos J., Barfield P., Stebbing P., Dey K. G. Evidence for self-sustaining populations of *Arcuatula senhousia* in the UK and a review of this species’ potential impacts within Europe // *Scientific reports*. 2021. Vol. 11, No. 1. P. 9678.
- Wolff W. J., Reise K. Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into northern and western European coastal waters // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management* Springer, 2002. P. 193-205.
- Yamamuro M., Hiratsuka J., Ishitobi Y. What prevents *Musculista senhousia* from constructing byssal thread mats in estuarine environments? A case study focusing on Lake Shinji and nearby estuarine waters // *Landscape and ecological engineering*. 2010. Vol. 6. P. 23-28.
- Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J., Briand F. CIESM atlas of exotic species in the Mediterranean // *Molluscs*. 2003. Vol. 3. P. 376.
- Zhulidov A., Kozhara A., Son M.O., Morhun H., Velde G. v. d., Leuven R.S., Santiago-Fandino V., Nalepa Vol. Additional records of the bivalves *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) and *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (Mytilidae) in the Ponto-Caspian region // *Bioinvasions Records*. 2021. Vol. 10, No. 1. P. 119-135.
- Zolotarev V.N. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species // *Marine ecology*. 1996. Vol. 17, No. 1-3. P. 227-236.

# ASIAN DATE MUSSEL – *ARCUATULA SENHOUSIA* (BENSON, 1842): ON-GOING INVASION IN THE AZOV-BLACK SEA BASIN

© 2024 Kolyuchkina G.A.<sup>a,\*</sup>, Simakova U.V.<sup>a,\*\*</sup>, Kovaleva M.A.<sup>b,\*\*\*</sup>, Zalota A.K.<sup>a,\*\*\*\*</sup>, Zhivoglyadova L.A.<sup>c,\*\*\*\*\*</sup>, Syomin V.L.<sup>a,\*\*\*\*\*</sup>, Timofeev V.A.<sup>b,\*\*\*\*\*</sup>, Kopyi V.G.<sup>b,\*\*\*\*\*</sup>, Bondarenko L.V.<sup>b,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia

<sup>b</sup> Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011 Russia

<sup>c</sup> Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography VNIRO, Azov-Black Sea Branch (AzNIIRKh), Rostov-on-Don, 344002 Russia

e-mail: \*galka.sio@gmail.com; \*\*yankazeisig@gmail.com; \*\*\*kovalmargarita@mail.ru; \*\*\*\*azalota@gmail.com; \*\*\*\*\*l.zhivoglyadova@mail.ru; \*\*\*\*\*svinivod@yandex.ru; \*\*\*\*\*vatimofeev@ibss-ras.ru; \*\*\*\*\*verakopiy@gmail.com; \*\*\*\*\*bondarenko.luda@gmail.com

The morphology, biological traits, sex and size structure, and genetic diversity of the recent invader – the Asian date mussel, *Arcuatula senhousia* – in the Kerch Strait, Taman Bay, and the southern part of the Sea of Azov were described. The Sea of Azov population exhibits a high level of genetic diversity, comparable to that of other invasion regions. The surveyed population showed significant similarity to invasive populations from both Italy and the USA. *Arcuatula senhousia* specimens were found on soft bottoms, rocky substrates, and macrophytes as fouling. The mussels were observed attached to other mollusks and forming cocoons with byssus and filamentous algae on soft bottoms. The highest abundance in the study area on soft bottoms reached 190 ind/m<sup>2</sup>, which was an order of magnitude lower compared to the abundance in native regions and other invaded areas. Dense mats of *A. senhousia* were not observed. Specimens of varying sizes were found in the study areas from 2019 to 2021, with shell lengths ranging from 0.5 to 28 mm. The largest specimens were of a size comparable to adults from both invasive and native regions. The gonads of specimens with shell lengths of 7–21 mm were mature and in the pre-spawning phase, indicating the formation of a self-sustaining population in the Sea of Azov. The main limiting factors for the formation of a dense and widespread population were high wave action and predation pressure. Further expansion of the species could be expected in the Caspian basin.

**Keywords::** Asian date mussel, *Arcuatula senhousia*, invasive species, Azov-Black Sea region, size structure, macrozoobenthos, genetic diversity.