

Rozdział III

CORBICULA I DREISSENA - NIETYJAŚNIONE PROBLEMY INWAZJI

Invasions of Corbicula and Dreissena – unexplained problems

Andrzej Kołodziejczyk*

Anna Maria Łabęcka**

Anna Stańczykowska***

* Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Banacha 2, 02-097 Warszawa; e-mail: a.kolodziejczyk@uw.edu.pl

** Instytut Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego, ul. Gronostajowa 7, 30-387 Kraków e-mail: anna.labecka@uj.edu.pl

*** Katedra Ekologii i Ochrony Środowiska, Instytut Biologii, Akademia Podlaska, ul. Prusa 12, 08-110 Siedlce; e-mail: ekologia@ap.siedlce.pl

Rozdziały:

1. Wstęp
 2. *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) i *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) – jeden czy dwa gatunki
 3. Racicznica zmienna *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – dynamiczna ekspansja i *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) – długie „uśpienie”
 4. Podsumowanie
- Literatura
Streszczenie / Summary

Wstęp

W trakcie opracowywania materiałów do „Księgi gatunków obcych inwazyjnych w faunie Polski”, zwróciliśmy uwagę na niejasności dotyczące przebiegu inwazji blisko ze sobą spokrewnionych gatunków małży: *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) i *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (ryc. 1) oraz *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) i *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (ryc. 2). Oba gatunki należące do każdego z rodzajów są zewnętrznie podobne do siebie, mają zbliżone wymagania środowiskowe i pochodzą prawdopodobnie – jak oba gatunki z rodzaju *Corbicula* i na pewno – jak oba gatunki z rodzaju *Dreissena*, z tych samych obszarów. Natomiast przebieg inwazji każdego z dwóch gatunków, należących do tego samego rodzaju jest wyraźnie odmienny – swoją ekspansję rozpoczęły w różnym czasie i inaczej też przebiegało opanowywanie przez nie nowych obszarów. Również nasza wiedza na temat przebiegu ekspansji tych gatunków jest wyraźnie odmienna – zdecydowanie więcej wiadomo na temat rozprzestrzeniania się *Corbicula fluminea* i *Dreissena polymorpha*, aniżeli na temat rozprzestrzeniania się *C. fluminalis* i *D. bugensis*.

***Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) i *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) – jeden czy dwa gatunki?**

Rodzina *Corbiculidae* obejmuje 12 rodzajów z licznymi gatunkami, które zasiedlają wody słodkie i słonawe Afryki, Madagaskaru, środkowej, południowej i wschodniej Azji, Australii oraz atlantyckiego wybrzeża Ameryki Środkowej i Południowej. Gatunkiem najintensywniej badanym jest *C. fluminea*. Małż ten pochodzi ze wschodniej Azji, z dorzecza rzeki Ussuri i Amur, z południowo-wschodnich Chin oraz z Korei (Lachner i in. 1970). Jego areał sięga na północy po Sachalin i Wyspy Kurylskie, obszar rosyjskiego Przymorza i Japonię, a na południu i wschodzie po Indonezję, Tajwan i Filipiny, na zachodzie po Zakaukazie i Azję Środką (Żadin 1952; Morton 1987).

Inwazja oraz ekspansja *C. fluminea* w Ameryce i Europie została poznana dosyć dokładnie. Jej obecność stwierdzono w 1924 roku na wyspie Vancouver (Kolumbia Brytyjska, Kanada), a w 1937 r. w USA, w stanie Waszyngton (Balcom 1994). Jej początkowa ekspansja na wschód była dosyć powolna. Dopiero w roku 1957 dotarła do rzeki Ohio, ale już w latach 70. XX wieku zajęła większą część zlewni Missisipi



Rycina. 1. Budowa muszli *Corbicula fluminea* (u góry) i *C. fluminalis* (u dołu).

Figure 1. Shell structure of the *Corbicula fluminea* (above) and *C. fluminalis* (below).

Fot./Photo by A. M. Łabęcka



Rycina 2. Budowa muszli *Dreissena polymorpha* (u góry) i *D. bugensis* (u dołu).

Figure 2. Shell structure of the *Dreissena polymorpha* (above) and *D. bugensis* (below).

Fot./Photo by J. Rybak

i wschodnią część USA; opanowała także znaczne obszary Ameryki Południowej (przegląd piśmiennictwa – Stańczykowska i Kołodziejczyk 2011).

W Europie *C. fluminea* po raz pierwszy została zaobserwowana w roku 1980 w ujściu Tagu (Portugalia) i Garonny oraz w rzece Dordogne (Francja) (Mouthon 1981). Przesuwając swój areal na wschód, do roku 1996 opanowała duże rzeki Akwitanii (Fontan i Meny 1996), a przed rokiem 2000 rzeki i kanały środkowej Francji (Mouthon i Parghentian 2004). Już w latach 80. XX wieku notowana była także w Wezerze i dolnym Renie w Niemczech (Haesloop 1992; Glöer i Meier-Brook 1998) oraz w Holandii (Bij de Vaate i Greijdanus-Klaas 1990). W roku 1990 pojawiła się w środkowym biegu Renu (Bij de Vaate 1991), rok później w dolnym biegu Menu (Bij de Vaate i Hulea 2000), a w kolejnym roku, poprzez kanał Dunaj-Men, dotarła do Dunaju (Tittizer i in. 1994). W górnym biegu Renu, powyżej ujścia Menu, znaleziono ją dopiero w 1997 r. (Tittizer i Taxacher 1997). W 1998 roku zauważono ją w Dunaju w Serbii, potem na Węgrzech i w Rumunii, oraz w jego dopływach, Sawie i Cisie (Csányi 1998-99; Bij de Vaate i Hulea 2000; Pounović i in. 2007). W 2000 roku złowiono ją w Łabie, w Czechach (Beran 2000) oraz w delcie Dunaju (Liashenko i in. 2003). Do Jeziora Bodeńskiego, w którym pojawiła się ok. 2000 roku (Werner i Rothhaupt 2007) mogła dotrzeć poprzez przepływający przez nie Ren. Pojawiła się też, prawdopodobnie w roku 1997, w Wielkiej Brytanii (Hawlett i Baker 1999; Aldridge i Müller 2001; Mueller 2006). W Polsce znaleziono ją w 2003 roku w kanale wód pochodniczych Elektrowni Dolna Odra koło Nowego Czarnowa na Pomorzu Zachodnim (Domagała i in. 2004). W 2005 roku wyłowiono puste muszle, a w 2006 – żywe małże w środkowym i górnym biegu Odry (Wawrzyniak-Wydrowska 2007). W 2007 roku małż ten występował w dolnym biegu Odry, na odcinku od Gryfina do Szczecina (B. Wawrzyniak-Wydrowska, inf. ustna); jesienią 2008 roku znaleziono go w Odrze w okolicach Kostrzyna (P. Koperski, inf. ustna).

Sposoby rozprzestrzeniania się tego małża mogą być różne. Do Ameryki Północnej został najprawdopodobniej introdukowany lub zawleczony z Azji Wschodniej przez chińskich emigrantów, dla których jest gatunkiem jadalnym (Sinclair 1971; Bij de Vaate i Greijdanus-Klaas 1990, za różnymi autorami). W USA wskazywano głównie na możliwość przenoszenia go barkami, wraz z ładunkiem żwiru rzeczynego (Lachner i in. 1970; Sinclair 1971). Pojawienie się *C. fluminea* w Europie po raz pierwszy w wodach ujść rzecznych w pobliżu dużych portów morskich wybrzeży Atlantyku, wskazuje na zawleczenie larw wraz z wodami balastowymi statków wypływających z portów amerykańskich. Do Polski *C. fluminea* została zawleczona prawdopodobnie z narybkiem przywiezionym dla pobliskich hodowli ryb lub przez wędkarzy; formy młodociane mogły być też przyniesione na nogach i upierzeniu ptaków (Domagała i in. 2004).

Tabela 1. Różnice w budowie muszli dwóch gatunków małży z rodzaju *Corbicula*.

Table 1. Differences between shell structure of two *Corbicula* clam species.

Cechy Attributes	<i>C. fluminea</i>	<i>C. fluminalis</i>
kształt muszli shell shape	trójkątna triangular	owalnotrójkątna, wypukła i wysoka, asymetryczna oval and triangular, convex and high, asymmetrical
barwa periostracum color of periostracum	brązowa, żółta brown, yellow	oliwkowożółta olive-yellow
barwa endostracum color of endostracum	niebieska, biała blue, white	fioletowa, ciemniejsza ku brzegom purple, darkening to the edges
liczba żeberk number of ribs	8-9/10 mm	12-16/10 mm
szczyt muszli shell umbo	prosty straight	skrzywiony, skierowany ku przodowi curved towards anterior parts
zęby kardynalne cardinal teeth	proste straight	zgodne z kierunkiem skrętu szczytu compatible with umbo twist
zęby lateralne lateral teeth	proste straight	łukowato wygięte in the arch form
linia płaszczowa pallial line	słabo zaznaczona gently marked	wyraźna distinctly marked
wymiary / dimensions (mm)		
wysokość (H) height	20-26	<26
długość (L) length	20-28	<26
szerokość (W) width	14-21	<19
indeks wysokości height index (H/L x 100)	95,42	101,87
indeks wypukłości convexity index (W/H) x 100	69,33	87,62

Niezwykle trudny do zrekonstruowania jest natomiast przebieg ekspansji *Corbicula fluminalis*. Piśmiennictwo na jej temat jest znacznie skromniejsze niż w przypadku poprzedniego gatunku, co może wynikać z faktu, że małż ten nigdy nie był notowany na terenie Ameryki. Zdecydowanie mniej wiadomo o jego pochodzeniu, biologii oraz drogach i sposobach ekspansji. Nawet jego aktualna nazwa jest w myśl obecnych zasad Kodeksu Nomenklatury Zoologicznej nieprawidłowa, gdyż nazwa rodzaju (*genus*) i epitet gatunkowy nie są ze sobą zgodne pod względem rodzaju gramatycznego. Podobnie jak poprzedni gatunek, nie ma on polskiej nazwy, a jego nazwy angielskie (Asian clam, Asiatic clam) są takie same, jak dla *C. fluminea*.

Niejasne jest przede wszystkim, jaki jest pierwotny areal *C. fluminalis*. Została ona po raz pierwszy opisana z rzeki Eufrat jako *Tellina fluminalis* przez Müllera w tym samym roku, co *C. fluminea*. Poza dorzeczem Eufratu *C. fluminalis* wymieniana jest ogólnie z Mezopotamii i z Bliskiego Wschodu, a także z północnego Iranu, z Afganistanu, południowo-wschodniej Anatolii, z Kaszmiru, Indii, Zakaukazia i Środkowej Azji (Žadin 1952). Według Kinzelbacha (1992 a, za różnymi autorami) jest to gatunek związany, od Plejstocenu,

z Bliskim Wschodem. Małż ten znany jest także z Europy jako forma kopalna już od dolnego Plejstocenu (Žadin 1952; Bij de Vaate i Hulea 2000; Grossu 1962; Meijer 2001; Meijer i Preece 2000; Paunović i in. 2007, za różnymi autorami); jego pojawianie się na tym obszarze było efektem okresowych inwazji z Bliskiego Wschodu. W okresie swojego maksymalnego zasięgu dotarł do południowej części Wielkiej Brytanii (Žadin 1952); znajdowano go także w Polsce w osadach interglacialnych tej epoki (Skompski 1991, 2002). Jednak niektórzy autorzy wymieniają ten gatunek także z Afryki, a przede wszystkim, jako estuariowy – z Chin (Morton 1982; Park i Kim 2003; Korniuszin 2004). Współczesne badania, czy to morfologiczne, czy molekularne, prowadzone są na osobnikach z Dalekiego, a nie z Bliskiego Wschodu. W efekcie trudno ocenić, czy *Tellina fluminalis* opisana przez Müllera to ten sam gatunek, który występuje obecnie na Dalekim Wschodzie i, być może, w Europie.

W Europie małże opisane jako *C. fluminalis* zostały znalezione po raz pierwszy w Portugalii w ujściu Tagu (Portugalia) i w rzece Dordogne (Francja) (Mouthon 1981), w tym samym roku i na tych samych stanowiskach, co *C. fluminea*. Następnie opisano je z kolejnych rzek i kanałów

Tabela 2. Różnice w wybranych elementach biologii dwóch gatunków małży z rodzaju *Corbicula*.

Table 2. Differences between biology of two *Corbicula* clams species.

Cechy Attributes	<i>Corbicula fluminea</i>	<i>Corbicula fluminalis</i>	Bibliografia References
preferencje siedliskowe <i>habitat preferences</i>	słodkowodna <i>freshwater</i>	brakiczna (estuariowa) i słodkowodna <i>brackish and freshwater</i>	Žadin 1952 Morton 1977, 1982, 1986 McMahon 1983 Mouthon i Parghentianian 2004 Rajagopal i in. 2000
pleć <i>sex</i>	rozdzielnoptciowa i hermafrodytna (w wodach lenitycznych), samice i hermafrodyty (w lotycznych) <i>dioecious and hermaphrodites (in lentic waters), females and hermaphrodites (in lotic waters)</i>	rozdzielnoptciowa z tendencją do protogynii, hermafrodytna <i>dioecious with tendency to protogyny, hermaphrodites</i>	Morton 1982, 1983 Hornbach 1992 Łabęcka 2009
inkubacja jaj i larw w półskrzelach <i>incubation eggs and larvae in the demibranchs</i>	inkubująca <i>brooding</i>	nieinkubująca i inkubująca <i>nonbrooding and brooding</i>	Morton 1977, 1982 Kraemer i Galloway 1986 Rajagopal i in. 2000 Łabęcka 2009
temperatura rozrodu <i>reproductive temperature</i>	15-35° C	6-15° C	Morton 1977, 1982 McMahon i Williams 1986 Mouthon i Parghentianian 2004
typ plemnika <i>type of sperm</i>	dwuwiciowy <i>biflagellate</i>	dwuwiciowy <i>biflagellate</i>	Konishi i in. 1998 Korniuszin 2004 Łabęcka 2009
długość życia <i>life span</i>	2-7 lat / years	do 10 lat <i>by the age of 10 years</i>	Morton 1977, 1982 Cohen i in. 1984 Hall 1984 Jenner i Bij de Vaate 1991 McMahon 2002
liczba pierścieni przyrostów rocznych <i>number of annual rings</i>	2	1	Morton 1977, 1982

Francji (Girardi 1989-1990; Mouthon i Parghentian 2004, za różnymi autorami). W 1984 roku znaleziono je (ale pojawiły się tam prawdopodobnie wcześniej) w Niemczech w okolicach ujścia Wezery (Niemcy) (Haesloop 1992), a pomiędzy rokiem 1980 a 1985 w Renie, Neckarze i Menie (Glöer i Meier-Brook 1998). Gatunek ten w Europie nie występuje tak powszechnie i licznie jak *C. fluminea* (Bernaeuer i Jansen 2006), ale pojawia się wraz z nią w tych samych wodach. Oba gatunki znaleziono, poza wspomnianymi już pierwszymi notowaniami w rzekach Tag i Dordogne oraz w rzekach i kanałach Francji, w Dunaju na Węgrzech (Csányi 1998-1999), w Holandii w rzekach Mozie i Waal (Reumer 1993; Swinnen i in. 1998; Nguyen i De Pauw 2002), w Renie na obszarze Holandii, Niemiec i Francji (Rajagopal i in. 2000 za różnymi autorami; Bernauer i Jansen 2006), w Serbii w rzece Sawie i w Dunaju (Paunović i in. 2007). W Polsce *C. fluminalis* została znaleziona w 2004 roku w kanale wód pochodniczych Elektrowni Dolna Odra (Łabęcka i Domańska 2005; Łabęcka i in. 2005). Mogła tam zostać zawleczona wraz z *C. fluminea* jako planktonowa forma larwalna w wodzie, w której transportowano ryby do hodowli sadzowych na terenie kanału zrzutowego. Zaskakujące jest równoczesne pojawienie się, a przede wszystkim równoległe występowanie w Europie na tych samych stanowiskach dwóch blisko spokrewnionych gatunków inwazyjnych, podczas gdy według Mortona (1986) w Chinach małże te nie występują na tych samych stanowiskach.

Podstawowe pytanie, jakie się nasuwa wobec równoczesnego pojawienia się dwóch różnych małży na tych samych stanowiskach, to czy są to dwa różne gatunki, czy może tylko jeden? Niektórzy autorzy bowiem (Bij de Vaate i Greijdanus-Klaas 1990; Haesloop 1992; Tittizer i Taxacher 1997) od początku wyrażali wątpliwości co do poprawności wyróżniania *C. fluminalis* w wodach Europy.

C. fluminea i *C. fluminalis* to małże przypominające nieco pospolite, rodzime gatunki z rodzaju *Sphaerium*, ale o większej i bardziej masywnej muszli. Oba gatunki *Corbicula*, z jednej strony są dosyć podobne (ryc. 1), z drugiej jednak – wykazują wyraźne różnice zarówno w morfologii muszli (tab. 1), jak i w wymaganiach środowiskowych i w cyklu życiowym (tab. 2).

Systematyka w obrębie rodzaju *Corbicula* jest skomplikowana i jak dotąd nie do końca jasna. Rewizja 50 gatunków opisanych przez Heude (1880) (za Mortonem 1982) wykazała, że aż 43 z nich to synonimy *C. fluminea* (Prashad 1929). Natomiast według Mortona (1982, 1986) oraz Bij de Vaate i Greijdanus-Klaas (1990) spośród licznych opisywanych w Azji gatunków wyróżnić można tylko dwa, *C. fluminea* i *C. fluminalis*. Również w najnowszym opracowaniu malakofauny Niemiec Glöer i Zettler (2005) wymieniają te gatunki jako odrębne. Britton i Morton (1986), Komaru i Konishi (1999), Siripattawan i in. (2000) oraz Qiu i in. (2001) twierdzą, że *C. fluminea* może występować pod postacią dwóch odmiennych ekomorf, natomiast Morton (1987) oraz Lee i in. (2005) sądzą, że występuje także trzecia – pośrednia forma morfologiczna tego gatunku. Badania Tsoi i in. (1991) oraz Woodruff i in. (1993) potwierdziły sugestię Mortona (1987), że fenotypowa zmienność u *C. flu-*

minea jest rezultatem wpływu środowiska. Natomiast nie jest jasne, czy *C. fluminalis* może być uważana za jedną z odmian *C. fluminea*, czy też jest odrębnym gatunkiem?

Zapewne trudności w odpowiedzi na to pytanie wynikają z tego, że w obrębie rodzaju *Corbicula* występują skomplikowane zjawiska związane z rozrodem. U *C. fluminea* istnieją formy di-, tri- i tetraploidalne (Qiu i in. 2001), u *C. fluminalis* opisano formy triploidalne (Skuza i in. 2009). Małże te mogą rozmnażać się androgenetycznie, co oznacza, że potomstwo danego osobnika jest klonem w linii męskiej (Ishibashi i in. 2003). Badania oparte o kryteria morfologiczne i genetyczne nie dają jednoznacznych wyników. Renard i in. (2000) wskazują na istnienie dwóch odrębnych gatunków, natomiast Pfenninger i in. (2002) twierdzą, że pomiędzy obu gatunkami dochodzi do kryptycznej hybrydyzacji, a potomstwo podobne jest do jednego z „gatunków” rodzicielskich. Z uwagi na to zjawisko różne linie *Corbicula* mogą być raczej uważane za stadium początkowe grupy gatunków, aniżeli za kilka odrębnych gatunków. Oznaczać to może, że *C. fluminea* i *C. fluminalis* nie mogą być traktowane jako gatunki biologiczne wg koncepcji Mayra (1963), ale raczej jako półgatunki czy gatunki *in statu nascendi*.

Jeżeli *C. fluminalis* jest jednak odrębnym gatunkiem, to niejasne jest wtedy, w jaki sposób, nie dotarłszy nigdy do Ameryki pojawiła się w Europie równocześnie i na tych samych stanowiskach, co pochodząca prawie na pewno bezpośrednio stamtąd *C. fluminea* (biorąc pod uwagę odległość i intensywność żeglugi). Ale może do Europy oba te gatunki dotarły jednak wspólnie z Azji Wschodniej, o ile (co wcale nie jest pewne) *C. fluminalis* występuje na Dalekim Wschodzie razem z *C. fluminea*. Jeśli jednak tak, to dlaczego nie pojawiła się wcześniej wraz z nią w Ameryce Północnej?

Racicznica zmienna, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – dynamiczna ekspansja i *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) – długie „uśpienie”

Racicznica zmienna, *D. polymorpha* jest gatunkiem budzącym ogromne zainteresowanie, głównie ze względu na swoją inwazyjność, masowe występowanie i istotne znaczenie, zarówno w zasiedlanych ekosystemach, jak i dla gospodarki człowieka. Bibliografia tego małża liczy tysiące pozycji. Najważniejsze dane z piśmiennictwa dotyczące jej ekspansji zostały przedstawione w poprzednich opracowaniach (Stańczykowska i Lewandowski 2011; Stańczykowska i in. 2011). Jednak nawet w przypadku tego najintensywniej chybą badanego małża, a może nawet mięczaka słodководnego, nie wszystkie zagadnienia związane z jego przemieszczaniem się są zupełnie klarowne.

Małże z rodzaju *Dreissena* znane są od dolnego pliocenu, a ich ewolucja związana jest z obszarem pontokaspijskim i jego historią geologiczną (Kinzelbach 1992 b). Uważa się (Andrusov 1897; Wesenberg-Lund 1939; Żadin 1946; Morduchaj-Boltovskoj 1965), że w okresie poprzedzającym epokę lodowcową *D. polymorpha* występowała wzdłuż Wołgi oraz na dość znacznym obszarze Europy Środkowej. Na wschodzie sięgała po Morze Aralskie, a na poł-

dniu po północną część Azji Mniejszej i Eufrat (Morton 1996). W okresie lodowcowym *D. polymorpha* zachowała się jedynie w zbiornikach wodnych i ciekach wybrzeży Morza Czarnego i Kaspijskiego (Nowak 1971). Według niektórych autorów w Europie w tym okresie przetrwało kilka jej reliktowych stanowisk (wody Turyngii – Schröter 1779, Zalew Kuroński i niektóre jeziora Szlezwik-Holsztynu – Shadin 1935, jezioro Ochryda – Raabe 1966). Jest to jednak pogląd słabo udokumentowany, a w jeziorze Ochryda występuje w rzeczywistości inny gatunek, *Dreissena (Carinodreissena) stankovici* Lvova et Starobogatov, 1982 (Lvova i Starobogatov 1982). Žadin (1952) za dowód przetrwania *Dreissena* w Europie w czasie epoki lodowcowej uważał obecność jej muszli w osadach interglacjalnych. Wskazuje to jednak raczej na inwazję tego małża w okresie kolejnych interglacjalów, np. w interglacjale Mindel-Riss (ok. 300–250 tys. lat temu) (Kinzelbach 1992 b). Według Starobogatova (1994) po zakończeniu ostatniego zlodowacenia, we wczesnym holocenie, małż ten znacznie poszerzył swój zredukowany wcześniej areal. Zajął wówczas duży obszar południowej części obecnej Rosji, Ukrainę, znaczną część Bałkanów aż po Austrię i sięgał południowych granic Polski. Skompski (1991) podaje ten gatunek również z Polski, z młodszego holocenu. I oto kolejny problem – czy inwazja, rozpoczęta wg różnych autorów na przełomie XVIII i XIX wieku istotnie rozpoczęła się w tym właśnie okresie i czy, jeśli tak, była ona jedyną, czy tylko jedną z szeregu inwazji (i wymierań) tego gatunku w okresie holocenu?

D. polymorpha została znaleziona po raz pierwszy w roku 1769 w północnej części Morza Kaspijskiego oraz w rzece Ural (do roku 1775 rzeka Jaik, ros. Яик) i opisana jako *Mytilus polymorphus* Pallas, 1771 (Pallas 1771). Prawie do końca XVIII wieku żywe racicznice* stwierdzane były głównie w wodach słodkich u wybrzeży mórz: Czarnego, Azowskiego i Kaspijskiego – głównie, bo już w 1779 roku gatunek ten opisany został z Turyngii (Schröter 1779). Zaproponowany ogólny schemat inwazji *D. polymorpha* nie budzi przeważnie wątpliwości, choć trzeba zaznaczyć, że nic praktycznie nie wiadomo o rozprzestrzenianiu się tego gatunku w XVIII i XIX wieku na obszarze Rosji. Niewątpliwie jednak jest to pierwsza w nowożytnej historii zaobserwowana masowa migracja gatunku ponto-kaspijskiego. Szczegółowo opisał ją Thienemann (1950), a następnie Nowak (1971) i Kinzelbach (1992 b), a o najnowsze dane uzupełnili w swoim opracowaniu Stańczykowska i Lewandowski (2011). Intensywnie badano także mechanizmy przemieszczania się *D. polymorpha* – Carlton (1993) wymienił aż 23 udokumentowane sposoby przenoszenia larw, osobników młodocianych oraz dorosłych. Bezkręgowce ponto-kaspijskie, w tym *D. polymorpha*, przedostawały się do Europy rzekami dzięki połączeniu systemów wodnych siecią kanałów poprzez trzy korytarze migracyjne (Bij de Vaate i in. 2002). Dla *D. polymorpha* szczególne znaczenie miał początkowo (XVIII wiek; Decksbach 1935) korytarz północny (Wołga -> Jezioro Białe -> jezioro Onega -> jezioro Ładoga -> Nawa -> Bałtyk), a potem korytarz centralny (Dniepr -> Wisła -> Odra -> Łaba -> Ren). W drugiej połowie XIX wieku przesuwiała się także w górę Dunaju, aż do Ratyzbony (Nowak 1971, za różnymi auto-

rami). Opanowany przez nią w bardzo szybkim tempie areal w Europie wschodniej i środkowej przez następne kilkadziesiąt lat ulegał już tylko niewielkim zmianom. Powtórna, wzmożona aktywność w rozprzestrzenianiu się racicznicy zanotowano dopiero od lat 30. XX wieku. W 1932 roku zasiedliła ona Balaton (Sebestyén 1938), a w latach 40. została stwierdzona w kilku jeziorach południowej Szwecji. Kolejne zwolnienie tempa kolonizacji w latach 50. i pierwszej połowie lat 60. XX wieku mogło być rezultatem wzrostu zanieczyszczenia wód, a poprawa ich jakości od drugiej połowy lat 60. ułatwiła jej dalszą ekspansję (Morton 1996). W końcu lat 60. i w latach 70. *D. polymorpha* opanowała duże alpejskie jeziora, m.in. J. Bodeńskie, Genewskie i Zurychskie (Stańczykowska 1977, za różnymi autorami). Po południowej stronie Alp, w jeziorze Garda pojawiła się w 1971 roku, w 1977 w rzece Pad i w ciągu następnych 20 lat rozprzestrzeniła się na północy Włoch (Borsani i in. 1992), a w roku 2003 zaobserwowano ją w Toskanii (Lori i Cianfanelli 2006). Na początku lat 80. XX wieku pojawiła się w Grecji, w jeziorze Trichonis (Morton 1996), choć ta informacja może okazać się mylna, skoro jezioro to zamieszkuje inny, endemiczny gatunek racicznicy (Son 2007). W 2001 r. pojawiła się w Hiszpanii, w dolnym biegu Ebro (Bij de Vaate i in. 2002). W połowie lat 80. XX wieku znaleziono ją w zbiorniku zaporowym na rzece Drawie w Chorwacji (Lajtner i in. 2004). Niejasny jest przebieg jej inwazji na terenie Czech. Według Uvirovej i in. (2005) pojawiła się tam w 1998 roku, podczas gdy Šefrova i Laštůvka (2005) podają datę pojawienia się tego małża już przed rokiem 1900. Son (2007, za różnymi autorami) podaje ją jako rodzimy gatunek w reliktowych jeziorach bułgarskiego wybrzeża, jednak w roku 1964 (A. Stańczykowska, obserwacja własna) małż ten nie był tam nieobecny.

Jak widać, charakterystyczna dla *D. polymorpha* jest zarówno wyraźna nierównomierność tempa ekspansji, jak i jej skokowość. Chociaż w bardziej na zachód oddalonym Londynie zaobserwowano ją nieco wcześniej (1824) aniżeli w Rotterdamie (1826), w Holandii (1827), w Hamburgu (1830) czy w Kopenhadze (1840) (Nowak 1971; Morton 1996; Kinzelbach 1992 b), to te różnice w czasie nie są duże i mogą być związane ze sposobem jej przenoszenia. Według Minchin i in. (2002) racicznica była przewożona (z ładunkami drewna) z portów bałtyckich, co potwierdziły badania genetyczne populacji z Anglii i z Holandii (Astanej i in. 2005). Niewielkie różnice w czasie mogą być tu także efektem sposobu lub intensywności prowadzonych badań. Zupełnie niezrozumiałe jest natomiast, że dopiero w roku 1896 stwierdzono ją w Zalewie Szczecińskim, choć w nieodległym Zalewie Kurońskim oraz w Prusach Wschodnich była notowana już w roku 1824 (Nowak 1971, za różnymi autorami). Choć tak wcześniej notowana była w niektórych

* Chodzi o *D. polymorpha* i, choć to mniej prawdopodobne, *D. bugensis*. Inne gatunki z rodzaju *Dreissena* zasiedlają słone wody Morza Kaspijskiego i/lub Aralskiego (obecnie częściowo wyschnięte i silnie zasolone) oraz jeziora Półwyspu Bałkańskiego i Anatolii

zalewach południowo-wschodniego Bałtyku, to jej zasięg w wysłodzonych obszarach tego morza długo nie przekraczał 60° N. Silnie wysłodzona Zatoka Fińska wraz z estuarium Newy były kolonizowane dopiero od połowy lat 80. XX wieku, pomimo zasiedlenia 150 lat wcześniej pobliskiego jeziora Ładoga oraz istnienia dogodnych dróg wodnych i żeglugi na tym obszarze (Orlova i Panov 2004). Pomimo wczesnego zasiedlenia Dunaju, wyjątkowo późno (1932 rok) pojawiła się w jeziorze Balaton, a jeszcze później, bo w latach 70. (A. Stańczykowska, obserwacja własna) znaleziono ją w Jeziorze Nezyderskim. Oczywiście nie należy tego zestawiać z późnym opanowywaniem przez racicznice zbiorników zaporowych na Dnieprze, Donie i Wołdze czy, jeszcze później, niektórych antropogenicznych zbiorników na Górnym Śląsku, a także (Son 2007) kanałów melioracyjnych i „odsolonych” obecnie zbiorników wodnych na wybrzeżach Morza Czarnego. W tych przypadkach chodzi bowiem o zbiorniki powstałe niedawno na obszarze już wcześniej skolonizowanym przez ten gatunek.

Pokonywanie przez *D. polymorpha* bariery ekologicznej, jaką stanowią dla niej wody słone, także zachodziło w niecodziennej kolejności. W latach 80. XX wieku została ona zawleczona (najprawdopodobniej jako larwy w wodach balastowych statków) do Wielkich Jezior Ameryki Północnej. Tam ją odkryto w 1988 roku w niewielkim jeziorze St. Clair, a potem w zachodniej części jeziora Erie. Na podstawie wielkości i oszacowanego wieku znalezionych osobników przyjęto, że wsiedlenie *D. polymorpha* do tych wód nastąpiło w 1985 lub 1986 roku (Hebert i in. 1989). Małż ten stopniowo opanował wszystkie Wielkie Jeziora oraz większe rzeki wschodniej części USA, aż po zlewnię Missisipi (Morton 1996). Natomiast do Irlandii, oddzielonej od Wielkiej Brytanii zaledwie 20-kilometrowej szerokości Kanałem Północnym i 80-kilometrowej szerokości Kanałem Św. Jerzego (szerokość Morza Irlandzkiego nie przekracza 225 km) *D. polymorpha* zawleczona została dopiero ok. 1994 roku na kadłubach jachtów transportowanych promami. Bezpośrednią przyczyną inwazji było zniesienie, w styczniu 1993 roku, cła na używane łodzie z krajów Unii Europejskiej, głównie z Wlk. Brytanii i Holandii (Minchin i Moriarty 1998; Minchin i in. 2003; Pollux i in. 2003). Według Ricciardi i in. (1995) *D. polymorpha* w zależności od swoich rozmiarów oraz od temperatury i wilgotności powietrza, może wytrzymać poza środowiskiem wodnym nawet do 10 dni. Realny czas przeżycia autorzy ci ocenili na 3 do 5 dni, podczas gdy transport łodzi do Irlandii promem trwał tylko jeden dzień (Pollux i in. 2003). Badania genetyczne potwierdziły, że Irlandia została skolonizowana przez małże pochodzące z Wielkiej Brytanii (Astane i in. 2005), a Burlakova i in. (2006) wykazali na podstawie analizy składu gatunkowego ich endosymbiontów, że do Irlandii przeniknęły osobniki dorosłe, a nie formy larwalne.

W przypadku ekspansji *D. reissena bugensis*, odkrytej w roku 1890 przez Andrusova i opisanej przezeń w roku 1897 (Mills i in. 1996) znaków zapytania jest o wiele więcej. Przede wszystkim należy zwrócić uwagę na mylącą nazwę tego małża. *D. bugensis* (ros. *бугская дрейссена*, polskiej nazwy brak) ma epitet gatunkowy odnoszący się w rzeczywistości nie do „naszego” Bugu, ale do Bugu Połu-

dniowego (ros. *Южный Буг*), czyli Bohu. W literaturze anglojęzycznej bardzo rzadko stosowane jest jednak to rozróżnienie, co prowadzić może do poważnych pomyłek, zwiększonych przez kiepską znajomość geografii tego obszaru. Według Żadina (1952) *D. bugensis* pierwotnie występowała tylko w rzece Boh oraz w słodkich wodach Dnieprowsko-Bugskiego Limanu. Tu nazewnictwo oraz wzajemne położenie poszczególnych akwenów też nie są zupełnie jasne, gdyż w piśmiennictwie używane są określenia: liman Dniepru i Bohu; Liman Dniepro-Bohu; Liman Dniepru; Liman Dniepru i łączący się z nim Liman Bohu; Liman Dnieprowsko-Bugski. W poszczególnych publikacjach jako pierwotny areal tego małża wymieniane są też: Bug; Południowy Bug; Dniepr i Bug oraz ich limany; Dniepr i Bug oraz limany północnej części Morza Czarnego; Południowy Bug i dolny Dniepr; Bug oraz Dniepr i Prypeć; limany Dniepru i Bugu oraz rzeka Ingulec czy też ogólnie „estuarium Morza Czarnego”. Jednak Son (2007) zwraca uwagę, że w rzeczywistości *locus typicus D. bugensis* to jedynie estuarium Południowego Bugu, czyli Liman Bohu, a jej obecność w Limanie Dniepru to już początek ekspansji w obrębie tej rzeki.

Następny problem to stanowisko systematyczne gatunku. Co prawda w obrębie rodziny *Dreissenidae* dochodziło do licznych zmian w klasyfikacji na poziomie rodzajów, podrodzajów, gatunków, podgatunków i odmian (Therriault i in. 2004), to jednak *D. polymorpha* i *D. bugensis* są odrębnymi gatunkami, co potwierdzają badania genetyczne (np. Domm i in. 1993; Claxton i Mackie 1998) i anatomiczne (np. Smith 1999). Różnią się one niektórymi cechami biologicznymi i są przy tym wyraźnie rozróżnialne morfologicznie (ryc. 2), a Stępień i in. (1999) na podstawie badań genetycznych uważają, że linie *D. polymorpha* i *D. bugensis* rozeszły się już 11-13 milionów lat temu. Natomiast sama ranga taksonomiczna *D. bugensis* ulegała w kolejnych latach licznym rewizjom. Pomijając endemiczne gatunki z jezior Półwyspu Bałkańskiego i z Anatolii, Żadin (1952) na terenie dawnego ZSRR wyróżnił jeden rodzaj *Dreissena* z siedmioma gatunkami, z których tylko dwa, *D. polymorpha* i *D. bugensis* występują w wodach słodkich. Uznał on, za Andrusovem, odrębność gatunkową *D. bugensis*, natomiast Morduchai-Boltovskoj (1965) uważał *D. bugensis* za podgatunek *D. rostriformis*. Z kolei Starobogatov (1994) powtórnie uznał *D. bugensis* za odrębny gatunek, zaliczając go do podrodzaju *Pontodreissena*. Rosenberg i Laudjanskiy (1994) wśród gatunków z rodzaju *Dreissena* wymieniają mezohalinową *Dreissena rostriformis grimmi* Andrusov, 1890 oraz słodkowodną *D. (Pontodreissena) bugensis*.

Na podstawie badań genetycznych Therriault i in. (2004) uznali, że *D. rostriformis* i *D. bugensis* to jeden gatunek z dwiema liniami, mezohalinową (*rostriformis*) i słodkowodną (*bugensis*), a Stępień i in. (2005), że *D. bugensis* może być odmianą *D. rostriformis*, słonawowodnego gatunku z M. Kaspijskiego. Według Orlovej i Nalepy (2007) *Dreissena (Pontodreissena) rostriformis* (Desh., 1838) z czterema podgatunkami występuje w Morzu Kaspijskim, a *D. polymorpha* i *D. bugensis* w wodach słodkich. Obecnie w piśmiennictwie używa się albo nazwy *D. bugensis*, albo *D. rostriformis bugensis*. Nie chcąc wnikać w skomplikowaną

problematykę taksonomiczną, używamy to dalej, z powodów czysto pragmatycznych, tej pierwszej krótszej nazwy.

Ekspansję *D. bugensis* zaobserwowano dopiero w pierwszej połowie XX w., czyli w około 150 lat po rozpoczęciu ekspansji *D. polymorpha*. Chociaż Orlova i Nalepa (2007) opierając się na danych literaturowych piszą, że rozpoczęła się ona „z estuariów Morza Czarnego i Azowskiego do sztucznych kanałów i zbiorników wodnych Ukrainy i po raz pierwszy zaobserwowano ją w latach 60. XX wieku”, to Žadin już w roku 1952 pisał o opanowaniu przez tego małża w latach 40. Zbiornika Dnieprowskiego, a Son (2007, za różnymi autorami) podaje, że rozpoczęła się ona na tym obszarze w latach 1930-1940. Ekspansja *D. bugensis* następowała powoli. Co ciekawe, najpierw zasiedliła dolny Dniepr i jego zbiorniki zaporowe (1950-54), w latach 1970-73 opanowała już prawie cały Dniepr i dopiero wtedy dolny Boh, a dopiero w latach 1990-92 cały Boh, a także dolny Dniestr i przybrzeżne rejony Morza Czarnego aż po ujście Dunaju (Mills i in. 1996). Od roku 1980 jest w dolnym Donie i w rzece Manycz (Zhulidov i in. 2006); w 1990 roku pojawiła się w rzece Prypeć przy jej ujściu do Dniepru, w zbiorniku systemu chłodniczego Elektrowni Atomowej w Czernobylu (Lukashev 2002). W 1992 znaleziono *D. bugensis* w Woldze koło Samary, w latach 1994-1997 w delcie Wołgi W, a w 2000 r. zaobserwowano ją w zbiornikach zaporowych w górze tej rzeki (Orlova i Szczebrińska 2002; Orlova i Nalepa 2007). Jej liczebność wzrasta w delcie Wołgi i w północnej części M. Kaspijskiego. Może więc wypierać *D. polymorpha*, podobnie jak to się dzieje w Wielkich Jeziorach Amerykańskich (Orlova i Nalepa 2007).

O ile w Europie wschodniej ekspansja *D. bugensis* była niezwykle opóźniona w stosunku do ekspansji *D. polymorpha*, to oba te gatunki prawie równocześnie zostały opisane w Wielkich Jeziorach Amerykańskich. *D. polymorpha* w roku 1886 jako *zebra mussel*, a *D. bugensis* w roku 1889, w jeziorze Erie jako *quagga mussel* (Mills i in. 1993). Obecność tych gatunków w Ameryce Północnej potwierdzili następnie różnymi metodami kolejni badacze – na podstawie zróżnicowania allozymów i morfologii muszli May i Marsden (1992) oraz Spidle i in. (1994), a na podstawie morfologii plemników Denson i Wang (1994).

Rosenberg i Ludyanskiy (1994) na podstawie przeglądu piśmiennictwa i badań porównawczych określili „quagga” jako *Dreissena (Pontodreissena) bugensis* Andrusov, 1897. Oba gatunki występują często w tych samych zbiornikach, ale zasiedlają inne ich strefy (Maclsaac 1994). *D. polymorpha* preferuje wody eutroficzne, ciepłe i płytkie, *D. bugensis* zarówno płytkie i ciepłe, jak i oligotroficzne, głębokie (do 130 m) i chłodne, oraz zasiedla nie tylko, jak *D. polymorpha*, trwałe podłoża, ale i miękkie osady dennie (Mills i in. 1993). Zasięg *D. polymorpha* w Stanach Zjednoczonych jest wyraźnie większy niż *D. bugensis*, jednak nie sięga ona na zachód od zlewni Missisipi. Natomiast *D. bugensis* pojawiła się niespodziewanie w roku 2007 ok. 1000 mil na zachód od jakiegokolwiek znanego wcześniej jej stanowiska, w zaporowym jeziorze Mead, położonym wzdłuż granicy stanów Arizona i Nevada, („Hot” Aquatic Nuisance Hot Home – Colorado State Parks 2007) oraz w Kalifornii, w jeziorach Havasu i Mohave na rzece Kolorado (NAS 2007).

Problemem jest wyjaśnienie pochodzenia i dróg inwazji *D. bugensis*. Spiddle i in. (1994) oraz Stępień i in. (2002) wykazali genetyczne pokrewieństwo amerykańskiej populacji *D. bugensis* z populacją z Ukrainy. Jednocześnie Stępień i in. (2002, 2005) oraz Astanei i in. (2005) wskazują, że *D. polymorpha* dotarła do Ameryki z Europy zachodniej, ewentualnie środkowej, ale nie z południowej i wschodniej. Oznacza to, że larwy obu tych gatunków musiały, w zupełnie niewyobrażalny sposób, w tym samym czasie dotrzeć do portów na obszarze Wielkich Jezior Amerykańskich zarówno z rosyjskich jeszcze wtedy portów nad Morzem Czarnym, jak i z portów w Europie zachodniej. W dodatku, o ile *D. polymorpha* jest w wysłodzonych wodach ujść rzecznych Europy zachodniej gatunkiem pospolitym, to nie można tego powiedzieć o *D. bugensis* w rejonie czarnomorskim.

Problem inwazji do wód północnoamerykańskich byłby prostszy do wyjaśnienia, gdyby oba gatunki raciecznie żyły w wysłodzonych wodach portów Europy zachodniej. Jednak ekspansja *D. bugensis* na zachód została zaobserwowana dopiero kilkanaście lat po jej pojawieniu się w Ameryce i, co też jest zagadkowe, około 60-70 lat po rozpoczęciu jej ekspansji w wodach Ukrainy i Rosji. W roku 2004, 15 lat po jej odkryciu w Ameryce, znaleziono *D. bugensis* w Dunaju w Dobrudży, a rok później na stanowisku ponad 500 km w górę tej rzeki, a w linii prostej 440 km na zachód (Popa i Popa 2006). W 2006 roku odkryto nieliczne osobniki w jednym z ramion delty Renu w Holandii (Molly i in. 2007). Wiek małży wskazywał, że pojawiły się tam nie później niż w 2004 roku (czyli ok. 180 lat po *D. polymorpha*). Obecność ich w ujściu Renu mogłaby sugerować zawleczenie larw drogą morską do portu w Rotterdamie, ale tam akurat występuje wyłącznie *D. polymorpha*. W 2007 roku odkryto *D. bugensis* na jednym z licznych stanowisk badawczych w Menie (Van der Velde i Platvoet 2007), a jej rozmiary wskazują, że była tam obecna od kilku lat. Najbardziej prawdopodobna droga jej ekspansji wiedzie z Dunaju przez Kanał Dunaj-Men. Dokładne badania, prowadzone w latach 2003-2005 w górnym Renie, powyżej ujścia do niego Menu nie wykazały tam obecności *D. bugensis* (Bernauer i Jansen 2006). Może to wskazywać, że dotarła ona z Dunaju, a nie z ujścia Renu, w górę tej rzeki. Jak widać *D. bugensis*, podobnie jak *D. polymorpha*, przemieszcza się skokowo.

Kolejny problem to relacje pomiędzy *D. polymorpha* i *D. bugensis*. Pierwotny areal *D. bugensis* mieścił się w obrębie pierwotnego arealu *D. polymorpha*, nic jednak nie wiadomo o ówczesnym charakterze współzależności między tymi gatunkami. *D. bugensis* zasiedlała wówczas mały fragment arealu *D. polymorpha*, która przez blisko 150 lat wykazywała ogromną ekspansywność. W pierwszym okresie ekspansji na terenie Europy *D. bugensis* początkowo wyraźnie ustępowała liczebnością *D. polymorpha*. W kolejnych latach zaczęła ją wypierać z niektórych środowisk, podobnie jak to się dzieje w Wielkich Jeziorach Amerykańskich (Adrian i in. 1994; Mills i in. 1999; Vanderploeg i in. 2002; Ricciardi i Whoriskey 2004; Wilson i in. 2006; French i in. 2007; Watkins i in. 2007). Tam jednak oba te gatunki mogą rozmiącać się w przestrzeni, zasiedlając różne strefy tych bardzo głębokich zbiorników.

Podsumowanie

C. fluminea i *C. fluminalis* to być może tylko dwie formy morfologiczne małży i w rzeczywistości mamy do czynienia z jednym gatunkiem, który w zależności np. od proporcji płci w populacji rozmnaża się albo dwupłciowo, albo androgenetycznie. W efekcie w obu tych przypadkach potomstwo może się różnić morfologicznie. Możliwe też, że w Europie doszło do spotkania i hybrydyzacji różnych linii genetycznych *C. fluminea*, które wytworzyły w efekcie potomstwo o odmiennym fenotypie. Powstaje jednak pytanie, dlaczego linie te nie spotkały się wcześniej na ogromnym obszarze Ameryki Północnej i jak, pomimo to, dotarły równocześnie do tych samych miejsc w Europie? W każdym razie *Corbicula fluminea/fluminalis* jest na pewno bardzo interesującym obiektem badań dla genetyków i ewolucjonistów. Natomiast z punktu widzenia analizy przebiegu i mechanizmów inwazji znacznie ciekawsza może być sytuacja, w której mielibyśmy do czynienia z dwoma różnymi gatunkami. Podstawowym problemem byłoby wówczas określenie pierwotnego areалу *C. fluminalis*. Jeśli jest nim Daleki Wschód i występuje tam ona sympatrycznie z *C. fluminea*, to niezrozumiałe jest, dlaczego wraz z nią nie skolonizowała pół wieku temu Ameryki Północnej. Natomiast jeśli w rzeczywistości pochodzi ona z Bliskiego Wschodu, to jej wspólna z *C. fluminea* inwazja Europy zachodniej jest zjawiskiem jeszcze trudniej wytłumaczalnym.

W przypadku racznic niewątpliwie mamy do czynienia z dwoma różnymi gatunkami, pomimo niejasnego stanowiska systematycznego *D. bugensis*. Natomiast przebieg inwazji tego małża, jego trwające półtora wieku „uśpienie” w porównaniu z niezwykle inwazyjną *D. polymorpha*, a następnie zaskakujący schemat przemieszczania się i nieznaną sposobem dotarcia do Wielkich Jezior Amerykańskich stawiają przed nami szereg pytań. Zupełnie niejasne są wreszcie relacje pomiędzy tymi dwoma gatunkami, a ściślej mówiąc – tak wielka zmienność tej relacji w czasie, co stawia kolejne pytania przed badaczami słodkowodnych małży – tym istotniejsze, że możemy się spodziewać pojawienia się *D. bugensis* i w naszych wodach. A wydawałoby się, że o raczniczy powiedziano i napisano już wszystko.

Podziękowanie: Autorzy dziękują dr hab. Joannie Pijanowskiej, prof. UW za przeczytanie pierwszej wersji tekstu oraz liczne cenne uwagi i wskazówki.

Literatura

- Adrian D.J., Ferro T.A., Keppner H.T. 1994. Relative abundance of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussels (*Dreissena bugensis*) in eastern Lake Erie. Proc. 4th Internat. Zebra Mussels Conference. Madison, Wisconsin: 401–407.
- Aldridge D.C., Müller S.J. 2001. The Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in Britain: current status and potential impacts. *Journal of Conchology* 37 (2): 177–183.
- Andrusov N.I. 1897. Iskopaemye i živuščie *Dreissenidae* Evrazii. Trudy Sankt-Petersburskogo Obščestva Estestvoispytvanija 25: 1–683.
- Astane I., Gosling E., Wilson J., Powell E. 2005. Genetic variability and phylogeography of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas). *Molecular Ecology* 14 (6): 1655–1666.
- Balcom N.C. 1994. „Aquatic immigrants of the Northeast, No 4: Asian clam, *Corbicula fluminea*”, Connecticut Sea Grant College Program. http://www.sgnis.org/publicat/nespp_4.htm
- Beran L. 2000. First record of *Corbicula fluminea* (Mollusca: Bivalvia) in the Czech Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 64 (1): 1–2.
- Bernauer D., Jansen W. 2006. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquatic Invasions* 1 (2): 55–71.
- Bij de Vaate A. 1991. Colonization of the German part of the River Rhine by the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Pelecypoda, Corbiculidae). *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam* 13 (2): 13–16.
- Bij de Vaate A., Greijdanus-Klaas M. 1990. The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands. *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam* 12 (12): 173–177.
- Bij de Vaate A., Hulea O. 2000. Range extension of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) in the River Danube: first record from Romania. *Lauterbornia* 38: 23–26.
- Bij de Vaate A., Jażdżewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 (7): 1159–174.
- Borsani G.M., Mariani M., Saronni G. 1992. The distribution of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in northern Italy. 11 International Malacological Congress, Siena: 19–22.
- Britton J. C., Morton B. 1986. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculacea) from North America. *Malacological Review* 19: 1–43.
- Burlakova L.E., Padilla D.K., Karatayev A.Y., Minchin D. 2006. Endosymbionts of *Dreissena polymorpha* in Ireland: evidence for the introduction of adult mussels. *Journal of Molluscan Studies* 72 (2): 207–210.
- Carlton J.T. 1993. Dispersal Mechanisms of the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*). In: Nalepa T.F., Schloesser D.W. (eds.) *Zebra mussels: biology, impacts, and control*. Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo: 677–697.
- Claxton W.T., Mackie G.L. 1998. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie. *Canadian Journal of Zoology* 76 (11): 2010–2019.
- Cohen R., Dresier P.V., Phillips E., Cory R. 1984. The effect of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* on the phytoplankton on the Potomac river, Maryland. *Limnology and Oceanography* 29 (2): 170–180.

- Csányi B. 1998–1999. Spreading invaders along the Danubian highway: first record of *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) and *C. fluminalis* (O. F. Müller, 1774) in Hungary (*Mollusca: Bivalvia*). *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 23: 343–345.
- Decksbach N.K. 1935. Rasprostranenie *Dreissena polymorpha* Pall. (*Mollusca*) v evropejskoj časti SSSR. *Biulleten Moskovskogo Obščestva Ispytvanija Prirody* 44: 153–164.
- Denson D.R., Wang S.Y. 1994. Morphological differences between zebra and quagga mussel spermatozoa. *American Malacological Bulletin* 11 (1): 79–81.
- Domagała J., Łabęcka A. M., Pilecka-Rapacz M., Migdalska B. 2004. *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (*Bivalvia: Corbiculidae*) – a species new to the polish malacofauna. *Folia Malacologica* 12 (3): 145–148.
- Domms S., McCauley R.W., Kott E., Ackerman J.D. 1993. Physiological and taxonomic separation of two dreissenid mussels in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50 (11): 2294–2297.
- Fontan B., Meny J. 1996. Note sur l'invasion de *Corbicula fluminea* dans le réseau hydrographique de la région Aquitaine et précision sur son spectre écologique. Préfecture de la Région Aquitaine. Direction Régionale de l'Environnement, Aquitaine. Service de l'Eau et des Milieux Aquatiques. Réf: S/02/96/04, MFN 1218: 1–9.
- French J.R.P., Adams J.V., Craig J., Stickle R.G., Nichols S.J., Fleischer G.W. 2007. Shell-free biomass and population dynamics of dreissenids in offshore Lake Michigan, 2001–2003. *Journal of Great Lakes Research* 33 (3): 536–545.
- Girardi H. 1989–1990. Deux bivalves d'eau douce récents pour la faune française (*Mollusca, Bivalvia*). *Bulletin Société d'Etudes des Sciences Naturelles de Vaucluse*: 87–93.
- Glöer P., Meier-Brook C. 1998. Süßwassermollusken. *Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung*, Hamburg: 73–73.
- Glöer P., Zettler M.L. 2005. Kommentierte Artenliste der Süßwassermollusken Deutschlands. *Malakologische Abhandlungen* 23: 9–26.
- Grossu A. V. 1962. Fauna Republicii Populare Romane: Mollusca, Vol. 3: Bivalvia. Editura Academiei Republicii Populare Romine, Bucuresti (in Romanian).
- Haesloop U. 1992. Establishment of the Asiatic clam *Corbicula* sf. *fluminalis* in the Tidal Weser River (N. Germany). *Archiv für Hydrobiologie* 126 (2): 175–180.
- Hall J.J. 1984. Production of immature *Corbicula fluminea* (*Bivalvia: Corbiculidae*) in Lake Norman, North Carolina. *Nautilus* 98 (4): 153–159.
- Hawlett D., Baker R. 1999. *Corbicula fluminea* (Müller): New to UK. *Journal of Conchology* 36: 83–83.
- Herbert P.D., Muncaster B.W., Mackie G.L. 1989. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusk in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1587–1591.
- Heude R.P. 1880. *Conchyliologie Fluviale de la Province de Nanking et de la Chine Centrale*. Librairie F. Savy, Paris.
- Hornbach D. 1992. Life history traits of a riverine population of the Asian Clam *Corbicula fluminea*. *American Midland Naturalist* 127 (2): 248–257.
- “Hot” Aquatic Nuisance Hot Species Home – Colorado State Parks 2007. <http://parks.state.co.us/NaturalResources/parksResourceStewardshi>.
- Ishibashi R., Ookubo K., Aoki M., Utaki M., Komaru A., Kawamura K. 2003. Androgenetic reproduction in a freshwater diploid clam *Corbicula fluminea* (*Bivalvia: Corbiculidae*). *Zoological Science* 20 (6): 727–732.
- Jenner H., Bij de Vaate A. 1991. Wordt de Aziatische mossel *Corbicula fluminea* een prlaag in Nederland? *H2O* 24 (4): 101–103.
- Kinzelbach R. 1992 a. The distribution of the freshwater clam *Corbicula fluminalis* in the Near East (*Bivalvia: Corbiculidae*). *Zoology in the Middle East* 6: 51–61.
- Kinzelbach R. 1992 b. The main features of the phylogeny and dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (In: Neumann D., Jenner H.A. (eds.) *Limnologie aktuell* 4. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, Jena, New York: 5–17.
- Konishi K., Kawamura K., Furuita H., Komaru A. 1998. Spermatogenesis of the freshwater clam *Corbicula* aff. *fluminea* Müller (*Bivalvia: Corbiculidae*). *Journal of Shellfish Research*. 17 (1): 185–189.
- Korniushin A.V. 2004. A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (*Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae*), with review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections. *Hydrobiologia* 529 (1): 251–270.
- Kraemer L.R., Galloway M.L. 1986. Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller) (*Bivalvia: Corbiculacea*): an appraisal of its heterochrony. *American Malacological Bulletin* 4 (1): 61–79.
- Lachner E.A., Robins C.R., Courtenay W.R. Jr. 1970. Exotic fishes and other aquatic organisms introduced into North America. *Smithsonian Contributions to Zoology* 59: 1–29.
- Lajtner J., Marušić Z., Klobučar G.I.V., Erben R. 2004. Comparative shell morphology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* in the Drava river (Croatia). *Biologia, Bratislava* 59 (5): 595–600.
- Lee T., Siripattawan S., Ituarte C.F., Ó Foighil D. 2005. Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World. *American Malacological Bulletin* 20: 113–122.
- Liashenko A.V., Sinicina O.O., Voloshkevich E.V. 2003. Małże – osiedleńcy dolnego Dunaju. XIX Krajowe Seminarium Malakologiczne, Słupsk: 24–24.
- Lori E., Cianfanelli S. 2006. New records of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (*Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae*) from Central Italy. *Aquatic Invasions* 1 (4): 281–283.
- Lukashev D.V. 2002. Modern state of populations of *Dreissena* in the cooling pond of the Chernobyl Nuclear Power Station. *Hydrobiological Journal* 38 (3): 106–111.

- Lvova A.A., Starobogatov J.I. 1982. Novyj vid drejsseny (*Bivalvia*, *Dreissenida*) iz Ochrydskogo ozera. Zoologičeskij Žurnal 61: 1749–1752.
- Łabęcka A.M. 2009. Cykl płciowy zawleczonych gatunków małży *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) oraz *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (*Mollusca: Bivalvia*) z kanału zrzutowego wód pochodniczych Elektrowni Dolna Odra. Rozprawa doktorska. Uniwersytet Szczeciński, Wydział Nauk Przyrodniczych. Katedra Zoologii Ogólnej. Tom 1: 1–163.
- Łabęcka A.M., Domagała J. 2005. Charakterystyka porównawcza muszli *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) i *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 19774) (*Bivalvia: Corbiculidae*). XXI Krajowe Seminarium Malakologiczne, Toruń-Ciechocinek: 28–29.
- Łabęcka A.M., Domagała J., Pilecka-Rapacz M. 2005. First record of *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 1774) (*Bivalvia: Corbiculidae*) in Poland. Folia Malacologica 13 (1): 25–27.
- MacIsaac H.J. 1994. Comparative growth and survival of *Dreissna polymorpha* and *Dreissena bugensis*, exotic *Mollusca* introduced to the Great Lakes. Journal of Great Lakes Research 20 (4): 783–790.
- May B., Marsden J.E. 1992. Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49 (7): 1501–1506.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press: 1–797.
- McMahon R.F. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: rselection versus resistance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59 (7): 1235–1244.
- McMahon R.F. 1983. Ecology of an invasive pest bivalvia, *Corbicula*. In: The Mollusca, Academic Press, New York 6: 505–561.
- McMahon R.F., Williams J. 1986. A reassessment of growth rate, life span, life cycles and population dynamics in a natural population and field caged individuals of *Corbicula fluminea* (Müller) (*Bivalvia: Corbiculacea*). American Malacological Bulletin. Special Edition 2: 231–239.
- Meijer T. 2001. *Corbicula fluminalis* as a guide fossil. http://web.inter.nl.net/users/Meijer.T/tm/paginas/ae-wtxt-Tesch_Mi.
- Meijer T., Preece R.C. 2000. A review of the occurrence of *Corbicula* in the Pleistocene of North-West Europe. Geologie en Mijnbouw/Nederlands Journal of Geosciences 79: 241–255.
- Mills E.L., Dermott R.M., Roseman E.F., Dustin D., Mellina E., Conn D.B., Spidle A.P. 1993. Colonization, ecology, and population structure of the “quagga” mussel (*Bivalvia: Dreissenidae*) in the lower Great Lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50 (11): 2305–2314.
- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Ludyanskiy M., Pligin Y., May B. 1996. A review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater dreissenid introduced to North America. American Zoologist 36: 271–286.
- Mills E.L., Chrisman J.R., Baldwin B., Owens R.W., O’Gorman R., Howell T., Roseman E.F., Raths M.K. 1999. Changes in the dreissenid community in the lower Great Lakes with emphasis on southern Lake Ontario. Journal of Great Lakes Research 25 (1): 187–197.
- Minchin D., Moriarty C. 1998. Zebra mussels in Ireland. Marine Institute, Dublin, Ireland. Fisheries Leaflet 177: 1–11.
- Minchin D., Lucy F., Sullivan M. 2002. Zebra mussel: impact and spread [In: Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. (eds.). Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management]. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Netherlands): 135–146.
- Minchin D., Maguire C., Rosell R. 2003. The zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas) invades Ireland: human mediated vectors and the potential for rapid intranational dispersa. Biological Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy 103B (1): 23–30.
- Molly D.P., Bij de Vaate A., Wilke T., Giamberini L. 2007. Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897) in Western Europe. Biological Invasions 9 (7): 871–874.
- Morduchaj-Boltovskoj F.D. 1965. Proischozhenie i rasprostranenie polimorfnoj drejsseny. W: Soveščanie po biologii drejsseny i zaščite gidrotehničeskich sooruzenij ot ee obrastanij. Institut Biologii Vnutriennyh Vod, Akademiya nauk SSSR, Togliatti: 3–4.
- Morton B. 1977. The population dynamics of *Corbicula fluminea* (*Bivalvia: Corbiculacea*) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. Journal of Zoology, London, 181: 21–42.
- Morton B. 1982. Some aspects of the population structure and sexual strategy of *Corbicula* cf. *fluminalis* (*Bivalvia: Corbiculacea*) from the Pearl River, Peoples Republic of China. Journal of Molluscan Studies 48 (1): 1–23.
- Morton B. 1983. The sexuality of *Corbicula fluminea* in lentic and lotic waters in Hong Kong. Journal of Molluscan Studies 49: 81–83.
- Morton B. 1986. *Corbicula* in Asia – an updated synthesis. American Malacological Bulletin, Special Edition 2: 113–124.
- Morton B. 1987. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (*Bivalvia: Corbiculidae*) from Hong Kong. Malacological Review 20: 105–127.
- Morton B. 1996. The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review In: W: D’itri F. (ed.) Zebra mussels and other aquatic nuisance species. Ann Arbor Press: 1–54.
- Mouthon J. 1981. Sur la présence en France et en Portugal de *Corbicula* (*Bivalvia, Corbiculidae*) originaire d’Asia. Basteria 45: 109–116.
- Mouthon J., Parghentanian T. 2004. Comparison of the life cycle and population dynamics of two *Corbicula* species, *C. fluminea* and *C. fluminalis* (*Bivalvia: Corbiculidae*) in

- two French canals. *Archiv für Hydrobiologie* 161 (2): 267–287.
- Mueller S. 2006. Invasion of *Corbicula fluminea*, the Asiatic Clam, into the Norfolk Broads. <http://www.zoo.cam.ac.uk/zoostaff/aldridge/corbicula.html>
- NAS 2007. Nonindigenous Aquatic Species 2007. <http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.asp?speciesID=95>
- Nguyen L.T.H., De Pauw N. 2002. The invasive *Corbicula* species (*Bivalvia*, *Corbiculidae*) and the sediment quality in Flanders, Belgium. *Belgian Journal of Zoology* 132 (1): 41–48.
- Nowak E. 1971. The range expansion of animals and its causes (as demonstrated by 28 presently spreading species from Europe). *Zeszyty Naukowe PAN* 3: 1–255.
- Orlova M.I., Szczebrina G.H. 2002. O rasprostranienii *Dreissena bugensis* (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) v vierchnievolskikh vodochraniliščach. *Zoologičeskij Žurnal* 81 (5): 515–520.
- Orlova M.I., Panov V.E. 2004. Establishment of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas), in the Neva Estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea): distribution, population structure and possible impact on local unionid bivalves. *Hydrobiologia* 514 (1-3): 207–217.
- Orlova M.I., Nalepa T.F. 2007. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). <http://www.zin.ru/projects/invasions/gaas/drepol.htm>
- Pallas P.S. 1771. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Theil. Kayserliche Academie der Wissenschaften, St. Petersburg: 1–504.
- Park J., Kim W. 2003. Two *Corbicula* (*Corbiculidae*: *Bivalvia*) mitochondrial lineages are widely distributed in Asian freshwater environment. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29 (30): 529–539.
- Paunović M., Csányi B., Knežević S., Simić V., Nenadić D., Jakovčev-Todorović D., Stojanović B., Cakić P. 2007. Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia. *Aquatic Invasions* 2 (2): 99–106.
- Pfenninger M., Reinhart F., Streit B. 2002. Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (*Veneroida*, *Bivalvia*). *Journal of Evolutionary Biology* 15 (5): 818–829.
- Pollux B., Minchin D., Van der Velde G., Van Alten T., Moon-Van der Staay S.Y., Hackstein J. 2003. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in Ireland, AFLP-fingerprinting and boat traffic both indicate an origin from Britain. *Freshwater Biology* 48 (6): 1127–1139.
- Popa O.P., Popa L.O. 2006. The most westward European occurrence pint for *Dreissena bugensis* (Andrusov 1897). *Malacologica Bohemoslovaca* 5: 3–5.
- Prashad B. 1929. Revision of the Asiatic species of the genus *Corbicula*. III. The species of the genus *Corbicula* from China, South-eastern Russia, Tibet, Formosa and the Phillipine Islands. *Memoris of the Indian Museum* 9: 49–68.
- Qiu A., Shi A., Komaru A. 2001. Yellow and brown shell color morphs of *Corbicula fluminea* (*Bivalvia*: *Corbiculidae*) from Sichuan Province, China, are triploids and tetraploids. *Journal of Shellfish Research* 20 (1): 323–328.
- Raabe Z. 1966. The parasitic ciliates of *Dreissena polymorpha* and other *Bivalvia* in the Ohrid Lake. *Acta Protozoologica* 4: 1–14.
- Rajagopal S., van der Velde G., Bij de Vaate A. 2000. Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the river Rhine. *Archiv für Hydrobiologie* 149 (3): 403–420.
- Renard E., Bachmann V., Cariou M.L., Moreteau J.C. 2000. Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (*Bivalvia*, *Corbiculidae*) suggest the presence of three taxa in French rivers. *Molecular Ecology* 9 (12): 2009–2016.
- Reumer J.W.F. 1993. Korfmoossels (*Corbicula*) in Zuid-Holland. Deel 2: de eerste strandvondst en meer duidelijkheid pver de naamgeving. *Straatgras* 5 (4): 118–120.
- Ricciardi A., Whoriskey F.G. 2004. Exotic species replacement: shifting dominance of dreissenid mussels in the Soulanges Canal, upper St. Lawrence River, Canada. *Journal North American Benthological Society* 23 (3): 507–514.
- Ricciardi A., Serrouya R., Whoriskey F.G. 1995. Aerial exposure tolerance off zebra and quagga mussels (*Bivalvia*, *Dreissenidae*): implications for overland dispersal. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52 (3): 470–477.
- Rosenberg G., Ludyanskiy M.L. 1994. A nomenclatural review of *Dreissena* (*Bivalvia*: *Dreissenidae*), with identification of the quagga mussel as *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51 (7): 1474–1484.
- Schröter J. 1779. Die Geschichte der Flußconchylien mit vorzüglicher Rücksicht der diejenigen, welche in den thüringischen Wassern leben. Halle 1: 197–198.
- Sebestyén O. 1938. Colonization of two new fauna-elements of Pontus origin (*Dreissensia polymorpha* Pall. and *Corophium curvispinum* G.O. Sars forma *devium* Wundsch) in Lake Balaton. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 8 (3): 169 – 182.
- Shadin W.I. 1935. Über die ökologische und geographische Verbreitung der Süßwassermollusken in der UdSSR. *Zoogeographica* 2: 495–554.
- Sinclair R. M. 1971. Annotated bibliography on the exotic bivalve *Corbicula* in North America, 1900–1971. *Sterkiana* 43: 11–18.
- Siripattawan S., Park J.-K., Ó Foighil D. 2000. Two lineages of introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America. *Journal of Molluscan Studies* 66 (3): 423–429.
- Skompski S. 1991. Fauna czwartorzędowa Polski. Bezkręgowce. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa: 1–239.
- Skompski S. 2002. Fauna osadów interglacialnych z Koczarok

- koło Mrągowo. Przegląd Geologiczny 50 (7): 615–619.
- Skuza L., Łabęcka A.M., Domagała J. 2009. Cytogenetic and morphological characterization of *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 1774) (*Bivalvia: Veneroida: Corbiculidae*): taxonomic status assessment of freshwater clam. *Folia biologica*. (Kraków), 57: 177–185.
- Smith D.G. 1999. Differences in siphonal anatomy between *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* (*Mollusca: Dreissenidae*) in Lake Ontario. *American Midland Naturalist* 141: 402–405.
- Son M.O. 2007. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasion within the Ponto-Caspian Region. *Aquatic Invasions* 2 (3): 174–184.
- Spidle A.P., Marsden J.E., May B. 1994. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dniepr River, Ukraine, on the basis of allozyme variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51 (7): 1485–1489.
- Stańczykowska A. 1997. Review of studies on *Dreissena polymorpha* (Pall.). *Polish Archives of Hydrobiology* 44 (4): 401–415.
- Stańczykowska A., Kołodziejczyk A. 2011. *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) W: Z. Głowaciński, H. Okarma, J. Pawłowski, W. Solarz (red.); Gatunki obce w faunie Polski. I. Przegląd i ocena stanu. Wyd. Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie: 151–156.
- Stańczykowska A., Lewandowski K. 2011. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) W: Z. Głowaciński, H. Okarma, J. Pawłowski, W. Solarz (red.); Gatunki obce w faunie Polski. I. Przegląd i ocena stanu. Wyd. Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie: 133–140.
- Stańczykowska A., Kołodziejczyk A., Lewandowski K. 2011. Nowe gatunki w malakofaunie słodkowodnej Polski. W: Z. Głowaciński (red.); Gatunki obce i w faunie Polski. Zagadnienia problemowe i syntezy. Wyd. Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie: 540–550.
- Starobogatov Y.I. 1994. Taxonomy and paleontology. Starobogatov Y.I. (ed.) Freshwater zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia, Dreissenidae*): Systematics, ecology, practical meaning, species of the fauna of Russia and adjacent countries. Nauka Press, Moscow.
- Stępień C.A., Hubers A.N., Skidmore J.L. 1999. Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive dreissenoid and corbiculoid bivalves in North America: phylogenetic signal from mitochondria 16S rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13 (1): 31–49.
- Stępień C.A., Taylor C.D., Dabrowska K.A. 2002. Genetic variability and phylogeographical patterns of a non-indigenous species invasion: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations. *Journal of Evolutionary Biology* 15 (2): 314–328.
- Stępień C.A., Brown J.E., Neilson M.E., Tumeo M.A. 2005. Genetic diversity of invasive species in the Great Lakes versus their Eurasian source populations: insights for risk analysis. *Risk Analysis* 25 (4): 1043–1059.
- Swinnen F., Leynen M., Sablon R., Duvivier L., Vanmaele R. 1998. The Asiatic clam *Corbicula* (*Bivalvia: Corbiculidae*) in Belgium. *Biologie* 68: 47–53.
- Šefrová H., Laštůvka Z. 2005. Catalogue of alien animal species in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. Sborník Mendelovy Zemědělské a Lesnické Univerzity v Brně* 53 (4): 151–170.
- Therriault T.W., Docker M.F., Orlova M.I., Heath D.D., MacIsaac H.J. 2004. Molecular resolution of the family *Dreissenidae* (*Mollusca: Bivalvia*) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30 (3): 479–489.
- Thienemann A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. (In: Thienemann A. (ed.) *Die Bienen-gewässer*, 18) Schweizerbart'sche Verlagsbuch handlung, Stuttgart: 1–809.
- Tittizer T., Leuchs H., Banning M. 1994. Das Makrozoobenthos der Donau im Abschnitt Kehlheim-Jochenstein (Donau-km 2414–2202). *Limnologie aktuell* 2: 173–188.
- Tittizer T., Taxacher M. 1997. Erstnachweis von *Corbicula fluminea/fluminalis* (Müller 1774) (*Corbiculidae, Mollusca*) in der Donau. *Lauterbornia* 31: 103–107.
- Tsoi S.C.M., Lee S.C., Wu W.L., Morton B.S. 1991. Genetic variation in *Corbicula fluminea* (*Bivalvia: Corbiculidae*) from Hong Kong. *Malacological Review* 24: 25–34.
- Uvirova I., Uvira V., Tošenovský E. 2005. Dynamics of the *Dreissena polymorpha* population during the invasion in the Poděbrady sandpit near Olomouc (Moravia, Czech republic). Fourth Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS4), Krakow: 151–151.
- Vanderploeg H.A., Nalepa T.F., Jude D.J., Mills E.L., Holeck K.T., Liebig J.R., Grigorovich I.A., Ojaveer H. 2002. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 (7): 1209–1228.
- Van der Velde G., Platvoet D. 2007. Quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in the Main River (Germany). *Aquatic Invasions* 2 (3): 261–264.
- Watkins J.M., Dermott R., Lozano S.J., Mills E.L., Rudstam L.G., Scharold J.V. 2007. Evidence for remote effects of dreissenid mussels on the amphipod *Diporeia*: analysis of lake Ontario benthic surveys, 1972–2003. *Journal of Great Lakes Research* 33 (3): 642–657.
- Wawrzyniak-Wydrowska B. 2007. Preliminary studies on the occurrence of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) (*Bivalvia: Corbiculidae*) in River Odra (Poland). *World Congress of Malacology, Antwerp, Belgium*: 238–239.
- Werner S., Rothhaupt K.-O. 2007. Effects of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* on settling juveniles and other benthic taxa. *Journal of North American Benthological Society* 26 (4): 673–680.
- Wesenberg-Lund C. 1939. *Biologie der Süßwassertiere*. Springer Verlag, Wien: 1–817.

- Wilson K.A., Howell E.T., Jackson D.A. 2006. Replacement of zebra mussels by quagga mussels in the Canadian nearshore of Lake Ontario: the importance of substrata, round goby abundance, and upwelling frequency. *Journal of Great Lakes Research* 32 (1): 11–28.
- Woodruff D.S., Kijviriya V., Upatham E.S. 1993. Genetic relationships among Asian *Corbicula*: Thai Clams are referable to topotypic Chinese *Corbicula fluminea*. *American Malacological Bulletin* 10: 51–53.
- Zhulidov A.V., Nalepa T.F., Kozhara A.V., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu. 2006. Recent trends in relative abundance of two dreissenid species, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in the Lower Don River system, Russia. *Archiv für Hydrobiologie* 165 (2): 209–220.
- Žadin V.I. 1946. Stranstvujušćaja rakuška drejsena. *Priroda* 5: 29–37.
- Žadin V.I. 1952. Molljuski presnyh i solonowatych vod SSSR, Opredeliteli po faunie SSSR, 46. Izdatelstvo AN SSSR, Moskva-Leningrad: 1–376.

Summary

Of many invasive invertebrate species, two pairs of mussel species: *Corbicula fluminea*/*C. fluminalis* (fig. 1), and *Dreissena polymorpha*/*D. bugensis* (fig. 2) are particularly worthy of notice. The patterns of invasion in both pairs show an amazing, though perhaps only seeming, similarity. The routes and ways of invasion, as well as the origin of *C. fluminea* and *D. polymorpha* are relatively well known but in the case of the other pair many questions remain unanswered. *C. fluminalis* and *D. bugensis* began to disperse from their original areas of occurrence much later than their better known relatives. On the other hand, in the last colonized areas both species of *Corbicula* (in Europe) and *Dreissena* (in North America) appeared almost simultaneously, occupying practically the same localities. *C. fluminalis* and *D. bugensis* spread by leaps; in their dispersal these species skipped areas located “on the way”, on the probable route of their migration, which were occupied much earlier by their relatives. Asiatic *C. fluminalis* did not follow *C. fluminea* in colonizing America, and *D. bugensis* did not repeat the dispersal pattern of *D. polymorpha*, i.e. it did not appear in Western Europe before colonizing the waters of North America.

It is sometimes questioned whether *C. fluminalis* and *C. fluminea* are in fact distinct species; what more, even the original range of *C. fluminalis* is uncertain. In the case of *D. bugensis* the mechanisms and course of migration are unclear and this problem is the more important that the mussel may also appear in our waters.



Racicznica *Dreissena polymorpha*, fot. Kamil Najberek