

УДК [594.133:575.2/.8](262.5+262.54)

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЛЮСКА
ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906)
КАК ВЕРОЯТНЫЕ СОСТАВЛЯЮЩИЕ АДАПТИВНОГО УСПЕХА ЭТОГО ВИДА
В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ РЕГИОНЕ**

© 2025 г. Е. Е. Слынько^{1,2}, В. И. Рябушко², А. В. Кожара³, И. С. Ворошилова³,
А. Ю. Слынько¹, А. С. Баймухамбетова¹, В. Ш. Пашаев¹, А. Н. Мироновский⁴

¹ФГБОУ ВО «Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ)»,
Москва, Российская Федерация

²ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация

³ФГБУН «Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН»,
Борок, Российская Федерация

⁴Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: elena.slynko.76@mail.ru

Поступила в редакцию 10.09.2024; после доработки 31.03.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

Методами молекулярно-генетического и многомерного морфометрического анализа исследована инвазийная популяция двустворчатого моллюска рода *Anadara*, обитающая в Керченском проливе Азовского моря. Моллюски этого рода являются весьма успешными вселенцами в Азово-Черноморском бассейне, оказывая значительное влияние на местные биоценозы, что определяет актуальность исследования. Задачей работы было уточнить видовую принадлежность и проанализировать генетический и фенотипический полиморфизм анадары в Керченском проливе в контексте её адаптивных возможностей и инвазионного успеха. Подтверждена принадлежность исследованной популяции к виду *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Для представителей этой популяции изучена изменчивость 6 морфометрических признаков раковины и полиморфизм фрагмента гена цитохромоксидазы I. Генетическое разнообразие в исследуемой выборке оказалось не ниже, чем в некоторых нативных популяциях анадары. Анализ морфологической изменчивости даёт основания полагать, что в индивидуальном развитии особей рассматриваемой популяции *A. kagoshimensis* имеет место несколько каналов онтогенеза. Высказано предположение, что это обстоятельство способствовало адаптивному успеху анадары в Азово-Черноморском бассейне.

Ключевые слова: *Anadara kagoshimensis*, цитохромоксидаза I, Чёрное море, Керченский пролив, чужеродный вид, адаптация, генетическое разнообразие

Со второй половины XX в. Средиземноморский бассейн, к которому принадлежат Азовское и Чёрное моря, является ареной массового распространения чужеродных видов моллюсков. Значительную их часть составляют так называемые лессепсианские мигранты, проникшие в Средиземноморье с юго-востока через Суэцкий канал. Видное место в этой категории занимает анадара *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) — крупный двустворчатый моллюск семейства Arcidae Lamarck, 1809, оказавший в ходе освоения бассейна существенное воздействие на сообщества

бентали морского шельфа. Этот вид внесён в список 100 наиболее опасных инвазийных видов Средиземноморского бассейна [Streftaris, Zenetos, 2006] и акватории России [Солдатов и др., 2018]. Он упоминается в одном ряду с такими успешными вселенцами, как рапана *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), гигантская устрица *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) и песчаная мия *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 [Орленко, 1994; Переладов, 2013; Streftaris, Zenetos, 2006].

Современная область инвазии анадары включает Средиземное, Мраморное, Чёрное и Азовское моря (акватории Болгарии, Румынии, Украины, России, Грузии и Турции), а также атлантическое побережье Испании и Франции [Bañón et al., 2015]. Её вселение из Индо-Пацифики в водоёмы-реципиенты обычно связывают с многократным непреднамеренным заносом свободно плавающих личинок в балластных водах судов. Впервые за пределами нативного ареала моллюск был отмечен в 1968 г. в Чёрном море [Киселёва, 1992], а всего год спустя его обнаружили в Адриатическом море [Ghisotti, 1973]. Первоначально находки были идентифицированы как *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve, 1844) [accepted name *Anadara cornea* (Reeve, 1844)], *Scapharca inaequivalvis* (Bruguière, 1789) [accepted name *Anadara inaequivalvis* (Bruguière, 1789)] и *Cunearca cornea-inaequivalvis* [accepted name *Anadara inaequivalvis* (Bruguière, 1789)] [Иванов, 1991; Киселёва, 1992; Ghisotti, 1973; Ghisotti, Rinaldi, 1976; Gomoiu, 1984]. Согласно результатам генетического анализа [Krapal et al., 2014; Lee, Kim, 2003; Tanaka, Aranishi, 2014], моллюсков, регистрируемых в акваториях Европы под этими видовыми названиями, следует отнести к *A. kagoshimensis*. Однако В. В. Анистратенко с соавторами [Anistratenko et al., 2014], изучавшие конхологическую изменчивость азово-черноморских анадар, пришли к выводу, что характер и границы этой изменчивости соответствуют таковым у *A. inaequivalvis* из типового местообитания — Коромандельского берега Индии.

Благодаря различным адаптациям, прежде всего к гипоксическим условиям среды, и широкой экологической пластичности анадара способна заселять высокоэвтрофированные акватории, при этом она встречается в значительном диапазоне солёности [Анистратенко, Халиман, 2006]. Образуя поселения с высокой численностью и биомассой, она выступает как вид-эдификатор, создавая ядро консорции [Бондарев, 2020]. Уже к 2013 г. на некоторых участках Керченского пролива анадара стала одним из самых массовых видов зообентоса [Ревков, 2016]. Между тем в ходе конкуренции за субстрат *A. kagoshimensis* способна эффективно вытеснять аборигенные виды, прежде всего представителей рода *Cerastoderma* Poli, 1795 [Анистратенко, Халиман, 2006; Öztürk, 2021]. Известно также, что в Азово-Черноморском бассейне этот вид обладает высокой морфологической изменчивостью как раковины, так и мягкого тела [Финогенова и др., 2012; Anistratenko et al., 2014].

Задачами настоящей работы стали уточнение видовой принадлежности и анализ генетического и фенотипического полиморфизма этого массового моллюска-вселенца в Азово-Черноморском бассейне в контексте его адаптивных возможностей и инвазионного успеха.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для проведения молекулярно-генетического анализа в 2018 г. в Керченском проливе было собрано 15 половозрелых особей анадары длиной от 37 до 41 мм. Сразу после доставки живых моллюсков в лабораторию их извлекали из раковин, затем брали пробы из тканей ноги, которые фиксировали в 96%-ном этаноле. Тотальную ДНК выделяли при помощи набора innuPREP DNA Mini Kit (Analytik Jena, Германия). Амплификацию фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI), длиной приблизительно 630 пар нуклеотидов (п. н.), проводили с использованием праймеров COI-4L (прямой) 5'-GGTGTGTGTTTAAGATTTTCA-3' [Lee, Kim, 2003] и HCO2198 (обратный) 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3' [Folmer et al., 1994]. В качестве

амплификационных смесей использовали готовые лиофилизированные реакционные смеси (мастер-миксы), предназначенные для проведения амплификации ДНК, в объёме 20 мкл. Мастер-миксы содержали все необходимые для проведения отдельной реакции компоненты, включая ингибированную для «горячего старта» Таq ДНК-полимеразу, дезоксирибонуклеотиды и краску для электрофореза (производитель — ООО «Научно-производственная фирма «Генлаб»», Москва). Полимеразную цепную реакцию проводили согласно протоколу: +94 °C — 2 мин 30 с; 35 циклов (+94 °C — 30 с, +58 °C — 1 мин, +72 °C — 1 мин, +72 °C — 10 мин). ПЦР-продукты секвенировали на базе ЗАО «Евроген» (Москва) в прямом и обратном направлениях. Полученные нами гаплотипы депонированы в международной базе данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) под номерами MK992370 – MK992374.

Нуклеотидные последовательности просматривали с помощью программы MEGA6 [Tamura et al., 2013]. Для сравнения полученных нами последовательностей с последовательностями, имеющимися в базе данных NCBI [2025], применяли программу BLAST [Johnson et al., 2008]. Расчёты параметров генетической изменчивости и тесты на нейтральность [Fu, 1997; Tajima, 1989] проводили с использованием программного пакета DNASP 5.10 [Librado, Rozas, 2009] и Arlequin ver 3.1 [Excoffier, Lischer, 2010].

Построение медианной сети гаплотипов COI выполняли в программе Network v. 10.2.0.0, используя алгоритм median joining [Bandelt et al., 1999]. В ходе анализа дополнительно применяли следующие нуклеотидные последовательности *A. kagoshimensis* из NCBI: MF426975 – MF426984, KM267562 – KM267563, KT266828, ON716108, AB854409 – AB854417, AB854403 – AB854408, AB854359 – AB854402, KF417435 – KF417440, KJ490940, KJ490941. Для построения медианной сети все нуклеотидные последовательности были укорочены до 450 п. н. в соответствии с наименьшей длиной фрагментов, представленных в международной базе для других инвазивных популяций.

Для анализа морфологической изменчивости у тех же 15 моллюсков, что были использованы для генетического анализа, измеряли 6 признаков (рис. 1, табл. 1).

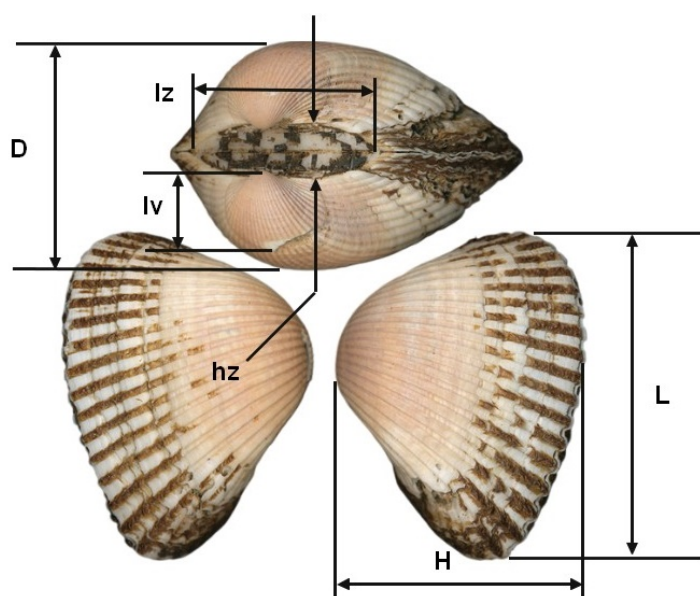


Рис. 1. Схема промеров особей *Anadara kagoshimensis*: L — длина раковины; H — высота раковины; D — ширина раковины; Lz — длина лигамента; hz — ширина лигамента; Lv — ширина макушки раковины

Fig. 1. Scheme of measurements of *Anadara kagoshimensis* specimens: L, shell length; H, shell height; D, shell width; Lz, ligament length; hz, ligament width; Lv, width of the top of the shell

Таблица 1. Абсолютные значения промеров признаков 15 особей *Anadara kagoshimensis***Table 1.** Absolute values of measurements of the characters for 15 *Anadara kagoshimensis* individuals

Номер особи	Промеры, мм					
	L	H	D	lz	hz	lv
1	41	33	28	25	4	13
2	41	32	27	21	4	9
3	40	31	28	21	5	11
4	39	32	27	23	4	11
5	40	31	26,5	20	5	9
6	38	28	26	21	4	12
7	34	28	25	17	5	10
8	40	31	26	19	5	12
9	39	31	27	20	5	11
10	38	31	27	18	4	10
11	37	29	25	19	4	11
12	39	32	28,5	23	5	13
13	37	31	24	20	4	10
14	37	30	25	19	4	12
15	38	32	27	18	5	9

Примечание: обозначения признаков — как на рис. 1.

Note: designation of the characters is the same as in Fig. 1.

Кластерный анализ и анализ главных компонент (далее — АГК) выполнены средствами статистического пакета NTSYS 2.02k [Rohlf, 1998]; канонический дискриминантный анализ, включая определение вероятности принадлежности особи к группам, выделенным в результате кластерного анализа, — средствами пакета Statistica 6. Априорную вероятность отнесения к группе принимали пропорциональной объёму группы. В расчётах использовали индексы отношения абсолютных значений промеров к длине раковины (L). По стандартизованным значениям индексов вычисляли квадраты многомерных расстояний Евклида (E^2) между особями для оценки отношений сходства и различий. Кластерный анализ матриц морфологических дистанций проводили методом полной связи (complete linkage). В АГК собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице. Длина вектора принималась равной 1. При построении графиков, иллюстрирующих результаты АГК, наряду с традиционным (распределение особей в координатах ГК1 и ГК2) применён подход, известный под названием метода онтогенетических каналов [Мина, 2001; Мина и др., 2010; Mina et al., 1996]. Его использование при анализе морфологического разнообразия экологических форм крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* (sensu Banister, 1973) [Banister, 1973] и алтайских османов рода *Oreoleuciscus* Warpachowski, 1889 продемонстрировало, что каждой экологической форме изучаемых групп рыб соответствует свой онтогенетический канал [Мина, 2001; Мироновский и др., 2014; Mina et al., 1996]. Позже была показана справедливость обратного: выявление обособленных каналов в популяционном онтогенезе может свидетельствовать о высокой экологической пластичности данной популяции, ведущей к появлению морфо-экологических форм [Дгебуадзе и др., 2017, 2020; Мироновский и др., 2019].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетическое разнообразие. В выборке из 15 проанализированных особей анадары Керченского пролива для фрагмента гена COI длиной 450 п. н. выявлено 5 гаплотипов, различающихся на 1–2 нуклеотидные замены, что отвечает уровню различий 0,22 и 0,44 % соответственно (рис. 2). Более половины особей исследованной выборки (8 экз., или 53,3 %) оказались

носителями гаплотипа Н1 (табл. 2); остальные гаплотипы были представлены 1–3 экз. Обнаруженные нами варианты нуклеотидных последовательностей идентичны таковым из популяций акваторий Японии и Южной Кореи. Два гаплотипа, Н3 и Н4, фиксируются нами впервые (рис. 2, табл. 2).

Таблица 2. Обозначения гаплотипов и номера нуклеотидных последовательностей в NCBI

Table 2. Haplotype designations and nucleotide sequence numbers in NCBI

Гаплотип	Номер в NCBI	Номера нуклеотидных последовательностей из международной базы данных NCBI, идентичных таковым в нашей работе
Н1	МК992371	AB854359, AB854381, AB854396, AB854379, AB854369
Н2	МК992370	AB854408
Н3	МК992373	–
Н4	МК992372	–
Н5	МК992374	AB854406, AB854370, AB854360

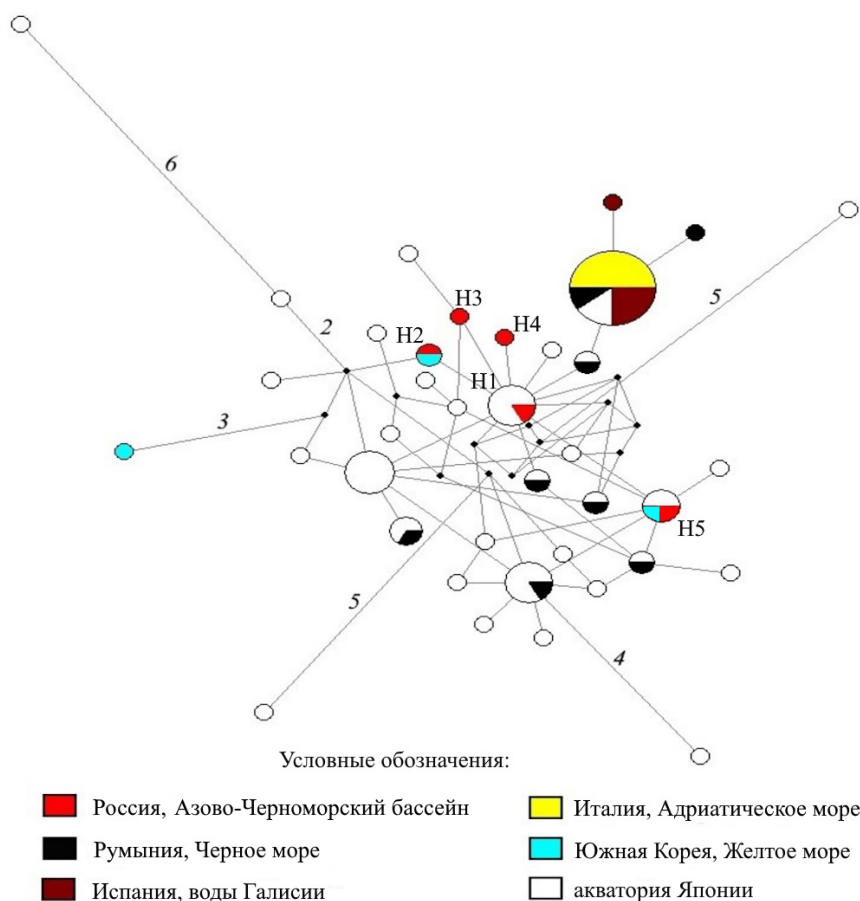


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов фрагмента гена COI (450 пар нуклеотидов) *Anadara kagoshimensis*. Если число мутационных замен между гаплотипами больше 1, это указано над отрезком, соединяющим гаплотипы. Диаметр круга, обозначающего гаплотип, пропорционален частоте его встречаемости. Чёрными точками обозначены медианные векторы — ещё не обнаруженные или исчезнувшие варианты последовательностей

Fig. 2. Median haplotype network of the COI gene fragment (450 base pairs) of *Anadara kagoshimensis*. If the number of mutational substitutions between haplotypes exceeds 1, it is indicated above the segment connecting the haplotypes. The diameter of the circle denoting the haplotype is proportional to its frequency of occurrence. Black dots indicate median vectors – not yet discovered or disappeared sequence variants

Нуклеотидное разнообразие, число гаплотипов и нуклеотидных замен в нашей выборке несколько меньше, тогда как значения гаплотипического разнообразия не ниже, чем в некоторых выборках из нативных популяций (табл. 3).

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия фрагмента митохондриального гена COI в инвазийной популяции *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива (Азово-Черноморский бассейн) и в выборках из нативного ареала

Table 3. Indices of genetic diversity of the mitochondrial COI gene fragment in the invasive population of *Anadara kagoshimensis* of the Kerch Strait (Azov–Black Sea basin) and in samples from its native area

Популяция	<i>n</i>	<i>h</i>	Hd	π (%)	Ns
Керченский пролив (Азово-Черноморский бассейн)	15	5	$0,71 \pm 0,11$	$0,16 \pm 0,04$	4
Жёлтое море*	20	6	$0,45 \pm 0,14$	$0,19 \pm 0,15$	9
Акватория Японии*, min/max (8 выборок)	14/36	7/15	$0,65 \pm 0,09$ / $0,93 \pm 0,02$	$0,22 \pm 0,16$ / $0,59 \pm 0,36$	7/17

Примечание: *n* — число изученных экземпляров; *h* — число гаплотипов; Hd — гаплотипическое разнообразие; π — нуклеотидное разнообразие; Ns — число нуклеотидных замен между последовательностями особей в исследуемых популяциях. * — данные из [Tanaka, Aranishi, 2014].

Note: *n*, number of studied specimens; *h*, number of haplotypes; Hd, haplotypic diversity; π , nucleotide diversity; Ns, number of nucleotide substitutions between the sequences of individuals in the studied populations. *, data from [Tanaka, Aranishi, 2014].

Значения тестов на нейтральность отрицательны, при этом их отличия от теоретически ожидаемых значений незначительны ($p > 0,02$).

Морфологическая изменчивость. На дендрограмме, отражающей фенетические отношения особей анадары по совокупности рассматриваемых признаков, провизорно можно выделить четыре кластера — А, Б, В и Г (рис. 3).

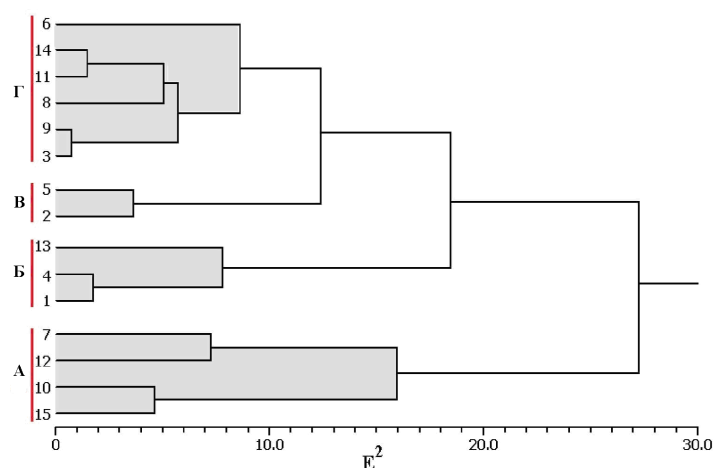


Рис. 3. Дендрограмма сходства особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива по совокупности морфологических признаков; 1–15 — номера особей; А–Г — обозначения кластеров; E^2 — расстояние Евклида в квадрате

Fig. 3. A dendrogram of the similarity of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait according to the set of morphological characters; 1–15, numbers of individuals; А–Г, designations of clusters; E^2 , squared Euclidean distance

Эти предварительно выявленные группы были подвергнуты дискриминантному анализу. Его результаты продемонстрировали, что в координатах первых двух дискриминантных функций особи групп, соответствующих четырём кластерам дендрограммы на рис. 3, отчётливо между собой разобщены (рис. 4).

Расчёты показали, что апостериорная (то есть с учётом вычисленных значений дискриминантных функций) вероятность принадлежности каждой исследуемой особи к группе, соответствующей одному из кластеров дендрограммы на рис. 3, стремится к 1, а вероятность ошибочной

классификации любой особи существенно ниже принимаемого в большинстве биологических исследований уровня значимости $p = 0,05$ (а в подавляющем большинстве случаев и уровня $p = 0,01$) (табл. 4).

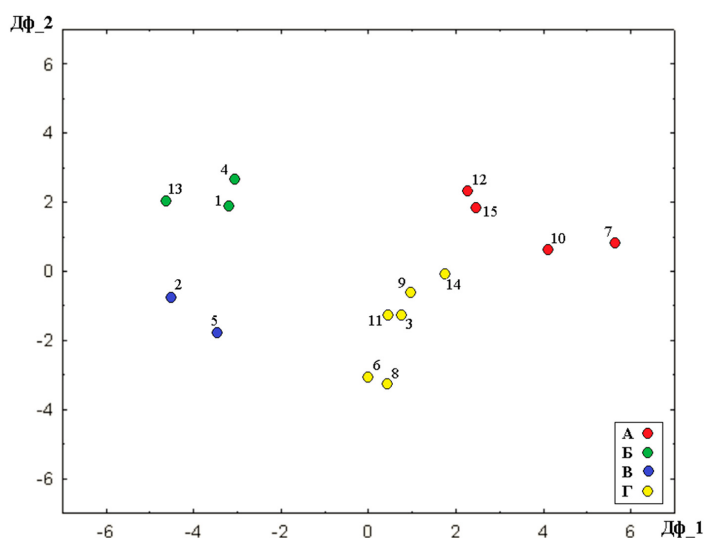


Рис. 4. Распределение особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива в координатах первой (Дф_1) и второй (Дф_2) дискриминантных функций. Нумерация особей и обозначения групп — как на рис. 3

Fig. 4. Distribution of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait in coordinates of the first (Дф_1) and second (Дф_2) discriminant functions. Numbering of individuals and group designations are the same as in Fig. 3

Таблица 4. Апостериорная вероятность отнесения особей *Anadara kagoshimensis* к одному из кластеров дендрограммы (см. рис. 3)

Table 4. Posterior probability of assigning *Anadara kagoshimensis* individuals to one of the dendrogram clusters (see Fig. 3)

Особь группы	Группа А	Группа Б	Группа В	Группа Г
А(7)	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
А(10)	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
А(12)	$p > 0,990$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,003$
А(15)	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Б(1)	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Б(4)	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Б(13)	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
В(2)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$
В(5)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$
Г(3)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$
Г(8)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$
Г(9)	$p = 0,005$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,990$
Г(11)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$
Г(14)	$p = 0,013$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,990$
Г(6)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$

Примечание: литерами обозначены группы, соответствующие кластерам дендрограммы; цифрами в скобках — номера особей.

Note: the letters indicate the groups corresponding to the dendrogram clusters; the digits in parentheses are the numbers of the individuals.

Изложенное выше даёт весомые основания полагать, что разделение 15 особей анадары на 4 морфологически обособленные группы — это не случайность, но объективное отражение морфологической неоднородности популяции.

Результаты анализа изменчивости изучаемых особей методом главных компонент соответствуют описанным выше (рис. 5, табл. 5).

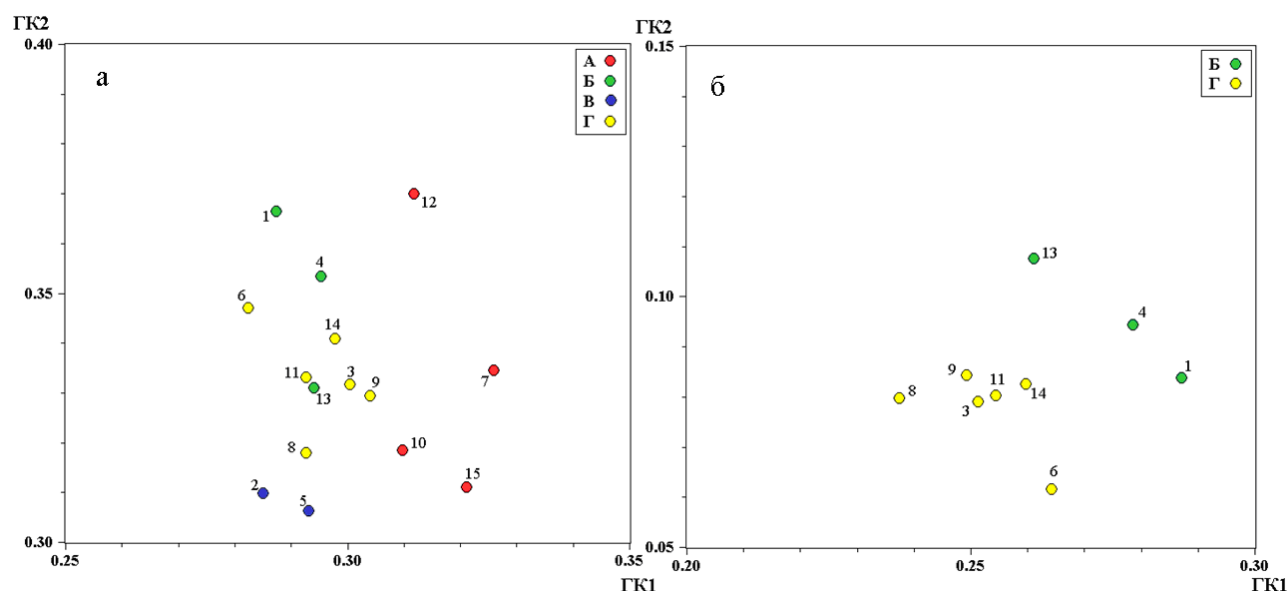


Рис. 5. Распределение особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива в координатах главных компонент: **а** — анализ главных компонент 15 особей кластеров А, Б, В и Г; **б** — анализ главных компонент 9 особей кластеров Б и Г. Нумерация особей и обозначения групп — как на рис. 2 и 3

Fig. 5. Distribution of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait in coordinates of the principal components: **a**, principal component analysis of 15 individuals of clusters А, Б, В, and Г; **б**, principal component analysis of 9 individuals of clusters Б and Г. Numbering of individuals and group designations are the same as in Figs 2 and 3

Таблица 5. Собственные значения главных компонент и факторные нагрузки признаков в анализе главных компонент изменчивости *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива

Table 5. Eigenvalues of the principal components and factor loadings of characters in principal component analysis of variability of *Anadara kagoshimensis* of the Kerch Strait

Признак	Рис. 5а (15 особей)		Рис. 5б (9 особей)	
	ГК1	ГК2	ГК1	ГК2
H	0,442	0,116	0,207	0,745
D	0,607	0,301	0,175	−0,373
lz	−0,215	0,670	0,647	0,062
hz	0,625	−0,157	−0,658	−0,033
lv	0,014	0,650	0,274	−0,549
λ	1,77	1,63	2,01	1,41
% объяснённой дисперсии	35,30	32,61	40,16	28,3

Примечание: λ — собственные значения главных компонент. Прочие обозначения — как на рис. 3–5.

Note: λ, eigenvalues of the principal components. Other designations are the same as in Figs 3–5.

Анализ 15 особей четырёх выделенных ранее кластеров выявил обособленность от прочих 4 особей кластера **A** и 2 особей кластера **B** (рис. 5а). Распределения особей кластеров **B** и **Г** между собой перекрываются (см. рис. 5а). Примем, однако, во внимание, что при неполном разделении нескольких совокупностей (групп) в координатах главных компонент особи неразделившихся групп могут обособиться на следующем шаге анализа, когда из рассмотрения будут исключены уже обособившиеся группы. Исключим из рассмотрения 4 особи кластера **A** и 2 особи кластера **B** и повторим АГК для 9 особей кластеров **B** и **Г**. Очевидно, что кластеры **B** и **Г** отчётливо разобщены (рис. 5б).

Тот факт, что при использовании дискриминантного анализа оказалось достаточно одного цикла расчётов для разделения 15 исследуемых особей на 4 кластера и одного графика для визуализации результатов, тогда как в АГК циклов и графиков потребовалось два, вполне понятен, если учесть, что ГК1, ГК2... — это оси наибольшей дисперсии между всеми особями изучаемой выборки, без априорного разбиения на группы, а дискриминантные функции Дф_1, Дф_2... — оси наибольших различий между центроидами **уже заданных** групп, предварительно выявленных кластерным анализом.

Для дальнейшего изложения важно отметить, что два обособленных кластера чётко отделяются, каждый по одной из двух главных компонент: кластер **A** — по ГК1, кластер **B** — по ГК2 (см. рис. 5а); при этом распределения кластеров **B** и **Г** перекрываются и по ГК1, и по ГК2 (см. рис. 5б). Отчётливое и однозначное разделение имеет место только по **сочетанию** двух первых главных компонент — ГК1 и ГК2 (см. рис. 5б).

Итак, в пространстве рассматриваемых признаков исследуемые особи образуют 4 хорошо дифференцируемые группы. Такая неоднородность может интерпретироваться различно, отражая разные ситуации. Одна из них — это изменение морфологических пропорций по мере роста вследствие онтогенетической аллометрии. В этом случае расстояния между кластерами в той или иной степени отражают различия особей разных размерных групп. Положительная аллометрия, в частности, выявлена для зависимости высоты раковины анадары и её ширины (выпуклости) от длины — $H = 0,730 \times L^{1,037 \pm 0,0184}$ и $D = 0,473 \times L^{1,103 \pm 0,022}$ соответственно [Жаворонкова, Золотницкий, 2014]. Несмотря на сравнительно небольшой разброс линейных размеров моллюсков в нашей выборке, такая гипотеза требует проверки.

Другая возможная ситуация — это наличие в онтогенезе особей исследуемой популяции анадары эпигенетически детерминированных каналов (креодов), которые служат аттракторами для траекторий индивидуального развития и реализуются в фенотипе в виде морфологически различимых групп особей. Каждому креоду соответствует отдельный кластер.

Различить эти две принципиально разные ситуации позволяет так называемый метод онтогенетических каналов, когда на графиках по оси ординат (Y) откладывают значения одной из главных компонент, которые отражают морфологию особей, а по оси абсцисс (X) — абсолютные размеры особей (в нашем случае это длина раковины L в мм) [Mina et al., 1996]. Такой подход позволяет оценить соотношение различий, обусловленных аллометрическим ростом, и различий, связанных с полиморфизмом. Другими словами, даёт возможность отделить различия размерных групп в единой, мономорфной популяции от различий морфологических субъединиц полиморфной популяции. Результаты такого подхода приведены на рис. 6.

Распределение особей кластера **A** по оси ординат (ГК1) отчётливо отделено от распределения особей прочих трёх кластеров, то есть каждая особь кластера **A** морфологически отличается от всех одномерных особей других кластеров выборки (рис. 6а).

Из вышеизложенного следует, что наблюдаемое обособление 4 особей кластера **A** нельзя объяснить разницей размеров: это не аллометрия, но свидетельство морфологической подразделённости популяции. Участок, выделенный на рис. 6а затенением, в исследованиях данной тематики

принято рассматривать как онтогенетический канал, то есть двумерную проекцию области многомерного пространства признаков, где располагаются индивидуальные онтогенетические траектории [Мина, 2001; Mina et al., 1996]. Таким образом, можно вполне обоснованно предположить, что развитие особей кластера **A** идёт в отдельном онтогенетическом канале (см. рис. 6а).

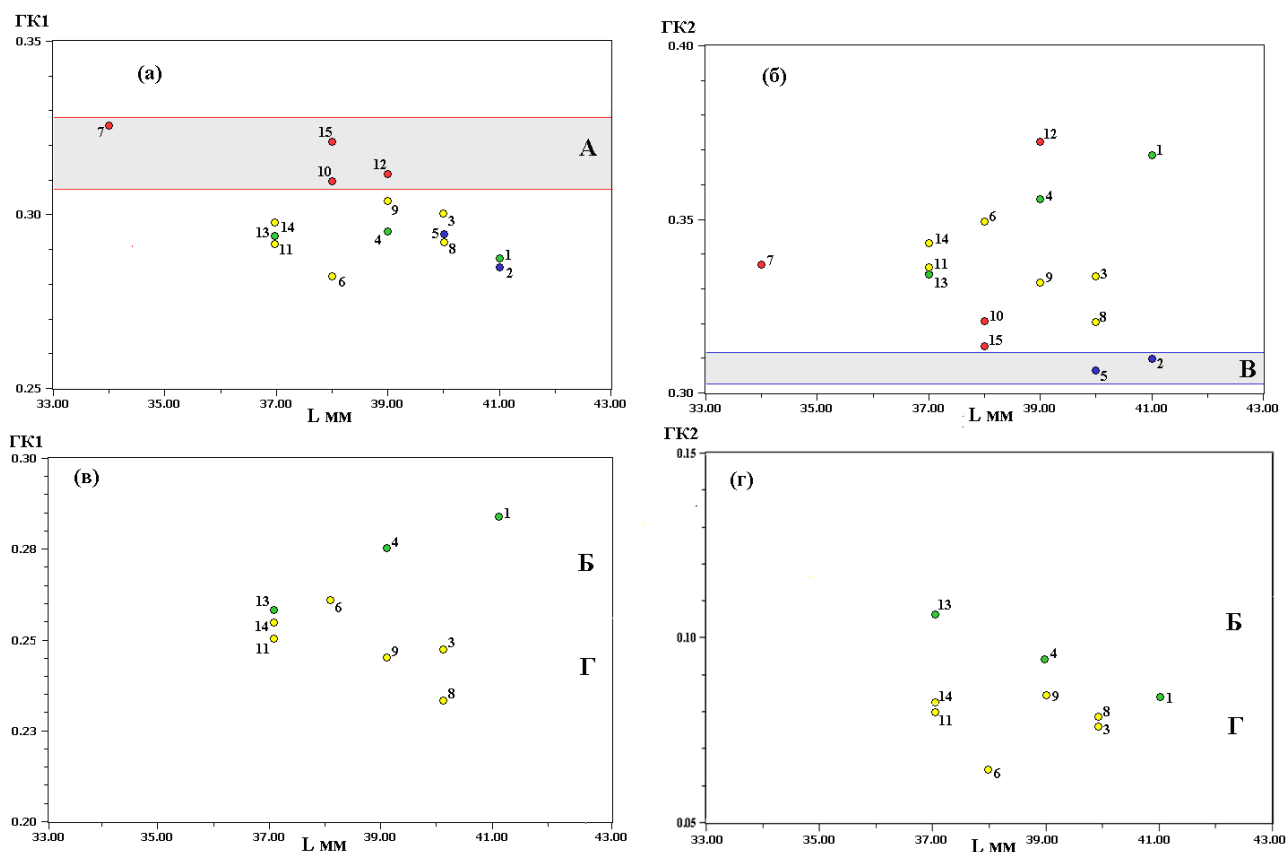


Рис. 6. Онтогенетические каналы особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива: **а** — особей кластера **A**, ГК1 по результатам анализа главных компонент (АГК) изменчивости 15 особей исследуемой выборки; **б** — особей кластера **B**, ГК2 по результатам АГК изменчивости 15 особей исследуемой выборки; **в** — особей кластеров **B** и **Г**, ГК1 по результатам АГК изменчивости 9 особей кластеров **B** и **Г**; **г** — особей кластеров **B** и **Г**, ГК2 по результатам АГК изменчивости 9 особей кластеров **B** и **Г**. Нумерация особей и обозначения групп — как на рис. 2–4

Fig. 6. Ontogenetic channels of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait: **a**, individuals of cluster **A**, ГК1 to the principal component analysis (PCA) of variability of 15 individuals of the studied sample; **б**, individuals of cluster **B**, ГК2 to the PCA of variability of 15 individuals of the studied sample; **в**, individuals of clusters **B** and **Г**, ГК1 to the PCA of variability of 9 individuals of clusters **B** and **Г**; **г**, individuals of clusters **B** and **Г**, ГК2 to the PCA of variability of 9 individuals of clusters **B** and **Г**. Numbering of individuals and group designations are the same as in Figs 2–4

По оси ординат (здесь это уже не ГК1, а ГК2 15 особей) от всех одноразмерных отличаются и 2 моллюска кластера **B** (см. рис. 6б). Короткий размерный ряд и небольшое количество особей пока не позволяют достаточно уверенно говорить о самостоятельном онтогенетическом канале, но и влиянием аллометрии фенетическую обособленность этой группы однозначно объяснить едва ли можно.

На рис. 6в и 6г по осям ординат отложены значения ГК1 и ГК2 уже АГК не всех 15 исследуемых особей, а только 9 особей кластеров **B** и **Г**. Очевидно, что распределения сравниваемых групп слегка перекрываются, и, несмотря на практически полное совпадение размерных рядов, мы бы ошибочно пришли к выводу о всего лишь тенденции к обособлению рассматриваемых

каналов. Избежать ошибки помогает график на рис. 5б, где кластеры **Б** и **Г** отчётливо, с выраженным хиатусом дифференцируются по **сочетанию** ГК1 и ГК2. Таким образом, речь не о тенденции, но о полном разделении онтогенетических траекторий данных групп в многомерном пространстве исходных признаков.

Резюмируем результаты анализа морфологической изменчивости:

1. Многомерный анализ изменчивости исследуемых особей показывает, что изучаемая популяция неоднородна и разделяется на несколько отчётливо обособленных групп по совокупности рассмотренных признаков.
2. Анализ соотношения морфологических различий особей выявленных групп и различий их абсолютных размеров не даёт оснований для вывода, что выявленные различия имеют аллометрический характер.
3. Вышесказанное даёт весомые основания полагать, что в индивидуальном развитии особей изучаемой популяции *A. kagoshimensis* имеет место несколько каналов онтогенеза. В данный момент о наличии таких каналов можно говорить на уровне гипотезы, подтверждение которой требует дальнейших исследований с привлечением дополнительного материала.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные результаты чётко указывают на то, что все проанализированные особи относятся к одному виду, известному как из нативного ареала (Индо-Пацифика), так и из области инвазии (акватории Испании, Италии и Румынии). Снижение генетического разнообразия не столь значительно, как, например, в случае с рапаной и гигантской устрицей [Слынько и др., 2018; Chandler et al., 2008]. В Азово-Черноморском бассейне эти инвазивные виды моллюсков (анадара, рапана и гигантская устрица) имеют сходное происхождение (Индо-Пацифический регион), хотя сценарии их расселения различны.

В случае с гигантской устрицей происходила преднамеренная интродукция из Японского моря и европейских устричных питомников [Слынько и др., 2018]. Низкое генетическое разнообразие устрицы может быть связано как с интенсивным инбридингом в условиях марикультуры, так и с невысоким генетическим разнообразием донорных популяций. Причиной низкого генетического разнообразия, наблюдаемого в популяциях рапаны, мог быть эффект основателя при отсутствии повторных инвазий. Вероятно, как и предполагал М. В. Переладов [2013], имеет место высокая смертность как взрослых особей, прикрепляющихся к поверхности днищ судов, так и личинок в балластных водах при длительной транспортировке.

Более высокое генетическое разнообразие в инвазийных популяциях анадары связано с тем, что как в Атлантике, так и в Средиземноморском бассейне они перманентно пополняются особями из нативного ареала вследствие значительно возросшего судового грузооборота со странами Индокитая [Ulman et al., 2017; Zenetos et al., 2010]. Удивителен тот факт, что в Керченском проливе отсутствуют гаплотипы, которые наиболее часто встречаются в популяциях из акваторий Испании, Италии и Румынии. В то же время присутствуют гаплотипы, идентичные таковым из нативного ареала, но отсутствующие в перечисленных выше европейских популяциях. Относительно большое число гаплотипов (13) в Чёрном море (5 в Керченском проливе, 8 в акватории Румынии) может быть связано с отсутствием эффектов основателя и бутылочного горлышка в ходе инвазии. Полученные данные позволяют предположить, что в случае анадары мы наблюдаем многократную экспансию [Wilson et al., 2009]. Однако с использованием тестов Тадзимы (*D*) и Фу (*F_s*) на нашем материале эту гипотезу проверить невозможно, так как показатели тестов статистически незначимы.

В большинстве работ по экологии анадары Чёрного моря отмечены значительная устойчивость и даже процветание популяций этого моллюска [Анистратенко, Халиман, 2006; Золотарёв, Золотарёв, 1987; Иванов, 1991; Ревков, 2016; Ревков, Щербань, 2017]. Анадара в ареале инвазии демонстрирует широкий спектр солёностных, дыхательных и трофических адаптаций. Возникает закономерный вопрос: чем же обеспечивается её адаптационный успех? Ранее в литературе уже был отмечен высокий уровень морфологической дивергенции популяций этого вида в северо-западной части Чёрного моря [Финогенова и др., 2012]. В этом случае, согласно классическим представлениям И. И. Шмальгаузена [1982] и А. П. Расницына [1987], должны формироваться множественные устойчивые каналы онтогенетического развития, выступающие как аттракторы и приводящие к выраженной морфологической дифференциации на дефинитивных стадиях. По всей видимости, именно эту картину мы наблюдаем при анализе морфологической изменчивости анадары Керченского пролива Азовского моря. Аналогичный паттерн подразделённости по морфометрическим признакам недавно был выявлен у анадары Чёрного и Азовского морей [Mirzoeva, Zhukov, 2021]. Кластеры, полученные после исключения размерной изменчивости, авторы интерпретировали как экоморфотипы, образование которых способствует более успешной адаптации моллюсков к гетерогенной среде. По-видимому, несмотря на использование разной терминологии, речь идёт об одном и том же явлении — о внутривидовой дивергенции, связанной с разнообразием осваиваемых анадарой биотопов. Полученные результаты изучения морфологической изменчивости анадары, очевидно, являются предварительными и требуют дальнейших исследований.

Заключение. На основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI мтДНК удалось подтвердить, что в акватории Азовского моря, а именно в Керченском проливе, обитает *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), происходящая из морей Тихоокеанского бассейна. Вполне вероятно, что мы наблюдаем неоднократную экспансию с классическим антропогенным типом расселения. Успех вселения, скорее всего, отчасти связан со способностью анадары к формированию в популяционном онтогенезе множественных траекторий индивидуального развития, соответствующих, видимо, разным экологическим формам.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам № 124022400148-4 и 124022400152-1, ИПЭЭ РАН по теме № 1022061400194-8-1.6.19, а также ФГБУН ИБВВ РАН по темам № 124032100075-5 и 124032500016-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Анистратенко В. В., Халиман И. А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // *Вестник зоологии*. 2006. Т. 40, № 6. С. 505–511. [Anistratenko V. V., Khaliman I. A. Bivalve mollusc *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the northern part of the Sea of Azov: Completion of colonization of the Azov – Black Sea Basin. *Vestnik zoologii*, 2006, vol. 40, no. 6, pp. 505–511. (in Russ.)]
2. Бондарев И. П. Особенности биоценотических связей *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) в бухте Казачьей Чёрного моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2020. Т. 13, № 2. С. 10–22. [Bondarev I. P. Features of biocenotic relations of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) in the Kazachya Bay of the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2020, vol. 13, no. 2, pp. 10–22. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vrlyzp>
3. Дгебуадзе Ю. Ю., Мироновский А. Н., Менсаикхан Б., Слынько Ю. В. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни*. 2020. Т. 490, № 1. С. 85–89. [Dgebuadze Y. Y., Mironovsky A. N., Mensaikh B., Slyn'ko Y. V. Rapid morphological diversification of the cyprinid fish *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) in the course of formation

- of a reservoir in a river of the semiarid zone. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o zhizni*, 2020, vol. 490, no. 1, pp. 85–89. (in Russ.)). <https://doi.org/10.31857/S2686738920010060>
4. Дгебуадзе Ю. Ю., Мироновский А. Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю. В. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке // *Доклады Академии наук*. 2017. Т. 473, № 2. С. 250–253. [Dgebuadze Y. Y., Mironovskii A. N., Mendsaikhan B., Slyn'ko Y. V. The first case of morphological differentiation of Altai osman *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) in a river. *Doklady Akademii nauk*, 2017, vol. 473, no. 2, pp. 250–253. (in Russ.)). <https://doi.org/10.7868/S0869565217080266>
 5. Жаворонкова А. М., Золотницкий А. П. Характеристика аллометрического роста двустворчатого моллюска анадары (*Anadara inaequalis*) Керченского пролива // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2014. Вып. 10 (29). С. 128–133. [Zhavoronkova A. M., Zolotnitsky A. P. Characteristic of the allometric growth of bivalve mollusk anadara (*Anadara inaequalis*) of the Kerch Strait. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2014, iss. 10 (29), pp. 128–133. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/tgnbrf>
 6. Золотарёв В. Н., Золотарёв П. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Чёрного моря // *Доклады Академии наук СССР*. 1987. Т. 297, № 2. С. 501–502. [Zolotarev V. N., Zolotarev P. N. Bivalve *Cunearca cornea* – a new element of the fauna of the Black Sea. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1987, vol. 97, no. 2, pp. 501–502. (in Russ.))
 7. Иванов Д. А. Аутоакклиматизация промыслового двустворчатого моллюска *Cunearca cornea* в Керченском проливе // *Биология моря*. 1991. № 5. С. 95–98. [Ivanov D. A. Autoacclimatization of the commercial bivalve *Cunearca cornea* in the Kerch Strait. *Biologiya morya*, 1991, no. 5, pp. 95–98. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/czfivv>
 8. Киселёва М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / отв. ред. В. Е. Заика. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya* / V. E. Zaika (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 84–99. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
 9. Мина М. В. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // *Онтогенез*. 2001. Т. 32, № 6. С. 471–476. [Mina M. V. Morphological diversification of fish as a consequence of the divergence of ontogenetic trajectories. *Ontogenez*, 2001, vol. 32, no. 6, pp. 471–476. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/mpinsn>
 10. Мина М. В., Шкиль Ф. Н., Абдисса Б. Индивидуальные онтогенетические траектории и онтогенетические каналы трёх форм крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Анализ экспериментальных данных // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 4. С. 471–479. [Mina M. V., Shkil F. N., Abdissa B. Individual ontogenetic trajectories and ontogenetic channels of three forms of large African barbs (*Barbus intermedius* complex). Analysis of experimental data. *Voprosy ikhtiologii*, 2010, vol. 50, no. 4, pp. 471–479. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/mtjdpv>
 11. Мироновский А. Н., Дгебуадзе Ю. Ю., Мендсайхан Б., Слынько Ю. В. Морфологическая дифференциация алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке Туин, Долина Озёр, Монголия // *Вопросы ихтиологии*. 2019. Т. 59, № 1. С. 105–109. [Mironovsky A. N., Dgebuadze Y. Y., Mendsaikhan B., Slyn'ko Y. V. Morphological differentiation of Altai osman *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae) in the Tuin-Gol River, Lake Valley, Mongolia. *Voprosy ikhtiologii*, 2019, vol. 59, no. 1, pp. 105–109. (in Russ.)). <https://doi.org/10.1134/S0042875219010077>
 12. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н., Слынько Ю. В., Дгебуадзе Ю. Ю. Фенетические отношения и многомерные онтогенетические каналы экологических форм алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) озера Ногон (Котловина Больших Озёр, Монголия) // *Вопросы ихтиологии*. 2014. Т. 54, № 1. С. 25–31. [Mironovsky A. N., Kas'yanov A. N., Slyn'ko Y. V. Phenetic relationships and multivariate ontogenetic channels of ecological forms of Altai osman *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) in Lake Nogon (Great

- Lakes Hollow, Mongolia). *Voprosy ikhtiologii*, 2014, vol. 54, no. 1, pp. 25–31. (in Russ.)). <https://doi.org/10.7868/S0042875214010081>
13. Орленко А. Н. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Grassostreidae) как объект акклиматизации и основные этапы её трансплантации в Чёрное море // *Зоологический журнал*. 1994. Т. 73, вып. 1. С. 51–54. [Orlenko A. N. The acclimatization of giant oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Grassostreidae) and the principal stages of its introduction in the Black Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 1994, vol. 73, iss. 1, pp. 51–54. (in Russ.)]
 14. Переладов М. В. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ВНИРО*. 2013. Т. 150. С. 8–20. [Pereladov M. V. Modern status and biological aspects of veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in the north-east Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2013, vol. 150, pp. 8–20. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tfsjnf>
 15. Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // *Эволюция и биоэкологические кризисы* : [сборник статей] / отв. ред. Л. П. Татаринов, А. П. Расницын. Москва : Наука, 1987. С. 46–64. [Rasnitsyn A. P. Tempy evolyutsii i evolyutsionnaya teoriya (gipoteza adaptivnogo kompromissa). In: *Evolutsiya i biotsenoticheskie krizisy* : [sbornik statei] / L. P. Tatarinov, A. P. Rasnitsyn (Eds). Moscow : Nauka, 1987, pp. 46–64. (in Russ.)]
 16. Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатый моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 3–17. [Revkov N. K. Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae). *Marine Biological Journal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01>
 17. Ревков Н. К., Щербань С. А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // *Экосистемы*. 2017. Вып. 9. С. 47–56. [Revkov N. K., Scherban S. A. The biology of the bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Black Sea. *Eko-sistemy*, 2017, iss. 9, pp. 47–56. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zxqxhz>
 18. Слынько Ю. В., Слынько Е. Е., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В., Рябушко В. И. Баркодинг митохондриальной ДНК тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae), культивируемой в Чёрном море // *Генетика*. 2018. Т. 54, № 12. С. 1419–1425. [Slynko Y. V., Slynko E. E., Pirkova A. V., Ladygina L. V., Ryabushko V. I Mitochondrial DNA barcoding of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae), cultivated in the Black Sea. *Genetika*, 2018, vol. 54, no. 12, pp. 1419–1425. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0016675818120159>
 19. Солдатов А. А., Ревков Н. К., Петросян В. Г. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // *Самые опасные инвазионные виды России (top-100)* / под ред. Ю. Ю. Дребуадзе, В. Г. Петросяна, Л. А. Хляп. Москва : Тов-во науч. изданий КМК, 2018. С. 260–266. [Soldatov A. A., Revkov N. K., Petrosyan V. G. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). In: *The Most Dangerous Invasive Species of Russia (Top 100)* / Yu. Yu. Dgebuadze, V. G. Petrosyan, L. A. Khlyap (Eds). Moscow : KMK Scientific Press, 2018, pp. 260–266. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/rfivnx>
 20. Финогенова Н. Л., Куракин А. П., Ковтун О. А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // *Гидробиологический журнал*. 2012. Т. 48, № 5. С. 3–10. [Finogenova N. L., Kurakin A. P., Kovtun O. A. Morphological differentiation of *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 48, no. 5, pp. 3–10. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v49.i1.10>
 21. Шмальгаузен И. И. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии* : избранные труды. Москва : Наука, 1982. 383 с. [Shmal'gauzen I. I. *Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskom razviti* : izbrannye trudy. Moscow : Nauka, 1982, 383 p. (in Russ.)]
 22. Anistratenko V. V., Anistratenko O. Yu., Khilman I. A. Conchological variability of *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black–Azov Sea Basin. *Vestnik zoologii*, 2014, vol. 48, no. 5, pp. 457–466.
 23. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies.

- Molecular Biology and Evolution*, 1999, vol. 16, iss. 1, pp. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
24. Banister K. E. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of east and central Africa. Studies on African Cyprinidae. Part 2. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology*, 1973, vol. 26, pp. 3–148. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.204>
 25. Bañón R., Trigo J. E., Pérez-Dieste J., Fernández J., Barros-García D., De Carlos A. Range expansion, biometric features and molecular identification of the exotic ark shell *Anadara kagoshimensis* from Galician waters, NW Spain. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2015, vol. 95, iss. 3, pp. 545–550. <https://doi.org/10.1017/S0025315414002045>
 26. Chandler E. A., McDowell J. R., Graves J. E. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa*. *Molecular Ecology*, 2008, vol. 17, no. 18, pp. 4079–4091. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2008.03897.x>
 27. 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. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 1994, vol. 3, no. 5, pp. 294–299.
 28. Fu Y.-X. Statistical tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 1997, vol. 147, iss. 2, pp. 915–925. <https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915>
 29. Excoffier L., Lischer H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 2010, vol. 10, iss. 3, pp. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
 30. Ghisotti F. *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve), ospite nuova del Mediterraneo. *Conchiglie*, 1973, vol. 9, no. 3–4, pp. 1–68.
 31. Ghisotti F., Rinaldi E. Osservazioni sulla popolazione di *Scapharca*, insediata in questi ultimi anni su un tratto del litorale Romagnolo. *Conchiglie*, 1976, vol. 12, no. 9–10, pp. 183–195.
 32. Gomoiu M.-T. *Scapharca inaequalvis* (Bruguère) – a new species in the Black Sea. *Cercetări marine – Recherches marines*, 1984, vol. 17, pp. 131–141.
 33. Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y., Merezuk Y., McGinnis S., Madden T. L. NCBI BLAST: A better web interface. *Nucleic Acids Research*, 2008, vol. 36, suppl. 2, pp. w5–w9. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn201>
 34. Krapal A.-M., Popa O. P., Levarda A. F., Iorgu E. I., Costache M., Crocetta F., Popa L. O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea. *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 2014, vol. 57, iss. 1, pp. 9–12. <https://doi.org/10.2478/travmu-2014-0001>
 35. Lee S. Y., Kim S. H. Genetic variation and discrimination of Korean arkshell *Scapharca* species (Bivalvia, Arcoida) based on mitochondrial COI gene sequences and PCR-RFLP. *Korean Journal of Genetics*, 2003, vol. 25, no. 4, pp. 309–315.
 36. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 2009, vol. 25, iss. 11, pp. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
 37. Mina M. V., Mironovsky A. N., Dgebuaдзе Yu. Yu. Morphometry of barbel of lake Tana, Ethiopia: Multivariate ontogenetic channels. *Folia Zoologica*, 1996, vol. 45, suppl. 1, pp. 109–116.
 38. Mirzoeva A., Zhukov O. Conchological variability of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) in the northern part of the Black–Azov Sea basin. *Biologia*, 2021, vol. 76, iss. 12, pp. 3671–3684. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00844-4>
 39. National Center for Biotechnology Information [databases]. In: *National Library of Medicine* : [site]. Bethesda, MD, 2025. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/> [accessed: 03.01.2025].
 40. Öztürk B. *Non-indigenous Species in the Mediterranean and the Black Sea* / General Fisheries Commission for the Mediterranean. Rome : FAO, 2021, 92 p. (Studies and Reviews ; no. 87). <https://doi.org/10.4060/cb5949en>
 41. Rohlf F. J. *NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.02. Getting Started Guide*. New York : Applied Bio-statistics Inc., 1998, 43 p.
 42. Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘worst invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine*

- Science*, 2006, vol. 7, no. 1, pp. 87–118. <https://doi.org/10.12681/MMS.180>
43. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 1989, vol. 123, no. 3, pp. 585–595. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
 44. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, vol. 30, iss. 12, pp. 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
 45. Tanaka T., Aranishi F. Genetic variability and population structure of ark shell in Japan. *Open Journal of Marine Science*, 2014, vol. 4, no. 1, pp. 8–17. <https://doi.org/10.4236/ojms.2014.41002>
 46. Ulman A., Ferrario J., Occhipinti-Ambrogi A., Arvanitidis C., Bandi A., Bertolino M., Bogi C., Chatzigeorgiou G., Ali Çiçek B., Deidun A., Ramos-Espla A., Koçak C., Lorenti M., Martinez-Laiz G., Merlo G., Princisgh E., Scribano G., Marchini A. A massive update of non-indigenous species records in Mediterranean marinas. *PeerJ*, 2017, vol. 5, art. no. e3954 (60 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.3954>
 47. Wilson J. R. U., Dormontt E. E., Prentis P. J., Lowe A. J., Richardson D. M. Something in the way you move: Dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution*, 2009, vol. 24, iss. 3, pp. 136–144. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.007>
 48. Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M. E., Garcia Raso J. E., Bianchi C. N., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Frogia C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos Espla A., Mastrototaro F., Ocana O., Zingone A., Gambi M. C., Streftaris N. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, 2010, vol. 11, no. 2, pp. 381–493. <https://doi.org/10.12681/mms.87>

GENETIC AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF A BIVALVE *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) AS PROBABLE COMPONENTS OF ITS ADAPTIVE SUCCESS IN THE AZOV AND BLACK SEA REGION

**E. Slynko^{1,2}, V. Ryabushko², A. Kozhara³, I. Voroshilova³, A. Slynko¹, A. Baimukhambetova¹,
V. Pashaev¹, and A. Mironovsky⁴**

¹Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation

²A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

E-mail: elena.slynko.76@mail.ru

An invasive population of a bivalve of the genus *Anadara* inhabiting the Kerch Strait of the Sea of Azov was investigated using methods of molecular genetics and multivariate morphometric analysis. These molluscs are highly successful invaders in the Azov–Black Sea region and have a significant effect on local biocenoses which underpins the relevance of this study. The aim of the work was to identify *Anadara* molluscs of the Kerch Strait down to the species level and analyze their genetic and phenotypic heterogeneity, with regard to their adaptability and invasion success. It was confirmed that the investigated population belongs to the species *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Morphometric variability in 6 shell characters and polymorphism in a fragment of the cytochrome oxidase I gene in this population were examined. The genetic diversity in our sample appeared to be not lower than in some native populations of this species. At the same time, the analysis of morphological variations gives reason to believe that there are multiple ontogenetic channels in the individual development of the studied population of *A. kagoshimensis*. It is suggested that this condition contributed to the adaptive success of the ark shell in the Azov–Black Sea basin.

Keywords: *Anadara kagoshimensis*, cytochrome oxidase I, Black Sea, Kerch Strait, alien species, adaptation, genetic diversity