

Особенности аллометрического роста двустворчатого моллюска-вселенца *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Cyrenidae) из бассейна реки Дон

ЖИВОГЛЯДОВА Л.А.¹, РЕВКОВ Н.К.^{2*}, ГУСЬКОВА О.С.¹, ШКОРКИН Р.А.¹, ХРЕНКИН Д.В.¹

¹Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Береговая 21-в, Ростов-на-Дону, 344002, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ;

²ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», проспект Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

* Автор-корреспондент, nrevkov@yandex.ru

РЕЗЮМЕ. Моллюски рода *Corbicula*, впервые обнаруженные в нижнем течении р. Дон (район тёплого канала Новочеркасской ГРЭС) в 2017 году, по конхиологическим признакам ранее были идентифицированы как *Corbicula fluminea*. Целью настоящей работы стало получение новых данных по морфометрии и особенностям формообразования раковин моллюсков данного вида в онтогенезе. По результатам анализа основных морфометрических параметров раковины – длины (L), ширины (D) и высоты (H) – показаны изменения индексов её фронтальной (D/L) и сагиттальной (H/L) кривизны (=индекс округлости), выпуклости ((H+D)/L) и условного объёма (H×D×L/1000) в онтогенезе. Приведены соответствующие уравнения зависимостей. Сделан вывод об интервальном характере изменений указанных индексов кривизны, определяющих соответствующие изменения относительного объёма раковин в онтогенезе. Их графики имеют куполообразный характер с достижением значений в диапазоне длин раковин 15–25 мм, достоверно превышающих аналогичные значения в интервалах до 15 и более 25 мм. Половое созревание и начало размножения моллюсков происходит на этапе увеличения относительного объёма раковины. Подобная стратегия формообразования, направленная на создание максимального внутреннего относительного объёма раковины в период формирования гонады, тем более у вынашивающей личинок андрогенной *C. fluminea*, может являться одной из характеристик, определяющих репродуктивные возможности вида, и, следовательно, его инвазивный потенциал.

DOI: [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33\(4\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33(4).3)

Features of allometric growth of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) from the Don River Basin

ZHIVOGLYADOVA L.A.¹, REVKOV N.K.^{2*}, GUSKOVA O.S.¹, SHKORKIN R.A.¹, HRENKIN D.V.¹

¹Azov-Black Sea Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“AzNIIRKH”), str. Beregovaya 21-v, Rostov-on-Don, RUSSIAN FEDERATION;

²A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, 2 Nakhimov av., Sevastopol, 299011, RUSSIAN FEDERATION

*Corresponding author, nrevkov@yandex.ru

ABSTRACT. Molluscs of the genus *Corbicula*, first discovered in the lower Don River (Novocherkasskaya TPP warm channel area) in 2017, were identified as *Corbicula fluminea* based on their conchological features. The aim of the present work was to obtain new data on morphometry and peculiarities of shell-shape

forming of molluscs of this species from the Don River in ontogenesis. Using the main morphometric parameters of the shell – length (L), width (D) and height (H) – changes in its frontal (D/L), sagittal (H/L) curvature (=Index of Roundness), convexity ((H+D)/L) and conditional volume (H×D×L/1000) indices during ontogeny were shown. The relevant equations of dependencies are given. The conclusion was made about the interval type of changes in the indicated curvature indices, which determine the corresponding changes in the relative volume of the shells in ontogenesis.. Their graphs have a dome-shaped character with reaching values in the range of shell lengths 15–25 mm, reliably exceeding similar values in the intervals up to 15 and more than 25 mm. Sexual maturation and the onset of reproduction of molluscs occurs at the stage of increasing relative shell volume. This strategy of shell formation, aimed at creating the maximum internal relative volume of the shell during the period of gonad formation, especially in the androgenic *C. fluminea*, which incubates larvae, may be one of the characteristics that determine the reproductive capacity of the species and, consequently, its invasiveness.

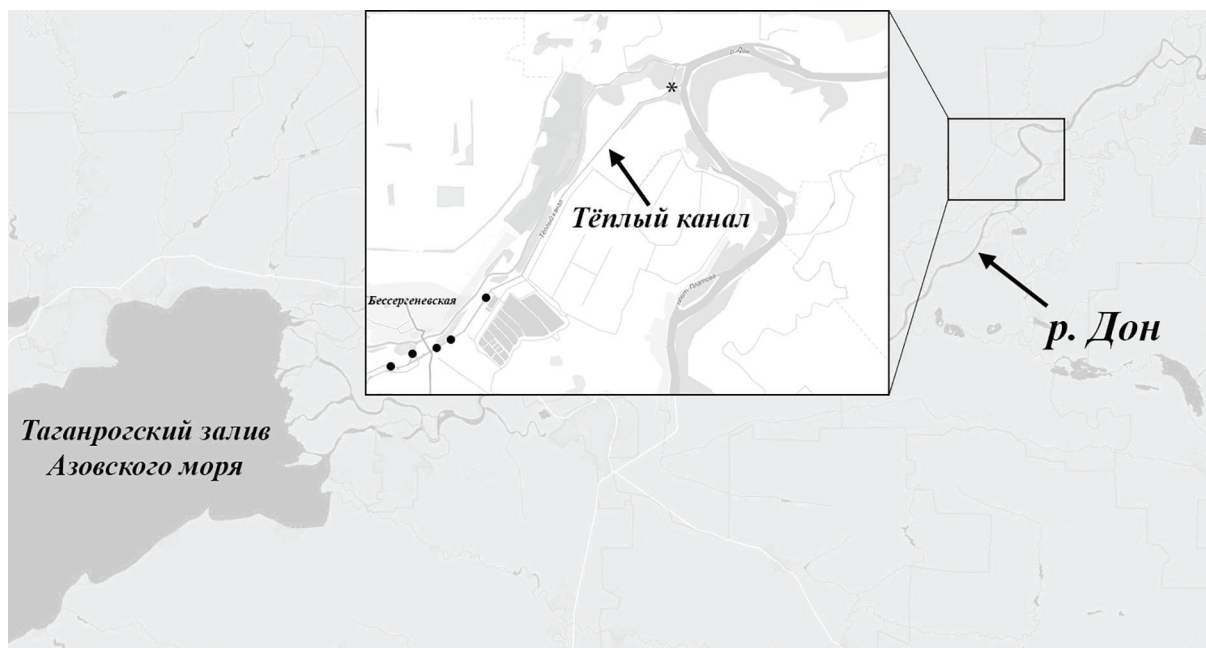


РИС. 1. Карта-схема района отбора проб в тёплом канале Новочеркасской ГРЭС, август 2019 г.

FIG. 1. Schematic map of the sampling area in the warm channel of Novocherkasskaya hydroelectric power plant, August 2019.

Введение

Мировая фауна современных представителей рода *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811 по различным оценкам включает от 60–70 [Huber, 2015] до 91 [Graf, Cummings, 2020] валидных видов, из которых три – *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774), *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774) и *C. leana* Prime, 1864 – являются наиболее распространенными инвазионными видами данного рода в Европе [Morhun *et al.*, 2022]. Одна из этих корбикул – *C. fluminea* – отнесена к ТОП-100 наиболее опасных инвазивных видов Европы и России [Vilà *et al.*, 2009; Orlova, Feneva, 2018]. Несмотря на большой интерес к причинам успешной экспансии *C. fluminea*, до настоящего времени не простым является ответ на вопрос о критериях идентификации данного вида. Причиной тому является способность представителей рода *Corbicula* к размножению как обычным половым способом, так и путем формирования андрогенетических клональных линий [Lee *et al.*, 2005; Hedtke *et al.*, 2011; Pigneur *et al.*, 2011, 2014], способных захватывать яйца других клонов [Lee *et al.*, 2005; Hedtke *et al.*, 2011; Pigneur *et al.*, 2014], а также возможность гибридизации клонов с особями, обладающими ядерными рибосомальными последовательностями от разных морфотипов [Lee *et al.*, 2005; Pigneur *et al.*, 2014]. Инвазивные линии *Corbicula* представлены пре-

имущественно андрогенетическими формами [Komaru *et al.*, 2012].

Следствием большой вариабельности реализаций данных репродуктивных возможностей стало отсутствие единого понимания соотношения между тремя представленными в Европе основными морфотипами *Corbicula* (S, R и Rlc) и тремя наиболее распространенными инвазивными видами (*C. fluminea*, *C. fluminalis* и *C. leana*) [Son, 2007; Bódis *et al.*, 2011; Pigneur *et al.*, 2011]. По-видимому, решение данной проблемы может быть найдено при уже наметившемся «интегративном» таксономическом подходе, сочетающем анализ участков ядерной и митохондриальной ДНК, в комплексе с конхиологическими и анатомическими исследованиями моллюсков [Sousa *et al.*, 2007; Pigneur *et al.*, 2011; Tiemann *et al.*, 2017; Pryanichnikova *et al.*, 2019; Sheehan *et al.*, 2019; Bepalaya *et al.*, 2021; Voroshilova *et al.*, 2021]. В своём анализе таксономической принадлежности представителей *Corbicula*, обнаруженных в нижнем течении Дона, мы использовали данный «интегративный» подход.

В 2017 году на участке нижнего течения Дона было обнаружено всего три живых экземпляра представителей рода *Corbicula*, определенных по основным конхиологическим признакам как *Corbicula fluminea* [Zhivoglyadova *et al.*, 2018; Zhivoglyadova, Revkov, 2018a, 2018b]. Последующие исследования донной макрофауны региона

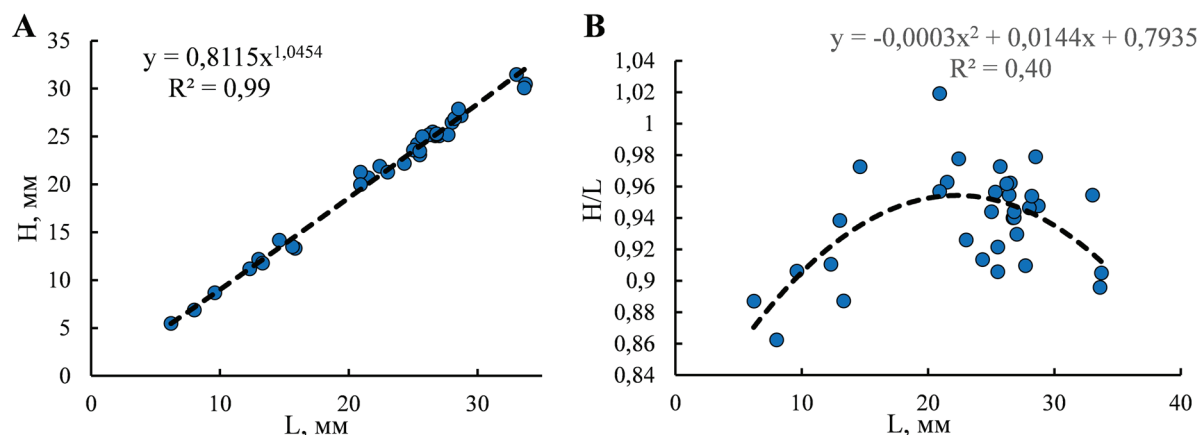


РИС. 2. Графики зависимости. **А** – высоты (H) и **В** – сагиттальной кривизны (H/L) раковины *Corbicula fluminea* от длины (L). В качестве зависимых переменных (y) в формулах указаны высота (H) и сагиттальная кривизна раковины (H/L).

FIG. 2. Graphs of correlations between (A) height (H), (B) sagittal curvature (H/L) and the shell length (L) of *Corbicula fluminea*. The height (H) and sagittal curvature of the shell (H/L) are given as dependent variables (y) in the formulas.

в 2019 году дали дополнительный фактический материал, свидетельствующий о неслучайности предыдущих находок, и позволили приступить к более детальному анализу таксономической принадлежности корбикул. В отдельной работе были представлены результаты, согласно которым найденные моллюски были отнесены к европейской инвазивной линии гаплотипа FW5 – *C. fluminea* с морфотипом R [Zhivogliadova *et al.*, in press]. В продолжении к этому, целью настоящей работы стало описание аллометрии и особенностей формообразования раковин в онтогенезе изучаемой популяции *C. fluminea* из нижнего Дона.

Материал и методы

Район исследования и методика отбора проб. Сбор материала выполнен в тёплом канале Новочеркасской ГРЭС в августе 2019 года (Рис. 1). Канал отводит тёплую, техническую воду ГРЭС в р. Дон. Его длина 20,5 км, ширина по дну 12 м, скорость течения 0,5 м/с. Перед впадением в р. Дон расположен водосливной порог, поддерживающий уровень воды в канале [Rumyantsev *et al.*, 2022].

Моллюски собраны на двух участках канала – вручную из углублений между крупными валунами на водосливном пороге, и в средней части канала в районе станицы Бессергеновская с использованием дночерпателя Петерсена ($S=0,036 \text{ м}^2$). Температура воды во время исследования в канале составляла 26,9–31,3°C, в р. Дон выше

устья канала – 26,0°C. Аналогичные зимние (январь 2017 г.) температуры достигают 15,0 и 2,7°C соответственно [Zhivogliadova, Afanasyev, 2018].

В анализе использованы 33 экз. корбикулы с длиной раковины 6,2–33,7 мм. Длину (L, наибольшее расстояние между передним и задним концом раковины), высоту (H, максимальный дорсовентральный размер раковины, взятый от её макушки) и ширину раковины моллюсков (D, максимальная ширина раковины при сомкнутых створках) измеряли штангенциркулем (при длине раковины более 10 мм) или под стереомикроскопом с окуляр-микрометром (при длине раковины менее 10 мм) с точностью до 0,1 мм. При оценке формы раковины *C. fluminea* использованы стандартные морфометрические индексы: H/L (сагиттальная кривизна или индекс округлости раковины), D/L (фронтальная кривизна), (H+D)/L (выпуклость) и $H \times D \times L / 1000$ (условный объём). Аппроксимация зависимостей высоты и ширины от длины раковины выполнена по «формуле простой аллометрии» – степенной зависимости между параметрами в выражении $y=ax^a$ (Mina, Klevezal, 1976). Эмпирическая зависимость индексов кривизны от длины раковин моллюсков описана полиномом. Расчёт достоверности различий морфометрических индексов в различных интервалах длин раковин выполнен в программе ANOVA пакета STATISTICA-6. Графические построения с соответствующими расчётами уравнений проведены в программе Excel.

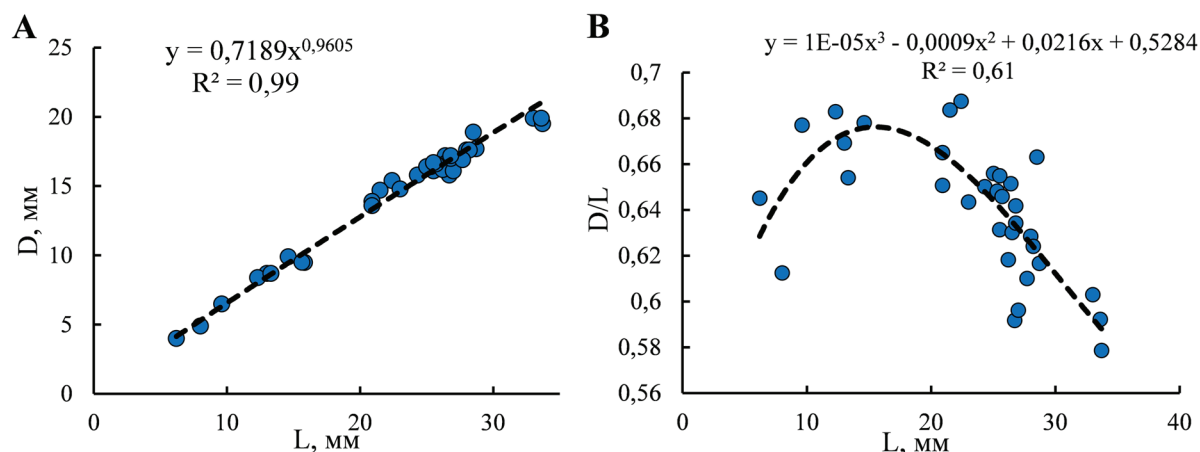


РИС. 3. Графики зависимости: **А** – ширины (D) и **В** – фронтальной кривизны (D/L) раковины *Corbicula fluminea* от длины (L). В качестве зависимых переменных (y) в формулах указаны ширина (D) и фронтальная кривизна раковины (D/L).
 FIG. 3. Graphs of correlations between **(A)** width (D), **(B)** frontal curvature (H/L) and the shell length (L) of *Corbicula fluminea*. The formulas include shell width (D) and frontal curvature (D/L) as dependent variables (y).

Результаты

Рост раковин *C. fluminea* в высоту относительно длины при большой детерминации близок к изометрии (Рис. 2А). Однако изометричность этого роста на всей шкале длин раковин в целом оказывается сомнительной при анализе графика индекса сагиттальной кривизны раковин. При общем разбросе значений от 0,84 до 1,02, последний имеет куполообразный характер с «точкой» перегиба в районе длин раковин 15–25 мм (Рис. 2В). В этой «точке» происходит смена знака изменения данного индекса раковины по высоте с «+» на «–». Его значение у более мелких (менее 15 мм) и более крупных (более 25 мм) в среднем оказывается достоверно ниже, чем у моллюсков в размерном диапазоне 15–25 мм (ANOVA, $p=0,03$). В целом же среднее значение коэффициента сагиттальной кривизны раковины в интервале длин 6,2–33,7 мм составляет $0,93 \pm 0,006$ (Mean $\pm$ Standard Error). Учитывая отмеченные выше изменения индекса сагиттальной кривизны раковины, изометричность роста в высоту относительно длины следует признать результатом суммирования разнознаковых изменений сагиттальной кривизны раковин на указанных выше интервалах длин раковин моллюсков.

Рост раковины *C. fluminea* в ширину относительно длины имеет слабую отрицательную онтогенетическую аллометрию, близкую к изометрии (Рис. 3А). Онтогенетические изменения значений индексов фронтальной кривизны раковин, как и сагиттальной, имеют куполообразный характер со сменой знака изменения с «+» на «–» при достижении длины раковины 15–25 мм (Рис. 3В).

Значение индекса у более мелких (менее 15 мм) и более крупных (более 25 мм), как и в случае с индексом сагиттальной кривизны, в среднем оказывается достоверно ниже, чем у моллюсков в размерном диапазоне 15–25 мм (ANOVA, $p=0,006$). При общем диапазоне колебания значений индекса фронтальной кривизны от 0,58 до 0,69, его среднее значение составляет $0,64 \pm 0,005$. Аналогично росту в высоту, относительный рост в ширину, близкий к онтогенетической изометрии, также является результатом суммирования разнознаковых изменений фронтальной кривизны раковин моллюсков в различных интервалах длин.

Изменение индекса выпуклости $((H+D)/L)$ раковины *C. fluminea*, за счёт суммирования однознаковых изменений её сагиттальной и фронтальной кривизны, как в интервале длин раковин до 15 мм, так и более 25 мм, имеет более выраженный куполообразный характер, при близких значениях в крайних точках размерного ряда (Рис. 4А). В диапазоне длин раковин 15–25 мм достигаются максимальные значения её выпуклости. Значение индекса у более мелких (менее 15 мм) и более крупных (более 25 мм) в среднем оказывается достоверно ниже, чем у моллюсков в размерном диапазоне 15–25 мм (ANOVA, $p=0,002$). При общем диапазоне варьирования 1,44–1,68, среднее значение индекса составляет $1,57 \pm 0,010$. Как и в случае с относительным ростом в высоту и ширину, фактическая онтогенетическая изометрия роста условного объёма раковины $(H \times D \times L/1000)$ в диапазоне длин 6,2–33,7 мм (Рис. 4В) является результатом сложения разных знаков изменения индекса выпуклости раковины: положительного

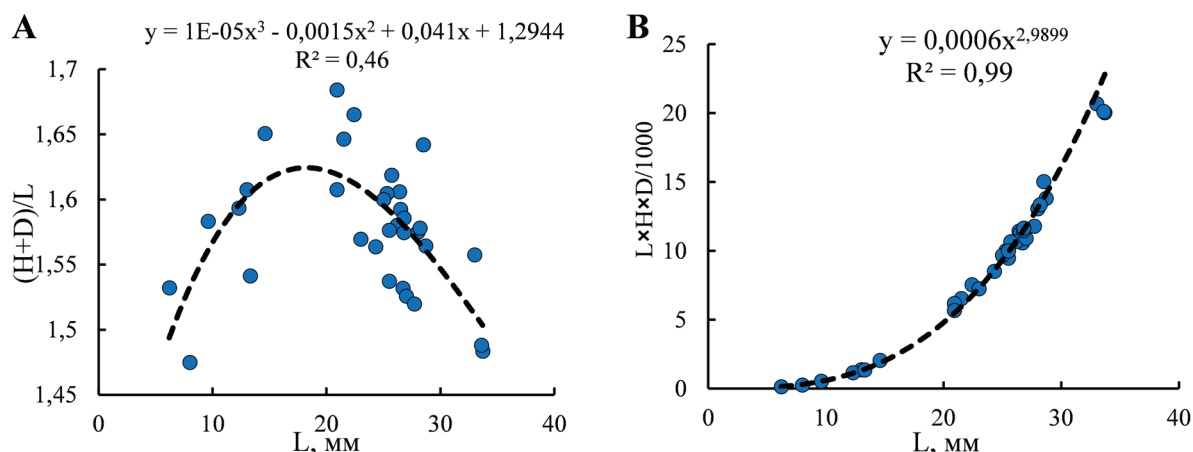


РИС. 4. Графики зависимости: **A** – индекса выпуклости $((H+D)/L)$ и **B** – условного объёма $(H \times D \times L/1000)$ раковины *Corbicula fluminea* от длины (L). В качестве зависимых переменных (y) в формулах указаны индекс выпуклости $((H+D)/L)$ и условный объём раковины $(H \times D \times L/1000)$.

FIG. 4. Graphs of correlations between (A) shell convexity $((H+D)/L)$, (B) conditional volume $(H \times D \times L/1000)$ and the shell length (L) of *Corbicula fluminea*. The convexity index $((H+D)/L)$ and the conditional shell volume $(H \times D \times L/1000)$ are specified as dependent variables (y) in the formulas.

(на этапе роста до 15–25 мм) и отрицательного (после 15–25 мм).

Обсуждение

Полученные нами результаты (см. Рис. 2В, 3В, 4А) указывают на отсутствие константности основных индексов раковины *C. fluminea* в онтогенезе. Данный вывод не согласуется с ранее высказывавшимся мнением, по крайней мере в отношении индекса H/L («index of roundness») [Morhun *et al.*, 2022], как независимого от размеров моллюсков. В исследованном диапазоне длин (6,2–33,7 мм) рост моллюсков разбивается на два этапа, связанных с синхронными изменениями морфометрических индексов раковины по высоте и ширине. Обобщающий указанные изменения индекс выпуклости раковины, ввиду характеристики относительного развития раковины в двух основных плоскостях – сагиттальной и фронтальной, может являться оценочным эквивалентом изменения её относительного объёма. На первом этапе (до достижения моллюсками длины 15–25 мм) происходит рост относительного объёма раковин. После достижения его наибольших значений в диапазоне длин 15–25 мм, на фоне продолжающегося увеличения их абсолютных объёмных характеристик, относительный объём раковин снижается. Фактически центральной «точкой» процесса формообразования становится приобретение раковиной наибольшего относительного объёма (=наибольшей округлости) в интервале длин 15–25 мм.

В целом аналогичные изменения значений индексов кривизны раковины (сагиттальной и фронтальной)

описаны и для *C. fluminea* из р. Дунай [Bódis *et al.*, 2011]. Здесь в выбранных интервалах измерений (1–6, 6–20 и 20–40 мм) отмечено увеличение средних значений индекса сагиттальной кривизны раковины в интервале длин 1–20 мм и его стабилизация при достижении 20–40 мм. Знак изменения средних значений фронтальной кривизны раковины этих же моллюсков с положительного в интервале длин 1–20 мм меняется на отрицательный у моллюсков длиной 20–40 мм. При этом, значения индексов кривизны раковин в популяции моллюсков из Дуная находятся в сходных границах варьирования с моллюсками из нижнего Дона: ~0,8–0,95 против ~0,87–0,97 для сагиттальной и, соответственно, ~0,55–0,68 против ~0,58–0,69 – для фронтальной кривизны раковин [см. Рис. 2, 3 из Bódis *et al.*, 2011 и Рис. 2, 3 наши данные].

Стратегия формообразования раковины *C. fluminea*, с нашей точки зрения, хорошо соотносится с размерно-возрастными особенностями полового созревания моллюсков. При известной короткой продолжительности жизни, составляющей 1–5 лет [Sousa *et al.*, 2008a; 2008b], половозрелость *C. fluminea* наступает уже на первом году жизни – в возрасте от 3 до 6 [Jenner *et al.*, 1998; McMahon, 2002] или 9 [Sousa *et al.*, 2008a] месяцев при достижении длины раковины 6–13 мм [Jenner *et al.*, 1998]. Таким образом, половое созревание моллюсков и первое размножение приходится на фазу роста внутреннего относительного объёма раковины, необходимого как для развития самой гонады, так и для вынашивания личинок андрогенной *C. fluminea* до стадии педивелигера (длина личинки около 200 μm) в

палеальной и жаберной полостях тела [Britton, Morton 1982; Kraemer, 1983; McMahon, 2002]. При этом известно, что чем крупнее моллюск, тем больше продуцируется личинок; зависимость их количества (N_m) от длины раковины (L , мм) описывается уравнением $N_m = 691 \times L - 8568$ [Jenner *et al.*, 1998]. Аналогичные изменения относительно-го объёма раковин, связываемые с размножением моллюсков в первый год жизни, были отмечены у черноморского гребешка *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) [Revkov *et al.*, 2021].

Сделанный нами вывод об интервальном характере роста раковины *C. fluminea*, с точки зрения теории роста, не является новым. Наличие этапов роста – «ускоряющегося» и, после созревания моллюсков (и не только моллюсков), «замедляющегося» – известно [Mina, Klevezal, 1976]. Инвазивные популяции *C. fluminea* не являются исключением. Рост моллюсков в них происходит непрерывно на протяжении всей жизни [Sousa *et al.*, 2008b] при более высокой скорости у молодых особей. Например, в одном из каналов реки Гаронна (Франция) в первый год жизни моллюски вырастают до 13 мм, во второй – их прирост снижается до ~8 мм, в третий составляет ~4 мм, в четвёртый ~2 мм [Jenner *et al.*, 1998]. Немногим более высокий, но также «ускоряющийся» на первом году жизни и далее «замедляющийся» рост раковин отмечен в инвазивной популяции *C. fluminea* в нижнем течении реки Колумбия (США). После достижения в первый год жизни длины 13–25 мм, на втором и третьем году происходит стабильное снижение приростов раковины моллюсков до 7–10 мм [Henricksen, Bollens, 2022]. При этом считается, что повышенная скорость роста сеголеток приводит к более раннему возрасту полового созревания, что приносит пользу инвазивным популяциям [Sargent, Lodge, 2014; Pusack *et al.*, 2016]. В нашем исследовании также выявлено подразделение ростового периода на два этапа, но не в связи с изменением скорости роста раковины, а в связи с изменением индексов её кривизны. Первый этап изменения значений индексов кривизны (увеличения относительного объёма) раковин *C. fluminea* фактически совпадает с периодом её «ускоряющегося» (по терминологии Mina, Klevezal, 1976) роста. Далее, этап снижения значения индексов кривизны раковины в целом соответствует периоду «замедляющегося» роста моллюсков. Ввиду оперирования результатами группового роста, разграничение этапов увеличения и снижения относительного объёма раковин идёт в некотором интервале 15–25 мм, внутри которого достигаются максимальные значения относительного объёма раковин.

C. fluminea является одним из самых «эффективных» мировых пресноводных вселенцев,

включена в число 100 наиболее опасных инвазивных видов Европы и России [Vilà *et al.*, 2009; Orlova, Feneva, 2018]. Её высокий инвазивный потенциал связан с наличием андрогенеза, ранней половозрелостью, высокой плодовитостью, быстрым ростом и др. [Sousa *et al.*, 2008a]. С нашей точки зрения, дополнением к данному списку может служить и отмеченная выше стратегия формообразования раковины, направленная в первый год жизни моллюсков на создание более комфортных «объёмных условий» их полового созревания и размножения.

Заключение

Полученные результаты указывают на интервальный характер формообразования раковин *C. fluminea* в онтогенезе и необходимость соотнесения их морфометрических индексов с линейными размерами. Совпадение фазы увеличения относительного объёма раковин с периодом полового созревания и первого размножения моллюсков на этапе их «ускоряющегося» роста – является одним из факторов усиления инвазивного потенциала *C. fluminea*.

Благодарности

Работа выполнена в рамках госзаданий ФГБНУ «ВНИРО» по теме №076-00007-22-00 и ФИЦ ИнБЮМ по теме №121030100028-0. Авторы благодарят рецензентов за важные замечания и предложения, улучшившие качество публикации.

Литература

- Bespalaya Y.V., Aksenova O.V., Gofarov M.Yu., Kondakov A.V., Kropotin A.V., Kononov O.D., Bolotov I.N. 2021. Who inhabits the world's deepest crater lake? A taxonomic review of *Corbicula* (Bivalvia: Cyrenidae) clams from Lake Toba, North Sumatra, Indonesia. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(2): 400–410. DOI: 10.1111/jzs.12428
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B., Fehér Z. 2011. A comparative study of two *Corbicula* morphs (Bivalvia, Corbiculidae) inhabiting River Danube. *International Review of Hydrobiology*, 96(3): 257–273. DOI: 10.1002/iroh.201111344
- Britton J.C., Morton B. 1982. Dissection guide, field and laboratory manual for the introduced bivalve: *Corbicula fluminea*. *Malacological Review*, Supplement 3: 56–57.
- Graf D.L., Cummings K.S. 2020. The freshwater mussels (Unionoida) of the world (and other less consequential bivalves). Available at: <http://www.mussel-project.net>. [accessed on 27 August 2023].
- Hedtke S.M., Glaubrecht M., Hillis D.M. 2011. Rare gene capture in predominantly androgenetic species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23): 9520–9524.
- Henricksen S., Bollens S.M. 2022. Abundance and

- growth of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea*, in the lower Columbia River, USA. *Aquatic Invasions*, 17(1): 36–56. DOI: 10.3391/ai.2022.17.1.03
- Huber M. 2015. *Compendium of bivalves 2. A full-color guide to the remaining seven families. A systematic listing of 8,500 bivalve species and 10,500 synonyms*. ConchBooks, Hackenheim, Germany. 907 pp.
- Jenner H.A., Whitehouse J.W., Taylor C.J.L., Khalanski M. 1998. Cooling water management in European power stations: biology and control of fouling. *Hydroécologie Appliquée*, 1–2(1): 1–228. DOI: 10.1051/hydro:1989101
- Komaru A., Houki S., Yamada M., Miyake T., Obata M., Kawamura K. 2012. 28S rDNA haplotypes of males are distinct from those of androgenetic hermaphrodites in the clam *Corbicula leana*. *Development Genes and Evolution*, 222: 181–187.
- Kraemer L.R. 1983. Ontogenetic aspects of biflagellate sperm in *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia Sphaeriacea). *Transactions of the American Microscopical Society*, 102: 88.
- Lee T., Siripattawan S., Ituarte C., Ó Foighil D. 2005. Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World. *American Malacological Bulletin*, 20: 113–122.
- McMahon R.F. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(7): 1235–1244.
- Mina M.V., Klevezal G.A. *The growth of animals*. Moscow, Nauka, 1976, 291 p. [In Russian].
- Morhun H., Vinarski M.V., Labecka A.M., Velde G. van der, Son M.O. 2022. Differentiation of European invasive clams of the genus *Corbicula* (Cyrenidae) using shell shape analysis. *Journal of Molluscan Studies*, 88(1): 1–13. DOI: 10.1093/mollus/eyab045
- Orlova M.I., Feneva I.Yu. 2018. *Corbicula fluminea* – eastern corbicula. In: Dgebuadze Yu.Yu., Petrosyan V.G., Khlyap L.A. (Eds). *The most dangerous invasive species of Russia (TOP-100)*. Moscow, KMK Scientific Press: 275–286 [In Russian]. https://www.researchgate.net/publication/332735375_SAMYE_OPASNYE_INVAZIONNYE_VIDY_ROSSII_TOP-100. [accessed on 27 August 2023].
- Pigneur L.M., Marescaux J., Roland K., Etoundi E., Descy J.P., Van Doninck K. 2011. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 147. DOI: 10.1186/1471-2148-11-147
- Pigneur L.M., Etoundi E., Aldridge D.C., Marescaux J., Yasuda N., Van Doninck K. 2014. Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androgenetic *Corbicula* clams. *Molecular Ecology*, 23: 5102–5116.
- Pryanichnikova E.G., Voroshilova I.S., Sabitova R. Z. 2019. Invasion of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae) in the Volga River Basin. *Inland Water Biology*, 2(2): 95–98 [In Russian]. DOI: 10.1134/S032096521903015X.
- Pusack T. J., Benkwitt C. E., Cure K., Kindinger T. L. 2016. Invasive Red Lionfish (*Pterois volitans*) grow faster in the Atlantic Ocean than in their native Pacific range. *Environmental Biology of Fishes*, 99: 571–579.
- Revkov N.K., Pirkova A.V., Timofeev V.A., Ladygina L.V., Schurov S.V. 2021. Growth and morphometric characteristics of the scallop *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) reared in cages off the coast of Crimea (Black Sea). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 31(3): 127–138 [In Russian].
- Rumyantsev A.B., Borisova N.M., Belikov V.V. 2022. Assessing the hazard due to the effect of heat discharges from the Novochoerkasskaya sdpp on the hydroecological regime of the Lower Don taking into account the future Bagaevskoe reservoir. *Water Resources*, 49(3): 305–315. DOI: 10.31857/S0321059622030129
- Sargent L.W., Lodge D.M. 2014. Evolution of invasive traits in nonindigenous species: increased survival and faster growth in invasive populations of rusty crayfish (*Orconectes rusticus*). *Evolutionary Applications*, 7: 949–961.
- Sheehan R., Etoundi E., Minchin D., Van Doninck K., Lucy F. 2019. Identification of the invasive form of *Corbicula* clams in Ireland. *Water*, 11(8): 1652. DOI: 10.3390/w11081652
- Son M.O. 2007. *Molluscs-invaders in the fresh and brackish waters of the Northern Black Sea region*. Odessa: Druk, 132 p. [In Russian].
- Sousa R., Freire R., Rufino M., Méndez J., Gaspar M., Antunes C., Guilhermino L. 2007. Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74: 166–174. DOI: 10.1016/j.ecss.2007.04.011
- Sousa R., Antunes C., Guilhermo L. 2008a. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 44: 85–94. DOI: 10.1051/limn:2008017
- Sousa R., Nogueira A.J.A., Gaspar M.B., Antunes C., Guilhermino L. 2008b. Growth and extremely high production of the non-indigenous invasive species *Corbicula fluminea* (Müller, 1774): Possible implications for ecosystem functioning. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80: 289–295. DOI: 10.1016/j.ecss.2008.08.006
- Tiemann J.S., Haponski A.E., Douglass S.A., Lee T., Cummings K.S., Davis M.A., Foighil D.O. 2017. First record of a putative novel invasive *Corbicula* lineage discovered in the Illinois River, Illinois, USA. *BioInvasions Records*, 6(2): 159–166. DOI: 10.3391/bir.2017.6.2.12
- Vilà M., Basnou C., Gollasch S., Josefsson M., Pergl J., Scalera R. 2009. One hundred of the most invasive alien species in Europe. In: *Handbook of Alien Species in Europe. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology*, vol. 3: 265–269. Springer, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-1-4020-8280-1_12
- Voroshilova I.S., Pryanichnikova E.G., Prokin A.A., Sabitova R.Z., Karabanov D.P., Pavlov D.D., Kurina E.M. 2021. Morphological and genetic traits of the first invasive population of the asiatic clam *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) naturalized in the Volga river basin. *Russian Journal of Biological Invasions*, 12(1): 36–43. DOI: 10.1134/S2075111721010148
- Zhivoglyadova L.A., Afanasyev D.F. 2018. Macrozoobenthos of the river Don at the confluence of the

- warm channel of Novocherkasskaya hydro-electric power plant and the river Don. *Water: Chemistry and Ecology*, 7: 91–96 [In Russian].
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K. 2018a. First records of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia) from the lower Don. *Ecologica Montenegrina*, 17: 46–52. DOI:10.37828/em.2018.17.6
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K. 2018b. Invasion of the bivalve *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Bivalvia: Cyrenidae) into the lower Don basin. *Aquatic Bioresources & Environment*, 1(1): 44–50 [In Russian].
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K., Kovalev E.A. 2018. Extension of the bivalve *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) areal in the lower Don river system. *Marine Biological Journal*, 3(1): 73–75 [In Russian]. DOI: 10.21072/mbj.2018.03.1.08
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K., Nebesikhina N.A., Vekhov D.A., Elfimova N.S. New data of the Asian clam *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) from the downstream of the Don river. *Russian Journal of Biological Invasions*, in press.

