

ОБЗОРЫ

УДК 574.625:594.1 (262.5)

**ОСОБЕННОСТИ КОЛОНИЗАЦИИ ЧЁРНОГО МОРЯ  
НЕДАВНИМ ВСЕЛЕНЦЕМ — ДВУСТВОРЧАТЫМ МОЛЛЮСКОМ  
*ANADARA KAGOSHIMENSIS* (BIVALVIA: ARCIDAE)**

© 2016 г. **Н. К. Ревков**, канд. биол. наук., в. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

E-mail: nrevkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Одним из значимых элементов в адаптивной трансформации донных экосистем бассейна Чёрного моря во второй половине XX века стал лессепсианский вселенец *Anadara kagoshimensis*. Цель настоящей работы — по материалам из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ РАН и литературным источникам проанализировать пространственно-временные особенности колонизации анадарой бассейна Чёрного моря. Отмечена этапность данного процесса. Вслед за первым обнаружением вида в 1968 г. у берегов Кавказа последовал десятилетний латентный период. Основная волна колонизации Чёрного моря вселенцем, захватившая западный и восточный участки шельфа, приходится на вторую половину 1970-х и 1980-е гг. Здесь происходит массовое развитие поселений, которые формируют собственный репродуктивный потенциал, обеспечивающий в 1990-е годы появление анадары у анатолийского и крымского берегов. Запаздывание приблизительно на 20–25 лет появления анадары на северных и южных участках шельфа, при её наличии на западных и восточных границах, может свидетельствовать о наличии гидрологического барьера при распространении вида между отдалёнными друг от друга прибрежными участками шельфа Чёрного моря. Рассмотрены причины флуктуации количественного развития поселений вида. Отмечен феномен появления и массового развития в Чёрном море *A. kagoshimensis* в период востребованности как потребителя избыточного органического вещества, в условиях пика эвтрофирования бассейна в конце 1980-х — начале 1990-х гг. Максимальное развитие данный вид получил в эстуарных, наиболее подверженных органическому загрязнению участках шельфа. Это обусловлено широкой экологической пластичностью и стрессоустойчивостью *A. kagoshimensis*, которые определяются её физиолого-биохимическими адаптациями к гипоксическим условиям среды, часто сопровождающим высокоэвтрофированные акватории. Анализ материала по численности и биомассе указывает на фактическую реализацию *A. kagoshimensis* в условиях Чёрного моря своего биотического потенциала как минимум на двух (западном и восточном) участках шельфа, где пики её количественного развития пройдены. По крымскому сектору, в связи с его более поздним освоением видом-вселенцем, этот вывод не очевиден. При сохранении тенденции деэвтрофирования бассейна Чёрного моря следует ожидать снижения и стабилизации количественного развития анадары, за исключением зон вблизи источников органического обогащения.

**Ключевые слова:** вид-вселенец, особенности колонизации, *Anadara kagoshimensis*, численность, биомасса, Чёрное море

К настоящему времени сложилось понимание [55, 63, 74, 76, 87, 89], что биологические инвазии представляют значительную угрозу для многих природных, в том числе водных, экосистем, экономик различных государств. Основными источниками в мировом распространении инвазивного материала являются обрастания и балластные воды судов, аквакультура и аквариумистика [57, 88].

Средиземноморский бассейн не является исключением. В среднем каждые 9 [95] – 14 [97] дней здесь происходит обнаружение одного нового вида-вселенца. Дальнейший успех их натурализации в последние десятиле-

тия (с конца 1990-х годов) связывают с глобальным повышением температуры, создающим благоприятные условия для развития лессепсианских мигрантов из района Индо-Пацифики [72, 79]. К 2012 г. общее число вселенцев в Средиземное море достигло 986 видов, среди которых доминируют моллюски (215 видов), ракообразные (159) и полихеты (132) [97]. Аналогичная цифра для Чёрного моря в среднем на порядок величин ниже. За одно десятилетие общее число вселенцев в Чёрное море возросло почти втрое — с 26 [92] до 35 [46], 59 [93], 70 [1] и 130 видов [8], что в определённой степени связано с повышением ис-

следовательского интереса к обсуждаемой теме [10]. В работе Т. А. Шигановой [47] приведены данные уже по 153 видам-вселенцам (включая пресноводные формы) в акваторию Чёрного моря.

В Чёрном море, в отличие от Средиземного, среди морских вселенцев доля представителей зообентоса ниже. В период с 1884 по 1986 г. здесь значатся всего 20 «достоверных вселенцев» [10], а с 1930 по 1986 г. — только 14, из которых 6 — ракообразные и 5 — моллюски. Среди последних — вид семейства арцид *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), ставший наряду с двумя другими новыми для Чёрного моря моллюсками — *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 — одним из значимых элементов в адаптивной трансформации донных экосистем бассейна во второй половине XX века. В Средиземном море анадара отнесена к локально инвазивной группе видов [60, 96]. Её принадлежность к данной группе в Чёрном море пока не подтверждена.

Цель настоящей работы — по материалам из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ РАН (крымский регион) и литературным источникам проанализировать особенности колонизации анадарой бассейна Чёрного моря. Информация по виду-вселенцу для крымского региона извлечена из общего массива, включающего 1103 бентосные станции, выполненные в период с 1960-х по 2013 гг. в диапазоне глубин 0–50 м.

**Некоторые замечания к систематическому положению «черноморской» анадары.** Раковины неизвестных моллюсков, впервые обнаруженных в Средиземном море, были идентифицированы итальянскими малакологами как *Scapharca* cf. *cornea* [58] и *Anadara* (*Scapharca*) *inaequivalvis* [59, 67, 82, 83]. В работах по Чёрному морю в 1980–1990 гг. этот моллюск значился под различными названиями: *Anadara* sp. [26, 69], *Cunearca cornea* [13, 16, 19, 23], *Scapharca inaequalvis* [61], а в начале 2000-х — как *A. inaequalvis* [32, 33, 40, 73]. Последнее видовое название широко использовалось многими европейскими авторами [64, 77, 94] вплоть до 2010 г. Однако ещё в 2006 г. были высказаны сомнения в правильности этого определения и отличии черноморско-средиземноморской анадары от экземпляров из типового местонахождения вида (южная Индия, район Коромандельского побережья) [22]. Позже было показано [65], что известный валидный вид *Anadara inaequalvis* (Bruguère, 1789), как и *Anadara cornea* (Reeve, 1844), в Чёрном и Средиземном морях не обитает (они не отмечены ни как нативные, ни как виды-вселенцы), и моллюсков, регистрируемых здесь под видовым названием *A. inaequalvis*, следует отнести к *A. kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Сделанный вывод нашёл подтверждение в результатах генетического анализа: сходство черноморских форм и *A. kagoshimensis* из Японского моря составило 99.8–100.0 % [66]. Собственно же сама *A. kagoshimensis* ранее в течение длительного периода была известна как *Anadara* (*Scapharca*) *subcrenata* (Lischke, 1869); последняя является младшим

гомонимом другого известного вида — *Arca subcrenata* (Michelotti, 1861) [68].

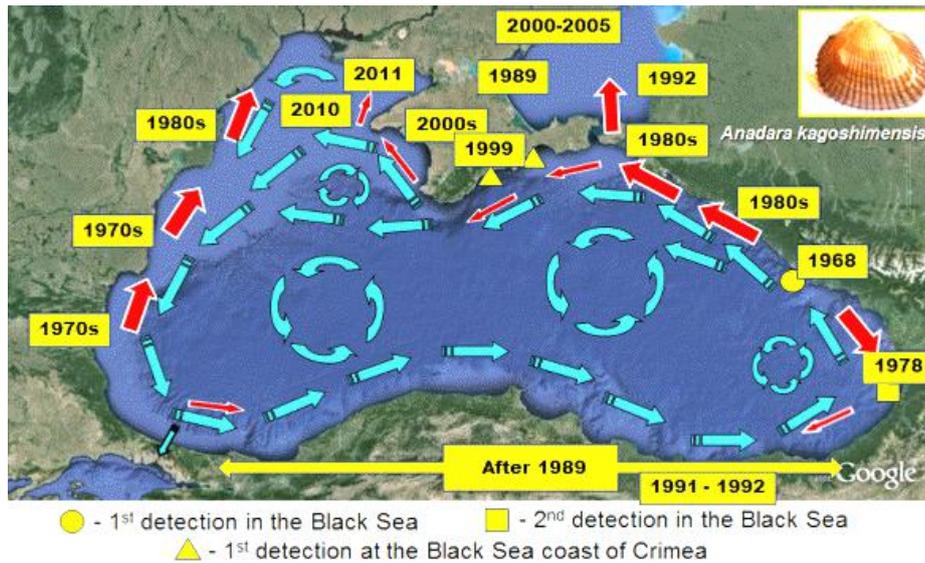
Примечательно, что одновременно с генетическим подтверждением видовой принадлежности черноморской анадары к *A. kagoshimensis* [66] появилась работа [52], указывающая на то, что границы и характер конхологической изменчивости азово-черноморской анадары соответствуют таковой *A. inaequalvis* из типовой местности — Коромандельского побережья Индии. В связи с этим возникает настоятельная необходимость генетического сравнения анадар-вселенцев в Азово-Черноморско-Средиземноморский бассейн (определённых как *A. kagoshimensis*) с формой *A. inaequalvis* из района Коромандельского побережья Индии. Важно убедиться, что это — два разных вида. В противном случае приоритет в названии «черноморской» анадары должен быть отдан *Anadara inaequalvis*.

**Динамика освоения анадарой акватории Чёрного моря.** К настоящему времени имеется довольно подробная информация о развитии поселений анадары на различных участках черноморского шельфа. Наиболее изученными являются его западный (побережье Болгарии, Румынии), северный (украинский участок северо-западного шельфа и побережье Крыма) и восточный (побережье Кавказа) районы; меньше сведений по анатолийскому побережью.

Анадара в Чёрном море впервые обнаружена в 1968 г. (рис. 1). На полигоне Туапсе — Шепси (кавказское побережье) в диапазоне глубин 20–30 м на одной из 8 станций в бентосные пробы попал один ювенильный (массой менее 0.002 г) экземпляр неизвестного для Чёрного моря моллюска. О нём вспомнили только в 1980-х гг. после появления информации о распространении на шельфе Чёрного моря нового вселенца — представителя семейства Arcidae. Анализ сохранившейся пробы позволил М. И. Киселёвой [16] отнести ранее не определённый вид двустворчатого моллюска к уже известной на то время *Cunearca cornea*.

Следующая регистрация анадары в бентосе Чёрного моря произошла после десятилетнего латентного периода также у берегов Кавказа. На его южном участке (устье р. Чорох) в 1978–1979 гг. в пробах были встречены моллюски длиной 1.0–2.5 см [91]. Дальнейшее подтверждение факта освоения анадарой кавказского шельфа (на участке между Геленджиком и Поти) было получено в ходе бентосных съёмов во второй половине 1980-х гг. Численность и биомасса вселенца, встреченного в биоценозе *Chamelea gallina* + *Gouldia minima* на глубине 20–30 м, составляла соответственно 0.4 экз.·м<sup>-2</sup>, 4.26 г·м<sup>-2</sup> (1986 г.) и 10.0 экз.·м<sup>-2</sup>, 68.00 г·м<sup>-2</sup> (1989 г.) [16].

На западном участке черноморского шельфа анадара обнаружена в начале 1980-х: в 1981 г. у берегов Болгарии в Варненском [24] и в 1982 г. в Бургасском [26] (цит. по: [23]) заливах; чуть позже — у берегов Румынии [61]. Подробные маршрутные исследования береговых выбро-



**Рис. 1.** Схема освоения *A. kagoshimensis* акваторий Чёрного и Азовского морей. Красные стрелки — вектор распространения *A. kagoshimensis*, голубые — векторы основных течений по [42]

**Fig. 1.** Scheme of *A. kagoshimensis* colonization the Black Sea and Sea of Azov. Red arrows — propagation vector of *A. kagoshimensis*, blue — vectors of the main streams after [42]

сов у болгарского побережья, выполненные осенью 1984 и летом 1985 г., принесли массовые находки в приустьевой части р. Маринка в Бургасском заливе пустых створок анадара длиной до 60 мм [23]. Судя по длине створок и известным темпам роста моллюсков [45], их возраст может оцениваться в 4–6 лет. Последнее указывает на ориентировочное время массового появления анадара в бентосе региона в конце 1970-х гг., фактически совпадающее с таковым для кавказского шельфа.

На украинском участке северо-западного шельфа (севернее о. Змеиный и в б. Жебриянская) анадара впервые обнаружена в 1986–1987 гг. (моллюски длиной до 43 мм) [11]. Уже к 2004–2005 гг. она становится обычным [48], а в 2008 г. — доминирующим по биомассе видом в бентосе придунайского региона [38].

Первые находки *A. kagoshimensis* в Керченском проливе относятся к 1986 г. [11], и уже в 1989 г. на траверзе Камыш-Бурунской косы в южной части пролива на заиленном грунте на стыке биоценозов церастодермы и венуса был найден её собственный биоценоз [14]. По данным 2003–2008 гг., на северном и северо-восточном участках пролива анадара выступает в качестве содоминанта в сообществах *Mytilaster lineatus* и *Cerastoderma glaucum* и характерного элемента — в сообществе *Mytilus galloprovincialis* [7]. В этот же период в южной части пролива она обнаружена только в 2005 г. [20].

У черноморских берегов Турции анадара появляется позже (в обширной бентосной съёмке 1988–1989 гг. от Стамбула до Ризе она отсутствует [71]). Впервые она обнаружена на восточном участке анатолийского побережья (район Трабзон) в 1998–1999 гг. [84]. Здесь в массовом

материале отмечены моллюски длиной до 85 мм, максимальный возраст которых оценивался в 7 лет [85]. Таким образом, появление поселений анадара у берегов Турции может быть отнесено примерно к 1991–1992 гг. К 2000–2001 гг. анадара в прибосфорском районе Турции в диапазоне глубин 0.5–65.0 м становится одной из массовых форм макрозообентоса с встречаемостью до 25 % [51].

Начало освоения анадарой Азовского моря датируется её первым обнаружением в апреле 1989 г. на севере Казантипского залива [45]. К 1997 г. в южной части моря она уже выступала в качестве руководящего вида одноимённого биоценоза [41], а находки моллюсков в 2005 г. в северной части Азовского моря дали основание говорить о завершении фазы колонизации данным видом Азово-Черноморского бассейна [3].

У черноморских берегов Крыма (исключая район Керченского пролива) анадара впервые зарегистрирована в 1999 г. (акватории Карадага и Алушты) [32], то есть фактически через 30 лет после первого обнаружения (1968 г.) в бентосе Чёрного моря и примерно через 20–25 лет после начала массовой колонизации (1970-е гг.) западного и восточного участков черноморского шельфа (рис. 1). В 2000-е гг. последовали другие находки вселенца в районах юго-восточного (Карадаг [33], Феодосийский залив [5]), южного (м. Плака [39]), юго-западного (бухты Ласпи, Балаклавская [29]), западного (б. Севастопольская, устье р. Бельбек [34]) и северо-западного Крыма (2011 г., Каркинитский залив). К настоящему времени можно говорить о фактическом завершении расселения анадара вдоль крымского побережья Чёрного моря, с относительно дискретным характером пространственного освоения новых акваторий.

Из 393 станций, выполненных у берегов Крыма в 2000–2010 гг. на глубине до 40 м, *A. kagoshimensis* встречена на 41, то есть в 10 % случаев.

**Особенности колонизации анадарой бассейна Чёрного моря.** Анализ почти 50-летней истории освоения анадарой бассейна Чёрного моря позволяет говорить об этапности данного процесса, связанного с механизмом её первоначального проникновения в Чёрное море, особенностями его гидрохимического и гидрологического режимов и экологической пластичностью вида-вселенца.

Проникновение анадары в Чёрное море связывают со случайным заносом личинок с балластными водами судов. Фактически одновременное обнаружение моллюсков в Чёрном море у берегов Кавказа (1968 г.) [16] и в Адриатическом море у берегов Италии (1969 г.) [58] обусловлено наличием развитой разnobассейновой экспортной магистрали между портами Индо-Пацифики, где происходила балластировка судов местными водами с «инвазивным» материалом, и портами Средиземного и Чёрного морей, где балластные воды сливались. В связи с возникшей необходимостью уточнения принадлежности черноморской анадары к *A. kagoshimensis* [66] либо к *A. inaequivalvis* [52], а также широким распространением *A. inaequivalvis* в Индо-Пацифике (от Индии и Шри-Ланки до Индонезии, от Японии до северного побережья Австралии [78]), сейчас трудно установить точный район донорства. Были ли это прибрежные воды Филиппинских островов (Тихий океан) [47, 92], умеренные широты северной части Тихого океана [96], побережье Индии или Австралии — спорный вопрос. Для ответа на него необходимо иметь более полную информацию как по видовой идентификации анадар из района Индо-Пацифики, так и по существовавшим в 1960–1970-е гг. транспортным коридорам, обеспечившим проникновение анадары в Чёрное море.

Ввиду отсутствия в 1970–1980-е гг. планомерных исследований бентоса по всей шельфовой зоне бассейна, подробная схема освоения анадарой Чёрного моря неизвестна. Как отмечено выше, в ряде случаев или регистрировались случайные находки молоди (побережье Кавказа, 1968, 1978–1979 гг.; южный берег Крыма, 1999), или обнаруживались уже сложившиеся поселения моллюсков (шельф Болгарии, Румынии, начало 1980-х; юго-восточное побережье Турции, 1998–1999 гг.). Тем не менее в хронологии событий можно выделить три ключевых момента: 1) первое (не массовое) появление вида в Чёрном море в конце 1960-х, 2) массовую колонизацию западных и восточных участков шельфа в конце 1970-х, 3) появление поселений анадары на шельфе Крыма и Турции в 1990-е гг.

Именно на вторую половину 1970-х приходится вторая волна уже массового появления в Чёрном море вида-вселенца, с его последующим прогрессирующим продвижением на север — на украинский участок шельфа Чёрного моря.

Недостаток информации не позволяет с уверенностью

говорить о том, насколько отмеченная для 1970-х годов волна колонизации анадарой Чёрного моря захватила и шельфовую зону турецкого побережья. Отсутствие вселенца в бентосе последнего в 1989 г. [70, 71] и появление на его юго-восточном участке только в 1991–1992 гг. (по данным из [84]) дают основание предположить, что развитие поселений анадары у берегов Турции могло происходить уже за счёт собственных (черноморских) репродуктивных источников, сформировавшихся к этому времени на западном (зоны Болгарии, Румынии) и восточном (зона Кавказа) участках черноморского шельфа. Аналогичное предположение о репродуктивных источниках может быть сделано и для крымских поселений моллюска.

Разница в появлении поселений анадары у берегов Крыма и Турции, в сравнении с появлением в болгарско-румынском и кавказском секторах шельфа, достигает 20 и более лет. Принимая во внимание зависимость распространения её планктонных личинок от системы течений, становится понятным, что причины запаздывания освоения видом-вселенцем новых акваторий в большей степени имеют гидрологический характер. Не претендуя на полноту раскрытия данной темы, обратим внимание на некоторые моменты.

Известно, что основное течение Чёрного моря (ОЧТ) формирует замкнутую циркуляцию вод против часовой стрелки параллельно побережью, охватывает всё море кольцом шириной от 37 до 93 км, и в наибольшей степени выражено на расстоянии 3.7–18.5 км от берега, где имеет среднюю скорость до  $0.463 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$  [21]. Важную особенность ОЧТ представляет меандрирование, которое может приводить к образованию изолированных вихрей разного знака размером 40–90 км [37, 42]. Внутри кольца ОЧТ располагаются западный и восточный циклонические круговороты («очки Книповича») со средней скоростью  $0.05\text{--}0.26 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$ . Подобная система циркуляции вод предполагает возможность относительно быстрого освоения шельфа бентосными организмами, имеющими планктонную стадию развития. Теоретически при благополучном стечении обстоятельств за две недели (общее время развития личинок анадары в планктоне неизвестно) нахождения в планктоне, будучи подхваченными геострофическими течениями, они могут преодолевать значительные расстояния — до 240–480 км. Однако следует отметить преимущественное появление (генерацию) этих личинок в прибрежной зоне вне основной струи ОЧТ. Здесь проблематичной оказывается сама возможность быстрого (что важно для ограниченного времени развития в планктоне) попадания личинок анадары в основную струю ОЧТ, как, впрочем, и выхода из него (для оседания в благоприятных условиях небольших глубин прибрежной зоны).

В прибрежной зоне действует своя система генерируемых ОЧТ круговоротов и ветровых кросс-шельфовых течений [28, 37]. Система прибрежных антициклонических вихрей приводит к вдольбереговому переносу вод против ОЧТ. Сама же зона конвергенции антициклони-

ческих круговоротов формирует две составляющие переноса водных масс — горизонтальную и вертикальную [28]. Первая направлена от берега к зоне конвергенции, вторая направлена вниз в середине прибрежных антициклонических вихрей и совпадает с опусканием вод на периферии циклонических круговоротов. При выносе водных масс из прибрежной зоны происходит рассеивание личинок в открытой части моря, с определённой вероятностью их попадания в основной поток ОЧТ.

Таким образом, пассивные личинки анадары, как и ларвотон в целом, находясь в прибрежной зоне вне основной струи ОЧТ, оказываются вовлечёнными в сложную систему переносов, имеющих вероятностный характер, не гарантирующий попадание в благоприятные условия для формирования взрослых поселений моллюсков.

Предполагаемый вектор миграции личинок анадары со стороны западного участка шельфа Чёрного моря в направлении анатолийского побережья совпадает с румелийским (вдоль западного шельфа) течением западного циклонического круговорота. В дополнение к отмеченным выше особенностям прибрежной гидрологии здесь следует обратить внимание на возможные при вдольбереговом переносе потери, связанные с выносом части личинок в потоке поверхностного Босфорского течения в Мраморное море (357 км<sup>3</sup> в год [4]). Ограничение в проникновении личинок анадары на шельф Турции со стороны Кавказа определяется южной ветвью восточного циклонического круговорота, основное направление которого — против обсуждаемого вектора миграции личинок (рис. 1).

Учитывая сказанное выше, по-видимому, следует признать наличие и весомость естественных гидрологических барьеров на пути перемещения личинок анадары, как, впрочем, и других меропланктонных форм, вдоль черноморского шельфа. Фактическое запаздывание на 20–25 лет освоения прибрежным видом-вселенцем северных и южных участков шельфа, при наличии анадары на западных и восточных границах, может свидетельствовать об ограниченном прямом водообмене между прибрежными отдалёнными районами шельфа Чёрного моря.

Очевидно, что для освоения новых акваторий пул личинок анадары должен иметь определённую ёмкость для реализации этой возможности. Не случайно, что бентосные беспозвоночные, имеющие пелагическую стадию развития, обеспечивают себя избытком личинок для реализации своего биотического потенциала. Ориентировочные расчеты для трёх массовых видов черноморских двустворчатых моллюсков (*Ch. gallina*, *G. minima* и *M. galloprovincialis*), диапазон глубин обитания которых соответствует таковому анадары, показали, что для поддержания популяций этих видов достаточно, чтобы из общего количества вымётываемых данными видами яиц в бенталь возвращалось соответственно 0.130, 0.034 и 0.007 % личинок [15]. Безусловно, в общие потери, кроме естественной смертности личинок и их выедания, включаются и миграционные. По-видимому, в освоении анадарой

северных (крымских) и южных (анатолийских) участков черноморского шельфа, помимо гидрологических барьеров, задержка обусловлена и необходимостью последовательного формирования в направлении ветвей вдольбереговой миграции базовых поселений моллюсков, достаточных для генерации пула личинок, необходимого для заселения новых акваторий.

**Численность и биомасса поселений анадары.** Уже на первых этапах массовой регистрации в бентосе Чёрного моря (шельф Болгарии и Румынии) анадара демонстрирует абсолютно высокий (практически максимальный для всего периода наблюдений) биотический потенциал своего развития. Её средняя биомасса в собственном биоценозе в 1982 г. в Бургасском заливе оценивалась в 530 г·м<sup>-2</sup>, при максимальных значениях до 4280 г·м<sup>-2</sup> [23]. Этот биотический потенциал вида-вселенца оказался близок уровню развития основных аборигенных видов двустворчатых моллюсков северо-западной части Чёрного моря в их собственных биоценозах в 1983–2003 гг.: *M. galloprovincialis* (1487 г·м<sup>-2</sup>), *Ch. gallina* (532), *M. lineatus* (415) и *Mya arenaria* (217) [36]. В дальнейшем максимальные значения биомассы анадары, отмечаемые на других участках черноморского шельфа, уже не превышали ранее достигнутого верхнего порога: побережье Болгарии (2008 г.) — 176 г·м<sup>-2</sup> [90], воды Румынии (2006 г.) — 219 г·м<sup>-2</sup> [50], Дунайско-Днестровское междуречье (1992–2003 гг.) — 199 г·м<sup>-2</sup> [36], побережье Крыма (табл. 1) — 374 г·м<sup>-2</sup>, побережье Кавказа (Гудаутская устричная банка, 1990; район Геленджик — Адлер, 2001 г.) — соответственно 233 г·м<sup>-2</sup> [12] и 450 г·м<sup>-2</sup> (макс. 1180 г·м<sup>-2</sup>) [44].

При сопоставлении количественных данных развития анадары, имеющихся для западного (болгарский, румынский и украинский), восточного (Кавказ) и северного (Крым) участков черноморского шельфа, можно отметить следующее. У берегов Крыма наблюдается более позднее развитие и более низкий уровень реализации биотического потенциала вида (как по численности, так и по биомассе) (рис. 2). На восточном участке черноморского шельфа реализуется более длительный период развития поселений: от первого обнаружения моллюсков в 1960-х до умеренного развития в конце 1980-х — начале 1990-х и пика (по численности и биомассе) в начале 2000-х гг. На западном участке с начала 1980-х по конец 2000-х гг. отмечен в целом стабильно высокий уровень реализованного биотического потенциала анадары.

**Некоторые причины флуктуации поселений анадары.** При уже состоявшемся освоении анадарой акватории Чёрного моря естественная пространственная неравномерность распределения её поселений на различных участках шельфа создаёт трудности в определении и описании изменений и трендов её количественного развития. Однако при общем взгляде на черноморскую популяцию анадары нельзя не заметить как тренд естественного роста показателей её численности и биомассы

**Таблица 1.** Количественные показатели развития поселений *A. kagoshimensis* у берегов Крыма и на Филлофорном поле Зернова  
**Table 1.** Quantitative indicators of *A. kagoshimensis* settlements near the coast of Crimea and on the Zernov Phyllophora field

Район	Годы	Кол-во станций*	Глубина, м	Численность, экз.·м <sup>-2</sup>	Биомасса, г·м <sup>-2</sup>
Каркинитский залив	2011	1	18	2	5.238
Западный Крым (р-н Учкеевки)	2003–2012	22	8–19	1–63 (22)	0.0003–361.7500 (55.0520)
б. Севастопольская	2006–2013	6	4–17	8–13 (10)	0.004–1.250 (0.219)
б. Балаклавская	2006–2013	5	9–15	8–13 (10)	0.001–1.633 (0.339)
р-н Ласпи	2010	1	45	30	81.560
р-н м. Плака	2006	2	13, 15	15–25 (20)	0.170–79.058 (39.614)
Карадаг	2006	5	27–35	1–25 (11)	0.010–219.800 (56.326)
Феодосийский залив	2006–2011	8	21–34	13–328 (83)	1.792–374.375 (77.896)
Керченский пролив	1986	3	7–13	4–8 (5)	10–24 (16)
Керченское предпроливье	2011	1	32	20	5.138
Филлофорное поле Зернова	2010, 2011	5	20–35	2–40 (16)	0.001–22.535 (6.680)

\* — учтены станции, на которых обнаружена анадара (в скобках указаны средние значения)

\* — accounted stations with anadara (the mean values are in parentheses)

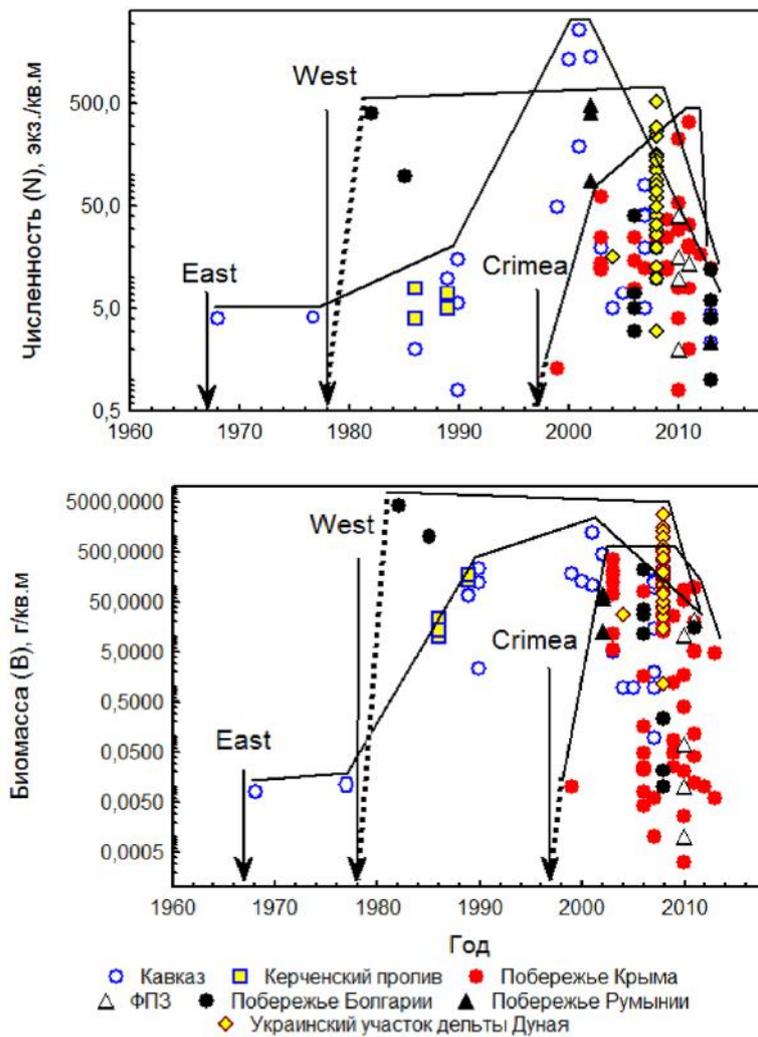
при освоении восточного шельфа Чёрного моря, так и «всплеск» развития на начальном этапе освоения западного шельфа (1980-е гг.) с абсолютным максимумом биомассы 4280 г·м<sup>-2</sup> [23], который позже нигде не достигался (рис. 2). Подобные «всплески» развития видов в начальный период освоения ими акватории Чёрного моря известны (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в 1988 г., *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в начале 1950-х гг.) [10] и могут быть отнесены к биологическим закономерностям, когда виды-вселенцы при отсутствии внешнего лимитирования попадают в благоприятные трофические условия.

К настоящему времени известны некоторые факторы, влияющие на пространственно-временную неоднородность развития поселений анадары в пределах естественных глубин её обитания (4–45 м). Наряду с периодом личиночного развития в планктоне наиболее уязвимыми в жизненном цикле анадары являются первые два года жизни в бентосе, когда она является кормовым объектом рыб-бентофагов [45]. Взрослые особи, в связи с массивностью створок, становятся менее доступными для питания рыб [92] и рапаны [12], что даёт им определённые преимущества в освоении акваторий. В Чёрном море отмечено более низкое потребление анадары рапаной в сравнении с другими двустворчатыми моллюсками (*M. galloprovincialis*, *Pitar rudis*) в зонах их совместного обитания [12]. Однако в зоне массовых поселений анадара может выступать в качестве основного объекта питания хищной рапаны [6]. В условиях Адриатического моря экспериментальные данные [86] указывают на равное, в весовом отношении, потребление рапаной *A. kagoshimensis* и *M. galloprovincialis*, однако за счёт предпочтения большего количества более

мелких моллюсков первого вида.

Возможность формирования поселений анадары в заиленных биотопах, основанная на известных физиолого-биохимических особенностях существования в кислород-дефицитных условиях [2], дала ей конкурентные преимущества перед аборигенным видом *Ch. gallina* у берегов Кавказа в диапазоне глубин более 15 м [53]. Прогрессирующее заиление донного субстрата привело здесь к смещению нижней границы обитания псаммофильной хамелеи на меньшие глубины и к её «компенсаторному» замещению в качестве одной из руководящих форм бентоса — на анадару. Однако и устойчивой к заилению анадаре для оседания личинок необходим подходящий твёрдый субстрат. В качестве такового часто выступают поверхности организмов эпифауны — раковины самой же анадары в области выводящего сифона, приподнимающегося над поверхностью грунта, веточки гидроидов и раковины подвижных гастропод *Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758).

Естественная пространственно-временная неоднородность пула личинок анадары и ограниченность в подходе для их оседания субстрате определяют вероятностный характер формирования её поселений. Например, нестабильное в разные годы пополнение поселений молодью определило межгодовые изменения численности и биомассы анадары в 2006–2008 гг. в районе дельты Дуная [38]. Кроме слабого пополнения молодью здесь было зафиксировано также резкое внутригодовое (2008 г.) снижение её численности и биомассы соответственно с  $230 \pm 62$  экз.·м<sup>-2</sup> и  $926 \pm 274$  г·м<sup>-2</sup> (июнь) до  $65 \pm 21$ ,  $223 \pm 46$  (август) и  $44 \pm 9$ ,  $120 \pm 26$  (октябрь). Объяснение последним изменениям не было найдено, но, принимая во



**Рис. 2.** Динамика численности (N) и биомассы (B) *A. kagoshimensis* в поселениях на восточном (побережье Кавказа), западном (болгарский, румынский и украинский) и северном (крымский) участках черноморского шельфа. Использованы данные из работ [7, 11, 12, 16, 23, 25, 38, 43, 44, 48, 50, 53, 56, 61, 69, 75, 90], информация по Крыму — из базы данных отдела экологии бентоса ИМБИ РАН. Стрелками указаны годы предполагаемого начала освоения участков шельфа

**Fig. 2.** Dynamics of *A. kagoshimensis* abundance (N) and biomass (B) in settlements along the Eastern (Caucasus), Western (Bulgarian, Romanian, Ukrainian) and Northern (Crimean) sectors of Black Sea shelf. The used data for the figure are from [7, 11, 12, 16, 23, 25, 38, 43, 44, 48, 50, 53, 56, 61, 69, 75, 90], information on Crimea — from the database of Benthos ecology department of IMBR RAN. Arrows indicate the years of the alleged beginning colonization of shelf

внимание особенности Дунайского стока, можно предположить наличие некоторого «залпового» воздействия загрязнителей, вызвавших гибель части поселений моллюсков. На возможность подобного рода воздействий указывает другой известный пример резкого сокращения поселений анадары в результате загрязнения донных осадков солями кадмия у северо-кавказских берегов в 2007 г. [17].

Многолетние изменения численности и биомассы анадары на северо-кавказском побережье в настоящее время связывают с биотическими взаимодействиями между аллохтонными и автохтонными видами [54]. Практически

полное исчезновение популяций двустворчатых моллюсков в конце 1990-х годов на глубинах 5–30 м на участке шельфа от Геленджика до Адлера объясняется массовым размножением *R. venosa*, а также выеданием личинок двустворчатых моллюсков гребневиком *M. leidy*. Появление в 1999 г. нового вселенца — гребневика *Beroe ovata* Vruguière, 1789, питающегося *M. leidy*, — привело к снятию пелагического пресса личинок анадары и её массовому оседанию [18]. Последнее в свою очередь спровоцировало новую вспышку развития рапаны. Результатом этого стало сокращение к 2003 г. популяции анадары: по

численности — с 1780 до 5–10 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>, по биомассе — с 700 до граммов–десятых грамма на 1 м<sup>2</sup> [43]. В 2007 г. в районе б. Инал биомасса и численность *A. kagoshimensis* продолжали оставаться на относительно низком уровне —  $\sim$ 99 г $\cdot$ м<sup>-2</sup> и  $\sim$ 40 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>, при максимальных значениях в целом для северо-кавказских берегов на данный период исследования  $\sim$ 139 г $\cdot$ м<sup>-2</sup> и 80 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup> [25].

Если отойти от рассмотрения локальных событий и оценивать развитие северо-кавказской популяции анадары в целом, то оказывается, что на протяжении длительного времени здесь сохраняются относительно стабильные параметры биомассы данного вида. Наиболее показательной является динамика максимальных значений из известных средних, составляющая для временного ряда 1989, 1990, 1999, 2000–2002, 2003–2005 и 2007 гг. соответственно 68 [16], 233 [12], 180 [53], 450 [44, 53]; 25 [43, 53] и 130 г $\cdot$ м<sup>-2</sup> [25]. Из анализа этого ряда следует, что максимальная биомасса анадары соответствует временному интервалу 1990–2002 гг. (180–450 г $\cdot$ м<sup>-2</sup>) с последующим снижением в 2003–2007 гг. (25–130 г $\cdot$ м<sup>-2</sup>).

Не отрицая факта влияния на динамику поселений анадары пресса рапаны и мнемнопсиса, обратим внимание на следующее. Массовое развитие поселений анадары в бассейне Чёрного моря происходило фактически на пике эвтрофирования последнего (1980–1990-е гг.). Избыточность доступной органики, несомненно, сыграла положительную роль в освоении новых акваторий данным видом, относящимся по типу питания к фильтраторам-сестонофагам. По-видимому, здесь можно говорить о некотором феномене появления и массового развития в Чёрном море анадары именно в период её наибольшей востребованности как потребителя избыточного органического вещества [35]. Максимальное развитие данный вид получил в прибрежных акваториях, в наибольшей степени подверженных органическому «загрязнению». Такими «горячими» зонами развития анадары стали обогащённые органикой приустьевые участки западного и восточного черноморского шельфа [43, 50, 62]. Несомненно, что этому способствовали широкая экологическая пластичность и стрессоустойчивость анадары [53], определяемые её физиолого-биохимическими адаптациями к гипоксическим условиям среды [2], часто сопровождающим высокоэвтрофированные участки акваторий.

Сказанное выше согласуется с известным положением об усилении развития и роли фильтраторов-сестонофагов в условиях роста органического обогащения акваторий [27, 31]. При известном снижении трофического статуса Чёрного моря после прохождения кризиса и начала его де-эвтрофикации в конце XX века [9, 49] вполне логичным оказывается отмеченное выше сокращение поселений анадары у берегов Северного Кавказа. Аналогичная реакция макрозообентоса в части ответа фильтраторов-сестонофагов на снижение количества доступной пищи отмечена в прибрежных открытых акваториях крымского побережья Чёрного моря [30, 31, 80] и в бухтовых аквато-

риях, где влияние рапаны как хищника в период исследований не прослеживалось [81].

**Закключение.** Имеющиеся данные свидетельствуют об этапности процесса освоения *Anadara kagoshimensis* Чёрного моря. Вслед за первым обнаружением в 1968 г. у берегов Кавказа следует десятилетний латентный период. Основная волна колонизации бассейна анадарой приходится на вторую половину 1970-х — начало 1980-х гг. и захватывает западный и восточный участки шельфа. Происходит массовое развитие поселений, которые формируют собственный репродуктивный потенциал, обеспечивающий в 1990-е годы появление вида-вселенца у анатолийского и крымского берегов. Фактическое запаздывание на 20–25 лет освоения анадарой северных и южных участков шельфа, при её наличии на западных и восточных границах, может свидетельствовать о наличии гидрологического барьера между отдалёнными друг от друга прибрежными участками шельфа Чёрного моря.

Отмечен феномен появления и массового развития в Чёрном море анадары как потребителя избыточного органического вещества именно в период её востребованности, в условиях пика эвтрофирования бассейна конца 1980-х — начала 1990-х гг. Наибольшее развитие данный вид получил в обогащённых органикой приустьевых участках черноморского шельфа. Этому способствовали его широкая экологическая пластичность и стрессоустойчивость, определяемые физиолого-биохимическими адаптациями к гипоксическим условиям среды, часто сопровождающим высокоэвтрофированные акватории.

Анализ материала по численности и биомассе анадары показывает, что в условиях Чёрного моря этот вид фактически реализовал свой биотический потенциал: как минимум на двух (западном и восточном) участках шельфа пики количественного развития анадары пройдены. По крымскому сектору, в связи с его более поздним освоением видом-вселенцем, этот вывод не очевиден, и ещё предстоит сделать ряд уточнений. При сохранении тенденции де-эвтрофирования бассейна следует ожидать снижения и стабилизации количественного развития анадары, за исключением зон вблизи источников органического обогащения.

**Благодарности.** Автор глубоко признателен уважаемым рецензентам за ценные замечания при подготовке работы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров Б. Г. Изменение экосистемы Чёрного моря: причины и последствия вселения экзотических видов // *Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности* : тез. докл. междунар. конф. (г. Азов, 15–18 июня 2003 г.). Ростов-на-Дону, 2003. С. 36–38. [Aleksandrov B. G. *Izmenenie ekosistemy Chernogo morya: prichiny i posledstviya vseleniya ekzoticheskikh vidov*. In:

- Evolyutsiya morskikh ekosistem pod vliyaniem vselentsev i iskusstvennoi smertnosti: tez. dokl. mezhdunar. konf. (Azov, 15–18 July 2003). Rostov-on-Don, 2003, pp. 36–38.]*
2. Андреев Т. И., Солдатов А. А., Головина И. В. Специфика тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) // *Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии* / ред. Г. Е. Шульман, А. А. Солдатов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. С. 169–216. [Andreenko T. I., Soldatov A. A., Golovina I. V. Spetsifika tkanevogo metabolizma u dvustvorchatogo molluska-vselentsa *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789). In: *Black Sea molluscs: elements of comparative and environmental biochemistry*. G. E. Shulman, A. A. Soldatov (Eds.). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2014, pp. 169–216. (in Russ.)]
  3. Анистратенко В. В., Халиман И. А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Чёрноморского 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.)]
  4. Богданова А. К. Гидрология Босфора и прибосфорского района Чёрного моря // *Водообмен через Босфор и его влияние на гидрологию и биологию Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1969. С. 5–121. [Bogdanova A. K. *Gidrologiya Bosfora i pribosforskogo raiona Chernogo morya*. In: *Vodoobmen cherez Bosfor i ego vliyanie na gidrologiyu i biologiyu Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1969, pp. 5–121.]
  5. Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Мазлумян С. А. Макрозообентос Феодосийского залива // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 163–169. [Makrozoobentos Feodosiiskogo zaliva. In: *Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov*. V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Ju. A. Zagorodnyaya (Eds.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 163–169. (in Russ.)]
  6. Бондарев И. П. Особенности питания и перспективы развития рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в Чёрном море // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов : материалы Международной научной конференции* (г. Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г.). Ростов-на-Дону, 2015. С. 44–48. [Bondarev I. P. Feeding habits and development prospects of rapa-whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Black Sea. In: *Some problems on biodiversity conservation of aquatic biocenoses: proceedings of the International Conference* (Rostov-on-Don, November 27, 2015.). Rostov-on-Don, 2015, pp. 44–48. (in Russ.)]
  7. Головкина Е. М., Набоженко М. В. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (Российский сектор) и заливов Таманского полуострова // *Вестник южного научного центра РАН*. 2012. Т. 8, № 2. С. 53–61. [Golovkina E. M., Nabozhenko M. V. Sovremennoe sostoyanie donnykh soobshchestv Kerchenskogo proliva (Rossiiskii sektor) i zalivov Tamanskogo poluostrova. *Vestnik yuzhnogo nauchnogo tsentra RAN*, 2012, vol. 8, no. 2, pp. 53–61.]
  8. Губанов Е. П., Гетманенко В. А., Сизова Е. А. Вселенцы Азовского и Чёрного морей: эскалация продолжается // *Рибне господарство України*. 2009. Вып. 1. С. 12–25. [Gubanov E. P., Getmanenko V. A., Sizova E. A. Vselentsy Azovskogo i Chernogo morei: eskalatsiya prodolzhaetsya. *Ribne gospodarstvo Ukraini*, 2009, iss. 1, pp. 12–25.]
  9. Заика В. Е. Де-эвтрофикация Чёрного моря и влияние климатических осцилляций // *Состояние экосистемы шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия : сб. ст., посвящ. 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. проф. В. М. Арнольди*. Краснодар, 2011. С. 88–93. [Zaika V. E. De-evtrofikatsiya Chernogo morya i vliyanie klimaticheskikh ostillyatsii. In: *Sostoyanie ekosistemy shel'fovoi zony Chernogo i Azovskogo morei v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya: sbornik statei, posvyashchenniy 90-letiyu Novorossiiskoi morskoi biologicheskoi stantsii im. professora V. M. Arnol'di*. Krasnodar, 2011, pp. 88–93.]
  10. Заика В. Е., Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 1. С. 5–22. [Zaika V. E., Sergeeva N. G., Kolesnikova E. A. Alien species in bottom macrofauna of the Black Sea: their distribution and influence on benthic communities. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 5–22. (in Russ.)]
  11. Золотарев В. Н., Золотарев П. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* — новый элемент фауны Чёрного моря // *Доклады АН 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 AN SSSR*, 1987, vol. 97, no. 2, pp. 501–502. (in Russ.)]
  12. Золотарев П. Н., Терентьев А. С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // *Океанология*. 2012. Т. 52, № 2. С. 251–257. [Zolotarev P. N., Terent'ev A. S. Changes in the macrobenthic communities of the Gudauta oyster bank. *Okeanologiya*, 2012, vol. 52, no. 2, pp. 251–257. (in Russ.)]

13. 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.)]
14. Иванов Д. А., Синегуб И. А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca ornea* // *Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона* : материалы III Междунар. конф. (10–11 октября 2007 г.). Керчь, 2008. С. 45–51. [Ivanov D. A., Sinegub I. A. Transformatsiya biotsenozov Kerchenskogo proliva posle vseleniya khishchnogo mollyuska *Rapana thomasiana* i dvustvorchatykh *Mya arenaria* i *Cunearca cornea*. In: *Sovremennye problemy ekologii Azovo-Chernomorskogo regiona* : materialy III Mezhdunar. konf. (10–11 Oct. 2007). Kerch, 2008, pp. 45–51.]
15. Киселева М. И. Основные черты биологии бентосных животных // *Основы биологической продуктивности Чёрного моря* / ред. В. Н. Грезе. Киев : Наукова думка, 1979. С. 212–218. [Kiseleva M. I. Osnovnye cherty biologii bentosnykh zhyvotnykh. In: *Osnovy biologicheskoi produktivnosti Chernogo morya*. V. N. Greze (Ed.). Kiev: Naukova dumka, 1979, pp. 212–218.]
16. Киселева М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / ред. В. Е. Заика. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mноголетnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya*. V. E. Zaika (Ed.). Kiev: Naukova dumka, 1992, pp. 84–99.]
17. Колючкина Г. А., Милютин Д. М. Использование морфо-функционального анализа *Anadara* sp. cf. *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia) в экологическом мониторинге // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 2. С. 192–199. [Kolyuchkina G. A., Miljutin D. M. Application of the morpho-functional analysis *Anadara* sp. cf. *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia) to environmental monitoring. *Okeanologiya*, 2013, vol. 53, no. 2, pp. 192–199. (in Russ.)]
18. Кучерук Н. В., Басин А. Б., Котов А. В., Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов северокавказского побережья Чёрного моря: многолетняя динамика сообществ // *Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря* / под ред. А. Г. Зацепина, М. В. Флинта. Москва : Наука, 2002. С. 289–297. [Kucheruk N. V., Basin A. B., Kotov A. V., Chikina M. V. Makrozoobentos rykhlykh gruntov severokavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: mnogoletnyaya dinamika soobshchestv. In: *Kompleksnye issledovaniya severovostochnoi chasti Chernogo morya*. A. G. Zatsepin, M. V. Flint (Eds.). Moscow: Nauka, 2002, pp. 289–297.]
19. Кънева-Абаджиева В., Маринов Т. Нов вид мида за Черно море *Cunearca cornea* (Reeve) // *Природа*. 1984. № 1. С. 63–64. [Kънева-Abadzchieva V., Marinov T. Nov vid mida za Chernomore *Cunearca cornea* (Reeve). *Priroda*, 1984, no. 1, pp. 63–64. (in Bulg.)]
20. Литвиненко Н. М., Евченко О. В. Состояние донного сообщества в Керченском проливе за период 2005–2009 гг. // *Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане*. Керчь : ЮгНИРО, 2010. С. 9–14. [Litvinenko N. M., Evchenko O. V. Sostoyanie donnogo soobshchestva v Kerchenskom prolive za period 2005–2009 gg. In: *Osnovnye rezultaty kompleksnykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskoy basseine i Mirovom okeane*. Kerch: YugNIRO, 2010, pp. 9–14.]
21. *Лоция Чёрного моря*. Министерство обороны Союза ССР. Главное управление навигации и океанографии. Москва, 1976. 511 с. [*Lotsiya Chernogo morya*. Ministerstvo oborony Soyuzo SSR. Glavnoe upravlenie navigatsii i okeanografii. Moscow, 1976, 511 p.]
22. Лутаенко К. А. К фауне двустворчатых моллюсков подсемейства Anadarinae (Arcidae) южной Индии // *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*. 2006. Вып. 10. С. 102–121. [Lutaenko K. A. On the fauna of bivalves of the subfamily Anadarinae (Arcidae) from southern India. *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 2006, vol. 10, pp. 102–121. (in Russ.)]
23. Маринов Т. М. *Зообентос Болгарского сектора Чёрного моря*. София : Издательство Болгарской академии наук, 1990. 195 с. [Marinov T. M. *The zoobenthos from the Bulgarian sector of the Black Sea*. Sofia: Publishing House of the Bulgarian Academy of Science, 1990, 195 p. (in Bulg.)]
24. Маринов Т., Стойков Ст., Барек М. Зообентосът от сублиторального пясъчно и тинесто дъно на Варненския залив // *Изв. Ин-та рибни ресурси*. 1983. Т. 20. С. 109–133. [Marinov T., Stoikov St., Berek M. Zoobenthos from the sandy and muddy sublittoral bottoms at Varna Bay. *Izv. Inst. Ryb. Resursy*. Varna, 1983, vol. 20, pp. 109–133. (in Bulg.)]
25. Набоженко М. В. Современное распределение двустворчатых моллюсков (Mollusca: Bivalvia) северо-восточной части Чёрного моря // *Вестник южного научного центра РАН*. 2011. Т. 7, № 3. С. 79–86. [Nabozhenko M. V. Recent distribution of bivalve mollusks (Mollusca: Bivalvia) in the northeastern Black Sea. *Vestnik Yuzhnogo Nauchnogo Tsentra RAN*, 2011, vol. 7, no. 3, pp. 79–86. (in Russ.)]
26. Нгуен Суан Ли. Качествен състав и количествено разпределение на зообентоса в Бургаския залив : канд. дисс. Варна, 1984. 177 с. [Nguen Suan Li. Qualitative composition and quantitative distribution of zoobenthos in the Bay of Bourgas. Phd. Thesis, IFR, Varna, 1984,

- 177 p. (in Bulg.])
27. Несис К. Н. Некоторые вопросы пищевой структуры морского биоценоза // *Океанология*. 1965. Т. 5, вып. 4. С. 701–714. [Nesis K. N. Nekotorye voprosy pishchevoi struktury morskogo biotsenoza. *Okeanologiya*, 1965, vol. 5, iss. 4, pp. 701–714.]
  28. Овчинников И. М., Титов В. Б. Антициклоническая завихренность течений в прибрежной зоне Чёрного моря // *Доклады АН СССР*. 1990. Т. 314, № 5. С. 1236–1239. [Ovchinnikov I. M., Titov V. B. Anticyclonic vorticity of currents in the offshore zone of the Black Sea. *Doklady AN SSSR*, 1990, vol. 314, no. 5, pp. 1236–1239 (in Russ.)]
  29. Ревков Н. К. Таксоцено моллюсков биотопа рыхлых грунтов Балаклавской бухты (Крым, Чёрное море) // *Экология моря*. 2006. Вып. 72. С. 38–46. [Revkov N. K. Mollusks taxocenose of the soft-bottom biotope in Balaklava bay (Crimea, the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2006, iss. 72, pp. 38–46. (in Russ.)]
  30. Ревков Н. К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Чёрное море) // *Кардаг — 2009 : сборник научных трудов, посвящ. 95-летию Кардагской научной станции и 30-летию Кардагского природного заповедника НАН Украины* / ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. С. 251–261. [Revkov N. K. Some remarks about composition and long-term changes in fauna of molluscs inhabiting soft-bottoms along the south-eastern coast of Crimea (Black Sea). In: *Karadag — 2009: Collection of scientific papers dedicated to the 95th anniversary of the Karadag Research Station and 30th anniversary of the Karadag Nature Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine*. A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2009, pp. 251–261. (in Russ.)]
  31. Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А., Николаенко Т. В., Шаляпин В. К. К вопросу о реакции Черноморского макрозообентоса на эвтрофирование // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа : сборник научных трудов*. Севастополь, 1999. С. 199–212. [Revkov N. K., Valovaya N. A., Kolesnikova E. A., Nikolaenko T. V., Shalyapin V. K. K voprosu o reaktzii Chernomorskogo makrozoobentosa na evtrofirovanie. In: *Ecological safety of coastal and shelf zones and comprehensive use of shelf resources: collected scientific papers*. Sevastopol, 1999, pp. 199–212. (in Russ.)]
  32. Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Николаенко Т. В., Колесникова Е. А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Чёрного моря // *Океанология*. 2002. Т. 42, № 4. С. 561–571. [Revkov N. K., Boltacheva N. A., Nikolaenko T. V., Kolesnikova E. A. The soft bottom zoobenthos diversity along the Crimean coastal zone of the Black Sea. *Okeanologiya*, 2002, vol. 42, no. 4, pp. 561–571. (in Russ.)]
  33. Ревков Н. К., Костенко Н. С., Киселева Г. А., Анистратенко В. В. Тип Моллюски Mollusca Cuvier, 1797 // *Кардаг. Гидробиологические исследования: сборник научных трудов, посвящ. 90-летию Кардагской научной станции и 25-летию Кардагского природного заповедника НАН Украины* / ред. А. Л. Морозова, А. В. Гаевская. Симферополь : СО-НАТ, 2004. Кн. 2. С. 399–435. [Revkov N. K., Kostenko N. S., Kiseleva G. A., Anistratenko V. V. Tip Mollyuski Mollusca Cuvier, 1797. In: *Karadag. Hydrobiological observations. Scientific works dedicated to 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station and 25th anniversary of Karadag Natural Reserve of Ukraine National Academy of Science*. A. L. Morozova, A. V. Gaevskaya (Eds.). Simferopol: SONAT, 2004, book 2, pp. 399–435. (in Russ.)]
  34. Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В. Состав и сезонная динамика макрозообентоса локального биотического комплекса *Chamelea gallina* (западный Крым, Чёрное море) // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2014. Вып. 11. С. 247–259. [Revkov N. K., Timofeev V. A., Lisitskaya E. V. Composition and seasonal dynamics of macrozoobenthos in local biotic complex *Chamelea gallina* (western Crimea, the Black Sea). *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2014, iss. 11, pp. 247–259. (in Russ.)]
  35. Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Бондарев И. П., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // *100 лет Кардагской научной станции им. Т. И. Вяземского : сборник научных трудов* / ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. Симферополь : Н. Орианда, 2015. С. 549–571. [Revkov N. K., Boltacheva N. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V., Timofeev V. A. The state of animal resources benthic deep-sea zone Crimean shelf after the crisis of the Black Sea ecosystem in second-half of XX century (based on expeditionary research 2010 on the RV “Professor Vodyanitsky”). In: *100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station: issue of scientific papers*. A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.). Simferopol: N. Orianda, 2015, pp. 549–571. (in Russ.)]
  36. Синегуб И. А. Макрозообентос. Донные сообщества. 1984–2002 гг. // *Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология* / ред. Ю. П. Зайцев, Б. Г. Александров, Г. Г. Миничева. Киев : Наукова думка, 2006. С. 276–286. [Sinigub I. A. Macrozoobenthos. Benthos communities. 1984–2002. In: *The North-Western part of the Black Sea: biology and ecology*. Yu. P. Zaitsev, B. G. Aleksandrov, G. G. Minicheva

- (Eds.). Kiev: Naukova dumka, 2006, pp. 276–286. (in Russ.)]
37. Спутниковый мониторинг Российского сектора Чёрного и Азовского морей. ФГБУ «НИЦ «Планета». 2016. [Sputnikovyi monitoring Rossiiskogo sektora Chernogo i Azovskogo morei. FGBU «NITs «Planeta», 2016.]. <http://planet.iitp.ru/index1.html>.
  38. Стадниченко С. В., Золотарёв В. Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // *Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сборник научных трудов. Севастополь, 2009. Вып. 20. С. 248–261. [Stadnichenko S. V., Zolotarev V. N. Populyatsionnaya struktura morskikh dvustvorchatykh mollyuskov v raione del'ty Dunaya v 2007–2008. In: *Ecological safety of coastal and shelf zones and comprehensive use of shelf resources*: collected scientific papers. Sevastopol, 2009, iss. 20, pp. 248–261 (in Russ.)]
  39. Трощенко О. А., Гринцов В. А., Губанов В. И., Евстигнеева И. К., Ревков Н. К., Субботин А. А., Танковская И. Н. Комплексные исследования экологического состояния района мыса Плака (Крым) // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка*. Серія: біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія. 2010. № 3 (44). С. 289–292. [Troschenko O. A., Grintsov V. A., Gubanov V. I., Evstigneeva I. K., Revkov N. K., Subbotin A. A. Complex researches of the ecological state of district of cape of Plaka (Crimea). *Naukovi zapysky Ternopil'skogo nacional'nogo pedagogichnogo universytetu imeni Volodymyra Gnatjuka*. Serija: biologija. Special'nyj vypusk: Hidroekologija, 2010, no. 3 (44), pp. 289–292. (in Russ.)]
  40. 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. Morfologicheskaya differentsiatsiya *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) v Chernom more. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 48, no. 5, pp. 3–10.]
  41. Фроленко Л. И., Деревянкина О. В. Формирование биоценоза вселенца кунearки *Cunearca cornea* в Азовское море // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна* : сборник трудов / АЗНИРХ. Ростов-на-Дону, 1998. С. 115–118. [Frolenko L. I., Derevyankina O. V. Formirovanie biotsenoza vselentsa kunearki *Cunearca cornea* v Azovskoe more. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseina*: sbornik trudov / AzNIRKH. Rostov-na-Donu, 1998, pp. 115–118.]
  42. Чёрное море // Национальный Атлас России : в 4 т. Т. 2 : Природа и экология. Москва, 2007. С. 249–253. [Chernoe more // *Natsional'nyi Atlas Rossii*: v 4 vol. Vol. 2: Priroda i Ekologiya. Moscow, 2007. pp. 249–253.] <http://национальныйатлас.рф/cd2/249-253/249-253.html>.
  43. Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2009. 25 с. [Chikina M. V. Makrozoobentos rykhlykh gruntov Severo-Kavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: prostranstvennaya struktura i mnogoletnyaya dinamika: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Moscow, 2009, 25 p.]
  44. Чикина М. В., Колучкина Г. А., Кучерук Н. В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // *Экология моря*. 2003. Вып. 64. С. 72–77. [Chikina M. V., Koluchkina G. A., Kucheruck N. V. Some features of reproduction biology of *Scapharca inaequalis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) in the Black Sea. *Ekologiya morya*, 2003, iss. 64, pp. 72–77. (in Russ.)]
  45. Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // *Рыбное хозяйство*. 1994. № 3. С. 40. [Chikhachev A. S., Frolenko L. N., Rekov Yu. I. Novyi vselenets v Azovskoe more. *Rybnoe khozyaistvo*, 1994, no. 3, pp. 40.]
  46. Шадрин Н. В. Дальние вселенцы в Чёрном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // *Экология моря*. 2000. Вып. 51. С. 72–78. [Shadrin N. V. The distant invaders in the Black and Azov Seas: ecological explosion, their cause, effect, prognosis. *Ekologiya morya*, 2000, iss. 51, pp. 72–78. (in Russ.)]
  47. Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2009. 56 с. [Shiganova T. A. Chuzherodnye vidy v ekosistemakh yuzhnykh vnutrennikh morei Evrazii: avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. Moscow, 2009, 56 p.]
  48. Шурова Н. М., Золотарев В. Н. Структура популяций морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*: сборник научных трудов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. Вып. 15. С. 556–566. [Shurova N. M., Zolotarev V. N. Struktura populyatsii morskikh dvustvorchatykh mollyuskov v raione del'ty Dunaya. In: *Ecological safety of coastal and shelf zones and comprehensive use of shelf resources*: collected scientific papers. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2007, iss. 15, pp. 556–566. (in Russ.)]
  49. Юнев О. А. Антропогенная эвтрофикация и ее влияние на состояние экосистемы пелагиали Чёрного моря // *Устойчивость и эволюция океаноло-*

- гических характеристик экосистемы Чёрного моря / ред. В. Н. Еремеев, С. К. Коновалов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. С. 300–330. [Yunev O. A. Antropogennaya evτροφikatsiya i ee vliyaniye na sostoyaniye ekosistemy pelagiali Chernogo morya. In: *Ustoichivost' i evolyutsiya okeanologicheskikh kharakteristik ekosistemy Chernogo morya* V. N. Eremeev, S. K. Konovalov (Eds.) Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2012, pp. 300–330.]
50. Abaza V., Dumitrache C., Dumitrescu E. Structure and distribution of the main molluscs from the Romanian marine areas designated for their growth and exploitation. *Cercetări marine — Recherches marines*, 2010, vol. 39, pp. 137–152.
  51. Albayrak S. On the Mollusca fauna of the Black Sea near Istanbul. *Zoology in the Middle East*, 2003, vol. 30, pp. 69–75.
  52. Anistratenko V. V., Anistratenko O. Yu., Khaliman I. A. Conchological Variability of *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black–Azov Sea Basin. *Vestnik zoologii*, 2014, vol. 48, iss. 5, pp. 457–466.
  53. Chikina M. V., Kucheruk N. V. Contemporary dynamics of coastal benthic communities of the north Caucasian coast of the Black Sea. In: *International Workshop on the Black Sea Benthos* (Istanbul-Turkey, 18–23 April 2004). Istanbul, 2004, pp. 155–160.
  54. Chikina M. V., Kucheruk N. V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the northeastern part of the Black Sea: influence of alien species. *Oceanology*, 2005, vol. 45, suppl. 1, pp. 176–182.
  55. EEA. *Progress towards the European 2010 biodiversity target*. Copenhagen, 2009. 56 p. (European Environmental Agency Report; 4/2009).
  56. *Final report on macrozoobenthic sampling results at “South stream” survey area*. Marine Ecology. 2014, Chapter 12 (URS-EIA-REP-204635), 156 p. ; Chapter 13 (URS-EIA-REP-202375), 179 p.
  57. Galil B. S. Taking stock: inventory of alien species in the Mediterranean Sea. *Biological Invasions*, 2009, vol. 11, iss. 2, pp. 359–372.
  58. Ghisotti F. *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve), ospite nuova del Mediterraneo. *Conchiglie*, 1973, vol. 9, no. 3–4, pp. 68.
  59. 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.
  60. Gofas S., Zenetos A. Exotic molluscs in the Mediterranean basin: Current status and perspectives. *Oceanography and Marine Biology: An annual Review*, 2003, vol. 41, pp. 237–277.
  61. Gomoiu M.-T. *Scapharca inaequalis* (Bruguière) — a new species in the Black Sea. *Cercetări marine — Recherches marines*, 1984, vol. 17, pp. 131–141.
  62. Gomoiu M.-T. Non-indigenous species in the Romanian Black Sea littoral zone: *Mya arenaria*, *Rapana venosa* and others. NEAR Curriculum in Natural Environmental Science. *Terre et Environnement*, 2005, vol. 50, pp. 155–176.
  63. Hoppe K. N. *Teredo navalis* The cryptogenic shipworm In: *Invasive aquatic species in Europe. Distribution, impacts and management*. E. Leppäkoski, S. Gollash, S. Olenin (Eds.). Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publ., 2002, pp. 116–120.
  64. Hrs-Brenko M., Legac M. A review of bivalve species in the eastern Adriatic Sea. II. Pteromorphia (Arcidae and Noetiidae). *Natura Croatica*, 1996, vol. 5, no. 3, pp. 221–247.
  65. 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. Hackenheim: ConchBooks, 2010, 901 p.
  66. 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.
  67. Lazzari G., Rinaldi E. Casi estremi polimorfismo in *Scapharca inaequalis* (Brug.). *Bolletino Malacologico*, 1981, vol. 17, fasc. 5–6, pp. 115–117.
  68. Lutaenko K. A. On the distribution of *Anadara kafanovi* (Bivalvia: Arcidae: Anadarinae). *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 2008, vol. 12, pp. 122–126.
  69. Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea. In: *International Workshop on the Black Sea Benthos* (Istanbul-Turkey, 18–23 April 2004). Istanbul, 2004, pp. 70–83.
  70. Mutlu E. Invertebrate species of fauna in Turkish Black Sea waters In: *Black Sea Biological Diversity: Turkey*, B. Ozturk (Comp.). 1998, pp. 88–105. (Black Sea Environmental Series, vol. 9).
  71. Mutlu E., Usnal M., Bingel F. Faunal community of soft-bottom mollusc of the Turkish Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 1993, vol. 17, no. 2, pp. 189–206.
  72. Occhipinti-Ambrogi A. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin*, 2007, vol. 55, iss. 7–9, pp. 342–352.
  73. Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 2003, vol. 46, iss. 5, pp. 542–551.
  74. Perrings C., Williamson M., Barbier E. B., Delfino D., Dalmazzone S., Shogren J., Simmons P., Watkinson A. Biological invasion risks and the public good: an economic perspective. *Conservation Ecology*, 2002, vol. 6, iss. 1, pp. 1–7.
  75. Petrova E., Stoykov S. Environmental studies of the macrozoobenthos in the nearby coastal zone along the

- Bulgarian Black Sea coast. *Agricultural Science and Technology*, 2013, vol. 5, no. 1, pp. 111–114.
76. Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 2005, vol. 52, iss. 3, pp. 273–288.
  77. Poppe G.T., Goto Y. *European Seashells. Vol. 2 (Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda)*. Wiesbaden: Verlag Christa Hemmen, 1993, 221 p.
  78. Poutiers J.M. Bivalves (Acephala, Lamellibranchia, Pelecypoda) In: *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. 1. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods*. K.E. Carpenter, V.H. Niem (Eds.). Rome: FAO, 1998, pp. 123–362.
  79. Raitos D.E., Beaugrand G., Georgopoulos D., Zenetos A., Pancucci-Papadopoulou A.M., Theocharis A., Papatthanassiou E. Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, 2010, vol. 55, no. 4, pp. 1478–1484.
  80. Revkov N.K., Abaza V., Dumitrache C., Todorova V., Konsulova T., Mickashavidze E., Varshanidze M., Sezgin M., Ozturk B., Chikina M.V., Kucheruk N.V. *The state of zoobenthos In: State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)* T. Oguz (Ed.) / Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008–3. Istanbul, Turkey, 2008, pp. 273–320.
  81. Revkov N.K., Petrov A.N., Kolesnikova E.A., Dobrotina G.A. Comparative analysis of long-term alterations in structural organization of zoobenthos under permanent anthropogenic impact (case study: Sevastopol Bay, Crimea). *Marine Ecological Journal* (Russian), 2008, vol. 7, no. 3, pp. 37–49.
  82. Rinaldi E. Su un esemplare teratologico di *Scapharca inaequalis*. *Conchiglie*, 1978, vol. 14, fasc. 7–8, pp. 147–148.
  83. Rinaldi E. Alcune considerazioni sulla validità del genere *Scapharca* Gray, 1847. *Bolletino Malacologico*, 1994, vol. 29, fasc. 9–12, pp. 227–232.
  84. Sahin C., Düzgüneş E.I., Okumuş I. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) in the southeastern Black Sea coast. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2006, vol. 6, pp. 155–163.
  85. Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalis*, Bruguière, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasiana*, Crosse, 1861: Mollusc). *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2009, vol. 8, iss. 2, pp. 240–245.
  86. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*, 2006, vol. 60, iss. 2, pp. 153–159.
  87. Schmitz D.C., Simberloff D. Biological invasions: a growing threat. *Issues in Science and Technology*, 1997, vol. 13, iss. 4, pp. 33–40.
  88. Streftaris N., Zenetos A., Papatthanassiou E. Globalisation in marine ecosystems — The story of non-indigenous marine species across European Seas. *Oceanography and Marine Biology: An annual Review*, 2005, vol. 43, pp. 419–453.
  89. 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.
  90. Todorova V., Trayanova A., Konsulova T. Biological monitoring of coastal marine waters and lakes — benthic invertebrate fauna: report / Bulgarian Academy of Sciences, Institute of Oceanology. Varna, 2008, 47 p.
  91. Varshanidze M., Guchmanidze A. Ecological role of benthic and pelagic invaders in benthic ecosystem, their biology and history of invasion. In: *International Workshop on the Black Sea Benthos* (Istanbul-Turkey, 18–23 April 2004). Istanbul, 2004, pp. 237–241.
  92. Zaitzev Yu., Mamaev V. *Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Declines*. New York: United Nations Publ., 1997, 208 p. (Black Sea environmental series, vol. 3).
  93. Zaitsev Yu., Oztürk B. (Eds.). *Exotic Species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas*. Istanbul, Turkey, 2001, 267 p.
  94. Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J. *CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean*. Monaco: CIESM Publ., 2003, vol. 3, 376 p.
  95. Zenetos A., Meri M., Verlaque M., Galli P., Boudouresque C.F., Giangrande A., Inar M.E., Bilecenoglu M. Additions to the annotated list of marine alien biota in the Mediterranean with special emphasis on Foraminifera and Parasites. *Mediterranean Marine Science*, 2008, vol. 9, no. 1, pp. 119–165.
  96. Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M.E., Garcia Raso J.E., Bianchi C.N., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Froggia C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos-espla A., Mastrotoaro 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.
  97. Zenetos A., Gofas S., Morri C., Rosso A., Violanti D., Garcia Raso J.E., Cinar M.E., Almogi-Labin A., Ates A.S., Azzurro E., Ballesteros E., Bianchi C.N., Bilecenoglu M., Gambi M.C., Giangrande A., Gravili C., Hyams-Kaphzan O., Karachle P.K., Katsanevakis S.,

Lipej L., Mastrototaro F., Mineur F., Pancucci-Papadopoulou M. A., Ramos Esplá A., Salas C., San Martín G., Sfriso A., Streftaris N., Verlaque M. Alien species in the Mediterranean Sea by 2012. A contribution

to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part 2. Introduction trends and pathways. *Mediterranean Marine Science*, 2012, vol. 13, no. 2, pp. 328–352.

## Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae)

N. K. Revkov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: nrevkov@yandex.ru

Lessepsian invader *Anadara kagoshimensis* is one of the important elements in the adaptive transformation of the Black sea shelf ecosystem in the second half of the XX century. The aim of the work is to analyse the Black Sea spatial and temporal colonization by this species according to the benthic database of Benthos Ecology Department of IMBR RAS (for the Crimean coasts) and literary sources for the whole Black Sea basin. The phases of this process are considered. A 10-year latency period followed after the first detection anadara in 1968 at Caucasian shelf. The main wave of anadara colonization in the Black Sea covered the Western and Eastern parts of the sea and fall within the period from second half of 1970s to 1980s. During that time period the extended development of *A. kagoshimensis* lead to forming own reproductive potential for next steps of expansion of this species to Anatolian and Crimean coasts in 1990s. About 20–25 years delay in detection of introduced species at the Northern and Southern parts of the Black Sea shelf, in presence at the Western and Eastern parts, could be an evidence of existing hydrological barrier between far distant nearshore areas of the Black Sea shelf. The reasons of the fluctuations in development of this species settlements are discussed. The phenomenon of introduction and mass development of *A. kagoshimensis* in the Black Sea during its the “most demand” period as a consumer of excess amount of organic matter, in conditions of eutrophication's peak in the Black Sea basin at the end of 1980s — the beginning of 1990s is marked. Estuarine areas of the Black Sea shelf enriched by organic matter are the most favourable conditions for the mass development of this species. This quantitative rising is due to wide ecological plasticity and stress tolerance of *A. kagoshimensis*, which are determined by its physiological and biochemical adaptations to a hypoxic conditions often appearing during eutrophication. Based on parameters of abundance and biomass the actual implementation of *A. kagoshimensis* biotic potential in the Black Sea is revealed at least within Eastern and Western areas of the shelf, where peaks of its quantitative development are already passed in previous years. This conclusion for the Crimean sector is not obvious because of more recent invasion by anadara of this region. A decrease and stabilization of *A. kagoshimensis* development, with the exception of local zones near organic “pollution” sources should be expected under maintaining the tendency of the basin de-eutrophication.

**Keywords:** alien species, colonization's features, *Anadara kagoshimensis*, abundance, biomass, Black Sea