

## Rozdział IV

### PIASKOŁAZ *MYA ARENARIA* – HISTORIA EKSPANSJI W OCEANIE ŚWIATOWYM

#### *The soft shell clam Mya arenaria – history of the expansion in the World Ocean*

Rafał Lasota  
Maciej Wołowicz

Pracownia Ekologii Estuariów, Zakład Funkcjonowania Ekosystemów Morskich, Instytut Oceanografii, Uniwersytet Gdański, al. J. Piłsudskiego 46, 81-378 Gdynia;  
e-mail: rlasota@ocean.ug.edu.pl;  
ocemw@univ.gda.pl

#### Rozdziały:

1. Wprowadzenie
2. Charakterystyka gatunku *Mya arenaria*
3. Teorie dotyczące migracji *Mya arenaria* w wodach Oceanu Światowego
4. Rola *Mya arenaria* w rodzimych i skolonizowanych biotopach
5. Cechy genetyczne ułatwiające ekspansję gatunku
6. Podsumowanie

#### Literatura

#### Streszczenie / Summary

#### Wprowadzenie

Obecna faza rozwoju Bałtyku została nazwana Morzem *Mya* za przyczyną Munthe'a, który w roku 1894 napisał: „*Mya arenaria* jest łatwo identyfikowalnym i charakterystycznym gatunkiem w obecnym Morzu Bałtyckim, uzasadnione więc wydaje się nazwanie współczesnego okresu rozwoju Bałtyku *Mya-time* lub *Mya arenaria-time* w odróżnieniu od *Littorina-time*...” (Munthe 1894 za Petersen i in. 2005). Dopiero kilkadziesiąt lat później okazało się, że *Mya arenaria* (piaskoław) jest prawdopodobnie pierwszym gatunkiem inwazyjnym w Europie, introdukowanym przez człowieka kilkaset lat temu z atlantyckich wybrzeży Ameryki Północnej.

Na tle innych gatunków inwazyjnych, piaskoław wyróżnia się niezwykłym zasięgiem trwającej setki lat ekspansji spowodowanej wieloma czynnikami. Współczesny zasięg występowania *M. arenaria* jest następstwem zarówno wielokrotnej introdukcji związanej z działalnością człowieka, jak i naturalnych procesów kolonizacji nowych akwenów. Z tego względu piaskoław może stanowić modelowy organizm, dla badań inwazji bezkręgowców morskich, dostarczając wielu cennych informacji dotyczących przyczyn, przebiegu i konsekwencji inwazji biologicznych.

Celem niniejszego opracowania jest przybliżenie czytelnikowi historii i hipotez dotyczących inwazji piaskoława w akwenach morskich oraz ich weryfikacja w oparciu o najnowsze wyniki analiz genetycznych umożliwiających prześledzenie dróg migracji. Opisano najistotniejsze cechy biologiczne i ekologiczne gatunku, leżące u podstaw zakończonej sukcesem ekspansji, ze szczególnym uwzględnieniem

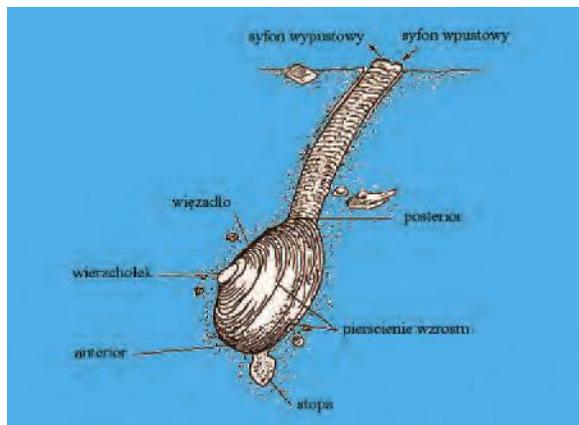
zagadnień dotyczących adaptacji do zróżnicowanych warunków środowiska.

#### Charakterystyka gatunku *Mya arenaria*

##### Cechy biologiczne i ekologiczne

*Mya arenaria* (małgiew piaskoław, piaskoław wielki) jest dość dużym małżem osiadającym przeciętnie długość 6-10 cm (Brousseau 1979), maksymalnie 15 cm (Kühl 1951 za Strasser 1999). W Bałtyku dorasta do 7 cm (Żmudziński 1974). Jest typowym mieszkańcem dna piaszczystego, piaszczysto-mulistego i mulistego strefy pływowej i eulitoralnej. Piaskoław żyje zagrzebany w osadzie, wystawiając do powierzchni długie, silnie umięśnione syfony (ryc. 1). W zależności od położenia geograficznego rozradza się raz lub dwukrotnie w ciągu roku. Liczba produkowanych jaj zawiera się w przedziale od 120 tys. do 5 mln. Stadium pelagicznej larwy typu *trochofora* trwa od 24 do 36 godzin, po czym przekształca się w larwę typu *veliger*, pozostającą w toni wodnej w zależności od temperatury od dwóch do sześciu tygodni.

Piaskoław jest gatunkiem euryhalinowym, żyjącym w zakresie zasolenia 4-35PSU i doskonale znoszącym fluktuacje rzędu 15PSU. *Mya arenaria* bardzo dobrze toleruje okresowe deficyty tlenu, a nawet obecność siarkowodoru. W warunkach naturalnych znosi długotrwały spadek temperatury do -2°C. Granice zasięgu południowego wyznacza prawdopodobnie temperatura 28°C. Zasięg północny określa krytyczna temperatura rozrodu wynosząca 10-12°C oraz 12-15°C dla prawidłowego rozwoju larw. *Mya arenaria* należy do aktywnych filtratorów, ale odżywia się także cząstkami materii organicznej z powierzchni osadu. Charakteryzuje się



Rycina 1. Pokrój morfologiczny *Mya arenaria* (źródło: DFO 2003 za Sullivan 2007).

Figure 1. Morphology of *Mya arenaria* (source: DFO 2003 after Sullivan 2007).

brakiem wybiórczości i szeroką preferencją pokarmową, ponadto jest w stanie absorbować z wody rozpuszczoną materię organiczną (referencje w Strasser 1999).

Bardzo charakterystyczną cechą piaszkołaza jest duża dynamika populacji, przejawiająca się zmianami liczebności i struktury wiekowej, przebiegającymi często w nagły sposób (m. in. Goshima 1982; Commito 1982; Maximovich i Guerassimova 2003). Zarówno w rodzimych, jak i skolonizowanych akwenach obserwowano populacje składające się przez kilka lat tylko z osobników dorosłych. Fakt ten tłumaczy się głównie fluktuacjami w sukcesie rozrodczym (Beukema 1982), oraz wpływem drapieżników i warunków środowiskowych na efektywność rekrutacji (Commito 1982). Najbardziej prawdopodobnym wyjaśnieniem wydają się jednak wzajemne interakcje pomiędzy larwami i osobnikami dorosłymi (Andre i Rosenberg 1991). Z obserwacji *in situ* oraz badań eksperymentalnych wynika, że w populacjach, które osiągnęły duże zagęszczenie i liczebność osobników dorosłych, poziom rekrutacji jest bardzo niski. Związane jest to z intensywnym wyżeraniem larw planktonowych przez osobniki dorosłe lub z wydzielaniem specyficznych substancji chemicznych kontrolujących osadzanie się młodych osobników (Günter 1992). W tych warunkach sukcesja nowej generacji jest możliwa dopiero w następstwie spadku liczebności osobników dorosłych (Maximovich i Guerassimova 2003).

### Zasięg występowania

Piaszkołaz charakteryzuje się bardzo szerokim zasięgiem występowania, rozciągającym się na całą strefę borealną wschodnich i zachodnich wybrzeży Atlantyku i Pacyfiku. W rodzimych miejscach występowania, u wschodnich wybrzeży Ameryki Północnej, występuje od Półwyspu Labrador do Północnej Karoliny. U wybrzeży Pacyficznych jest notowany od Alaski do Zatoki Monterey (referencje w Strasser 1999).

Obecny zasięg występowania piaszkołaza wzdłuż wybrzeża Europy rozciąga się od Morza Białego przez Wyspy Brytyjskie, Morze Północne do Zatoki Biskajskiej. Ustalenie aktualnego południowego zasięgu występowania we wschodnim Atlantyku jest trudne. W latach 90 *M. arenaria* notowano w dwóch słonych zalewach w okolicy Aveiro (Portugalia) (Vieira i Amat 1996), w roku 2002 i 2004 w estuarium Garonny (Hummel - informacja ustna). W ostatnich latach gatunku nie odnotowano jednak w miejscach poprzednich obserwacji (obserwacje własne, Sola 2005 - informacja ustna). Piaszkołaz występuje również powszechnie w Morzu Czarnym i Azowskim oraz francuskich lagunach śródziemnomorskich -de Berre i de Vaïne (Porcheddu i in. 1998). Ostatnie obserwacje wskazują jednak na prawdopodobne wyginięcie *M. arenaria* w Lagunie de Berre (Stora 2007 - informacja ustna).

Liczni autorzy prac przeglądowych dotyczących aktualnego rozmieszczenia *Mya arenaria* donoszą o jej występowaniu u wybrzeży wysp Faroe. Doniesienia te nie są jednak potwierdzone żadnymi badaniami dotyczącymi struktury makrobentosu tego rejonu (Petersen 1968; Sneli i in. 2005), wydaje się więc, że gatunek ten nie występował i nie występuje w tym rejonie (Schioette 2007 - informacja ustna).

*Mya arenaria* występuje również w Pacyfiku za-

chodnim od Półwyspu Kamczatka po południową Japonię i Chiny (Bernard 1979). Jednak status gatunku w tym rejonie jest dość trudny do określenia ze względu na możliwą błędną identyfikację endemicznego gatunku *Mya japonica*, Jay 1856, jako *M. arenaria* (Strasser 1999). Sam status taksonomiczny *M. japonica* pozostaje kwestią sporną i wymaga rewizji opartej na wynikach analiz molekularnych. Przez część badaczy uważana jest za osobny gatunek (McNeil 1965), przez innych jako synonim *M. arenaria* (Ponurovskii i Kolotukhina 2000).

### Teorie dotyczące migracji *Mya arenaria* w wodach Oceanu Światowego

#### Pochodzenie gatunku

Gatunek *Mya arenaria* pojawił się w Miocenie u wybrzeży Pacyfiku, niestety brak jest jednoznacznych dowodów na to czy były to wybrzeża Azji czy Ameryki Płn. W późnym Miocenie gatunek rozszerzył zasięg występowania do zachodnich wybrzeży Atlantyku. W okresie Pliocenu jego obecność potwierdzono zarówno w Ameryce Północnej, jak i w Europie (był więc wtedy gatunkiem rodzimym), po czym z początkiem Plejstocenu i nadejściem epoki lodowcowej wyginął w wodach europejskich i w Pacyfiku, ograniczając zasięg występowania jedynie do atlantyckich wybrzeży Ameryki Północnej (referencje w Strasser 1999). Ze względu na czas trwania stadium pelagicznego (około trzech tygodni) wydaje się nieprawdopodobne, aby larwy mogły zostać przetransportowane prądami morskimi przez Atlantyk i skolonizować wybrzeża europejskie. Prawie do końca XX wieku uważano, że powtórne pojawienie się piaszkołaza w Europie nastąpiło za pośrednictwem człowieka w wyniku odkryć geograficznych i podróży Kolumba w XV wieku (Hesland 1946). Dopiero niedawne datowania muszli *M. arenaria* znalezionych w holocenijskich osadach z rejonu Kattegatu (Petersen i in. 1992), Zatoki Greifswalder Bodden (Bałtyk Południowy) (Behrends i in. 2005) i Holandii (Beets i in. 2003) pozwoliły określić ich wiek na około 700-750 lat. Były to czasy odkryć i wypraw Wikingów, również do Ameryki Północnej, co dało tym samym podstawy do sformułowania hipotezy o ich pośrednictwie w reintrodukcji *M. arenaria* do wód europejskich.

#### Potencjalna rola Wikingów w introdukcji piaszkołaza do wód europejskich

W świetle historii podróży i odkryć Wikingów (ryc.2), hipoteza o introdukcji piaszkołaza do Europy za ich pośrednictwem wydaje się bardzo prawdopodobna, chociaż nie pozbawiona luk i wątpliwości. Po osiedleniu się na Islandii, Wikingowie dotarli około roku 982 na Grenlandię gdzie założyli stałe osady i rozpoczęli eksplorację terenów położonych na zachodzie (Mowat 1972). W latach 60 XX wieku archeolodzy niezbitnie potwierdzili odkrycie Ameryki Północnej przez Wikingów na kilkaset lat przed Kolumbem, znajdując ich osadę na Nowej Fundlandii (Ingstad i Ingstad 2001). Według różnych źródeł, w latach 1000-1250 Wikingowie odbyli kilka podróży z Europy do Ameryki Północnej, zawijając po drodze do osad założonych na Grenlandii i Islandii. Jak wynika z badań archeologicznych, piaszkołaz był w czasach historycznych jednym z trzech najczęściej spożywanych małży



Rycina 2. Główne szlaki podróży Wikingów (kolorem zielonym oznaczono miejsca stałych osad).

Figure 2. Main routes of Vikings travelling (areas of settlements are marked in green).

przez rdzennych mieszkańców Ameryki Północnej. Jest więc możliwe, że Wikingowie wykorzystywali ten gatunek jako zapasy pożywienia lub przynętę wędkarską przechowując żywe osobniki podczas długich podróży powrotnych do Islandii i Europy. Ponieważ trasa podróży z Ameryki wiodła z reguły przez Islandię, można by oczekiwać introdukcji *M. arenaria* w pierwszej kolejności właśnie do wód Islandii, szczególnie, że były to czasy ustalenia się „małego optimum klimatycznego”, a warunki środowiskowe były zbliżone do obecnych. Oczywiście po nadejściu „małej epoki lodowcowej” piaszkołaz mógł wyginąć i pojawić się powtórnie wraz z nastaniem odpowiednich warunków środowiskowych. Niestety żadne znane źródła archeologiczne ani paleontologiczne nie wskazują na obecność piaszkołaza w wodach Islandii ani w pozostałościach pożywienia na terenie osad Wikingów.

Z danych historycznych wynika, że Wikingowie prowadzili bardzo ożywione kontakty handlowe z rdzenną ludnością zamieszkującą wybrzeże Morza Białego i odbywali do nich częste podróże w latach 1000-1250 (Hofstra i Samplonius 1995). Ponieważ kontakty te miały również charakter towarzyski, możliwe wydaje się przywiezienie żywych osobników piaszkołaza jako np. prezentu w postaci egzotycznego przysmaku z odległego kontynentu. Niewykluczona wydaje się więc hipoteza o równoległych niezależnych introdukcjach piaszkołaza w różnych rejonach Europy.

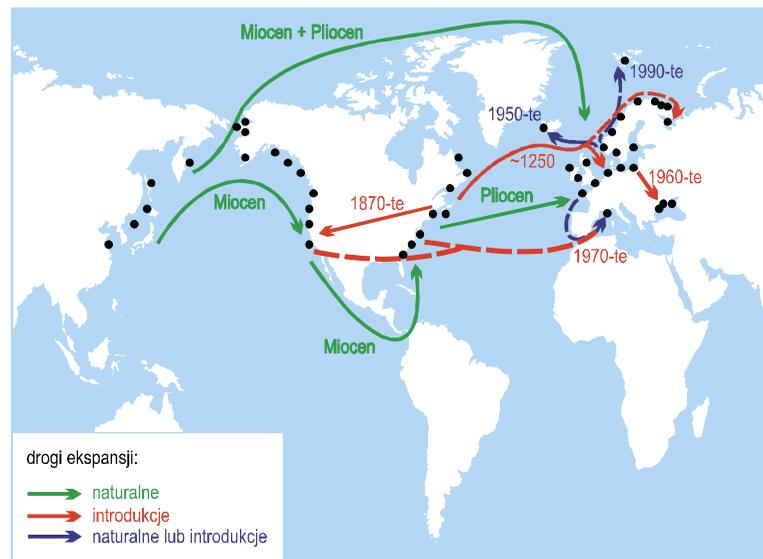
Wikingowie również często odbywali podróże handlowe do basenu Morza Śródziemnego i Czarnego. Hipotetycznie mogliby więc być „odpowiedzialni” za introdukcję piaszkołaza również w tych akwenach. Jeżeli jednak dochodziło do prób przetransportowania żywych osobników piaszkołaza, były one raczej skazane na niepowodzenie, głównie ze względu na wyso-

kie temperatury, letalne dla transportowanych organizmów.

Być może wyniki przyszłych badań archeologicznych na terenie osad lub wraków drakkarów udokumentują obecność piaszkołaza w diecie Wikingów i pozwolą jednoznacznie zweryfikować hipotezy dotyczące ich roli w introdukcji tego gatunku do wód europejskich.

### Drogi i kierunki rozprzestrzeniania się *Mya arenaria*

W następstwie wspomnianej, pierwotnej introdukcji przez Wikingów, która najprawdopodobniej miała miejsce w rejonach Jutlandii, piaszkołaz bardzo szybko, na drodze naturalnej ekspansji rozszerzył zasięg występowania na Morze Północne, Bałtyckie i atlantyckie wybrzeża Europy (ryc.3). Kolejnym krokiem w ekspansji piaszkołaza była stosunkowo niedawna kolonizacja wybrzeży Islandii. Pierwsze informacje o występowaniu tego gatunku na Islandii pochodzą z roku 1958 (Óskaron 1958, 1961; Ólafsson i Þórarinsdóttir 2004). Pomimo tego, że Strasser (1999) poddawał w wątpliwość te informacje, obserwacje z 2004 i 2005 roku pozwalają jednoznacznie stwierdzić, że w wodach Islandii występują trwałe populacje *M. arenaria* (Ólafsson i Þórarinsdóttir 2004; Wołowicz i Sokołowski, obserwacje własne). Nie wiadomo czy pojawienie się piaszkołaza w wodach Islandii jest efektem kolejnej niezamierzonej introdukcji przez człowieka, czy też naturalnego poszerzenia się zasięgu występowania gatunku. Ostatnie doniesienia wskazują również na pojawienie się *M.*



Rycina 3. Hipotetyczne drogi migracji oraz współczesne rozmieszczenie *M. arenaria* (czarne punkty) w Oceanie Światowym (linią przerywaną zaznaczono najbardziej hipotetyczne drogi ekspansji) (za Strasser 1999, zmienione i zaktualizowane w oparciu o dane literaturowe i wyniki badań własnych).

Figure 3. Hypothetical migration routes and present distribution (black dots) of *M. arenaria* (after Strasser 1999, changed and updated on the basis of literature and own data).

*arenaria* w wodach Svalbardu (Holte i in. 1996; Pempkowiak i in. 1999; Lyubina i Frolova, 2006). Naturalna ekspansja wydaje się prawdopodobna w świetle doniesień Berge'a i in. (2005) o pojawieniu się populacji omułka *Mytilus edulis* w wodach tego archipelagu. Jak przypuszczają autorzy, w wyjątkowo sprzyjających okolicznościach larwy omułka mogły zostać przetransportowane (na Spitsbergen) z północnej Norwegii wraz z wodami ciepłego prądu zachodnio-spitsbergeńskiego. Ekspansja piaszkołaza w kierunku północnym może więc odbywać się w sposób naturalny i odzwierciedlać zmiany w środowisku morskim będące np. następstwem zmian klimatycznych (m. in. globalnego ocieplenia czy zmian w układzie prądów morskich).

Równoległe do ekspansji w kierunku północnym, *M. arenaria* rozszerzała zasięg występowania w Europie Południowej (ryc.2). Około roku 1966 gatunek po raz pierwszy odnotowano w Morzu Czarnym w rejonie Odessy (Beshevi i Kouagin 1967). W przeciągu kilku lat piaszkołaz stał się dominującym gatunkiem w wielu rejonach M. Czarnego (wybrzeże Rumunii) i Azowskiego (Gomoiu 1981) Jako wektor introdukcji piaszkołaza podaje się przeniesienie larw z Bałtyku z wodami balastowymi statków (nie można też wykluczyć introdukcji w celach hodowlanych).

W roku 1976 pojawiły się pierwsze doniesienia o występowaniu piaszkołaza w Morzu Śródziemnym, w słonej Lagunie de Berre we Francji (Stora 1976). W roku 1984 pojedyncze okazy piaszkołaza znaleziono również w Zatoce Sarońskiej w Grecji (Zenetos i in. 2004). W latach 90 liczne populacje zaobserwowano zarówno w Lagunie de Berre jak i de Vaïne (Porcheddu i in. 1998, Zibrowius 2002). *Mya arenaria* była regularnie notowana w Lagunie de Berre do roku 2005 (Wołowicz, obserwacje własne), po czym z nieznanym przyczyn wyginęła niespodziewanie w roku 2006 (Stora 2007, informacja ustna). Ponieważ doniesienia o występowaniu piaszkołaza w Morzu Śródziemnym pochodzą z rejonów sąsiadujących z dużymi portami (Marsylia, Pireus), prawdopodobna wydaje się hipoteza o możliwości przeniesienia larw z wodami balastowymi statków zarówno z Morza Czarnego jak i z Atlantyku. Zenetos i in. (2004) sugerują również celową introdukcję w celach hodowlanych.

Swego rodzaju ciekawostką jest, że zgodnie z doniesieniami kapitana marynarki Philippa de Broca, dyrektora portu w Hawrze, z roku 1876, jedynym miejscem występowania piaszkołaza we Francji była Dunkierka (de Broca 1876). Oczywiście informacja ta może budzić wątpliwości zarówno ze względu na kwalifikacje kapitana jak i ówczesny stan wiedzy. W roku 1862 de Broca odbył podróż do Stanów Zjednoczonych w celu zapoznania się z możliwościami prowadzenia we Francji hodowli ostryg (*Crassostrea virginica*), małży *Mercenaria mercenaria* i piaszkołaza. Hodowla lub introdukcja *Mya arenaria* w wodach Francji miała w zamyśle rozwiązać problemy miejscowych rybaków w pozyskiwaniu taniej i skutecznej przynęty na ryby. Niestety nie wiadomo, czy plan ten został zrealizowany, podkreślić jednak należy, że de Broca powrócił do Francji z dorosłymi osobnikami piaszkołaza. Nie można więc wykluczyć, że niektóre populacje w wodach Francji pochodzą właśnie z tej niezależnej introdukcji, jak sugeruje również Miller (2000).

Na kontynencie amerykańskim również doszło do

skolonizowania nowych akwenów (ryc.3). Około roku 1874 *M. arenaria* rozszerzyła zasięg występowania do pacyficzných wybrzeży Ameryki Północnej, gdzie dostała się przy okazji introdukcji *Crassostrea virginica* do Zatoki San Francisco (Hanna 1966). W 1880 roku piaszkołaz był najczęściej sprzedawanym, konsumpcyjnym gatunkiem małża w tym rejonie, zastępując stopniowo rodzime gatunki, by w roku 1919 stać się jedynym lokalnym gatunkiem komercyjnym. Obecny zasięg występowania piaszkołaza w tym akwencie jest efektem naturalnej ekspansji oraz zakładania intensywnych hodowli (również nieoficjalnych), a roczne odłowy tego gatunku w celach konsumpcyjnych wynoszą setki ton (Stearns 1881 za Cohen 2005; Cohen 2005).

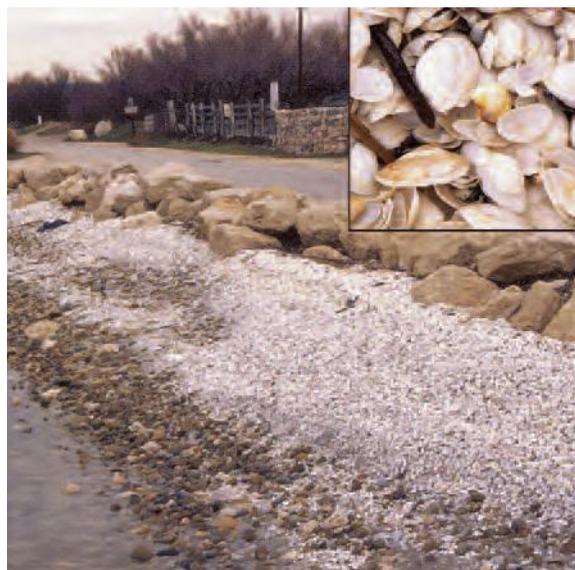
Nie wyjaśniony pozostaje status *Mya arenaria* w Pacyfiku zachodnim. Należy podkreślić, że pomimo przyjętej powszechnie opinii o wyginieciu piaszkołaza w tym akwencie podczas epoki lodowcowej, żadne źródła pisane nie podają czasu i miejsca powtórnego pojawienia się tego gatunku. Niewykluczone wydaje się więc, że *Mya arenaria* mogła przeżyć zlodowacenie w refugiach pacyficzných.

Przytoczone powyżej fakty i hipotezy składają się na skomplikowaną i trudną do zweryfikowania historię ekspansji piaszkołaza w wodach Oceanu Światowego. Prowadzone obecnie badania genetyczne europejskich oraz północnoamerykańskich, atlantyckich i pacyficzných populacji *M. arenaria*, oparte na analizie izoenzymów (Lasota 2009) i fragmentu genu COI mitochondrialnego DNA (Kucharska i in. dane niepublikowane) również nie przyniosły jednoznacznych odpowiedzi na pytania dotyczące filogeografii tego gatunku. Niemniej pozwoliły na ogólną weryfikację hipotetycznych dróg introdukcji i migracji gatunku. Wyniki analiz genetycznych potwierdzają pochodzenie populacji środkowoeuropejskich z atlantyckich wybrzeży Ameryki Północnej. Niższy poziom zmienności genetycznej populacji europejskich w porównaniu z populacją macierzystą, oszacowany na podstawie izoenzymów, wskazuje na utratę części polimorfizmu w wyniku efektu założyciela. Struktura genetyczna populacji środkowoeuropejskich potwierdza pierwotną introdukcję w rejonach M. Północnego, skąd piaszkołaz naturalnie rozprzestrzenił się na obszarze M. Północnego, M. Bałtyckiego, Wysp Brytyjskich oraz Atlantyku. Populacja z Islandii pochodzi najprawdopodobniej z kontynentalnej populacji europejskiej i została założona przez niewielką liczbę osobników o czym świadczy niższy poziom zmienności i utrata przez populację niektórych alleli. Uzyskane wyniki potwierdziły hipotezę o introdukcji piaszkołaza do M. Czarnego z M. Bałtyckiego. Brak znamion efektu założyciela świadczy o introdukcji z udziałem dużej liczby osobników pionierskich z wodami balastowymi statków. Niejednoznaczna interpretacja uzyskanych wyników dotyczy struktury genetycznej populacji pochodzących z M. Białego i M. Śródziemnego. Uzyskane wyniki nie potwierdziły pochodzenia populacji śródziemnomorskiej z M. Czarnego. Nie potwierdzają również jednoznacznie hipotezy Zenetosa i in. (2004) o introdukcji piaszkołaza ze wschodnich wybrzeży Atlantyku. W świetle uzyskanych wyników prawdopodobna wydaje się introdukcja *M. arenaria* do M. Śródziemnego zarówno z wybrzeży wschodnio-atlantyckich jak i pacyficzných lub atlantyckich wybrzeży Ame-

ryki Północnej. W przypadku populacji z Morza Białego zaobserwowano niższy poziom zmienności genetycznej, charakterystyczny dla populacji marginalnej, utratę alleli rzadkich występujących w populacjach europejskich oraz zbliżoną frekwencję dominujących alleli w loci enzymatycznych, co sugeruje, że populacja białomorska jest rozszerzeniem populacji zachodnioeuropejskich. Z drugiej strony populacja ta charakteryzowała się zbliżoną frekwencją haplotypów mtDNA i alleli w niektórych loci enzymatycznych w stosunku do populacji północnoamerykańskich. Podobnie jak w przypadku populacji śródziemnomorskiej, uzyskane wyniki nie pozwalają jednoznacznie określić pochodzenia populacji białomorskiej i skłaniają do zaproponowania alternatywnych hipotez. Jak wspomniano w rozdziale wstępnym, z danych historycznych wynika, że Wikingowie prowadzili bardzo ożywione kontakty handlowe z rdzenną ludnością zamieszkującą wybrzeże Morza Białego i odbywali do nich częste podróże w latach 1000-1250 (Hofstra i Samplonius 1995). Niewykluczona więc wydaje się hipoteza o powstaniu populacji białomorskiej na drodze niezależnej introdukcji z rejonów Ameryki Płn. Dodatkową informacją mogącą zweryfikować hipotetyczne drogi migracji gatunku są doniesienia Govberg (1968) dotyczące wieku *M. arenaria* w M. Białym. Na podstawie datowania osadów z Zatoki Oneskiej, w których znaleziono muszle piaszkołaza, czas pojawienia się tego gatunku w tym akwenie określono na 5-7 tys. lat. Być może analizy mikrosatelitarne DNA, charakteryzującego się wysoką zmiennością, pozwolą odtworzyć historię kolonizacji bardziej szczegółowo.

#### Rola *Mya arenaria* w rodzimych i skolonizowanych biotopach

Jako aktywny filtrator piaszkołaz pełni ważną rolę w transferze materii organicznej z kolumny wody do osadu, modyfikując jego skład granulometryczny, zmieniając skład chemiczny i zachodzące procesy mikrobiologiczne. Również behavior gatunku nie pozostaje bez znaczenia dla procesów biogeochemicznych zachodzących w osadzie. Przemieszczanie się i zakopywanie w osadzie wpływa na transport tlenu przyspieszając m.in. tempo nityfikacji i redukcji siarczanów w natlenionej warstwie osadu otaczającego organizm (Hansen i in. 1996). Zważywszy na zasięg występowania i zagęszczenie, piaszkołaz może odgrywać kluczową rolę w funkcjonowaniu płytkowodnych biocenoz morskich, wpływając na obieg materii i przepływ energii w ekosystemie. Piaszkołaz tworzy lokalne populacje o bardzo dużej liczebności i biomasy. W Zatoce Pomorskiej stanowi do 80% całkowitej biomasy makrozoobentosu, przy zagęszczeniu od kilkudziesięciu do kilku tysięcy osobników/m<sup>2</sup> (Kube 1996a), a w strefie wód otwartych Bałtyku Południowego osiąga liczebność 265 osobników/m<sup>2</sup> (Obolewski i Piesik 2005). W Morzu Białym tworzy zwarte ławice o zagęszczeniu ponad 1 tys. osobników/m<sup>2</sup> (Russanova 1963; Maximovich i Guerassimova 2003). Szczególnie duże zagęszczenie odnotowano w miejscach niedawnej kolonizacji. *Mya arenaria* stała się dominującym gatunkiem w strefie sublitoralnej wybrzeża rumuńskiego. W niektórych rejonach biomasa osiągnęła 1000 g/m<sup>2</sup> i stanowiła od 60 do 89% całkowitej biomasy mięczaków. Tony muszli piaszkołaza są wy-



Rycina 4. Muszlowisko *Mya arenaria* na plaży Laguny de Berre (fot. Helmut Zibrowius 2002, za zgodą autora).

Figure 4. Shells of *Mya arenaria* on the beach of the Berre Lagoon (photo: Helmut Zibrowius 2002, with permission).

rzucane na rumuńskie plaże, zmieniając ich skład chemiczny, granulometrię i odporność na erozję (Gomoiu 1983). Podobne zjawisko zaobserwowano w Lagunie de Berre (ryc. 4; Zibrowius 2002).

Piaszkołaz stanowi również istotny element bazy pokarmowej wielu organizmów morskich i ptaków. Wśród drapieżników odżywiających się młodocianymi osobnikami do najistotniejszych należą: krab *Carcinus maenas* (Jensen i Jensen, 1985), krewetka *Crangon crangon* (Möller i Rosenberg 1983), oraz ryby gładzica *Pleuronectes platessa* i flądra *Platichthys flesus* (De Vlas 1979). Większe osobniki znajdują się pod silną presją drapieżniczą ze strony ptaków: ostrygojada *Haematopus ostralegus* i kulika wielkiego *Numenius arquata* (Zwarts i Wanink 1984). W Bałtyku *M. arenaria* jest bardzo ważnym źródłem pokarmu dla zimujących kaczek, szczególnie lodówki *Clangula hyemalis* i markaczki *Melanitta nigra*. W czasie łagodnych zim, w samym rejonie Zatoki Pomorskiej, małym tym odżywia się ponad pół miliona kaczek lodówek i 100-200 tys. markaczek, co stanowi około 10-15% zachodnio-palearktycznej populacji tych ptaków (Kube 1996b). Larwy piaszkołaza, jako istotny element hemiplanktonu, mogą stanowić dodatkową bazę pokarmową dla młodych turbotów, jesiotrów i ryb z rodzaju *Gobius* (Petranu 1997).

Ze względu na długi okres czasu, jaki upłynął od introdukcji piaszkołaza w Europie północnej i zachodniej, trudno ocenić jego wpływ na rodzimą faunę tuż po inwazji. W większości akwenów europejskich gatunek stał się naturalnym składnikiem fauny dennej nie wykazując na nią negatywnego oddziaływania. Niemniej *M. arenaria* może konkurować z innymi gatunkami o podobnej niszy ekolo-

gicznej, zwłaszcza w zakresie wymagań/preferencji pokarmowych (zawieszona w toni wodnej lub zdeponowana na dnie materia organiczna) oraz okresu rozrodu (Strasser 1999) np. rogowcem *Macoma balthica*, sercówką *Cerastoderma edule* czy skrobikularią *Scrobicularia plana*. Okresowe wypieranie *M. balthica* przez piaszkołaza stwierdzono w Morzu Białym, ale było ono prawdopodobnie związane z czasową zmianą warunków środowiskowych (Maximovich i Guerassimova 2003). Jedyne udokumentowane przykłady silnej presji *M. arenaria* na populacje rodzimego gatunku zaobserwowano w Morzu Czarnym, gdzie liczebność małża *Corbula mediterranea* spadła w latach 1965-1991 z 21 tys. do 10 osobników/m<sup>2</sup> (Gomoiu 1981; Leppäkoski i Olenin 2000). Pewnego rodzaju ciekawostką jest fakt, że w Zatoce San Francisco, *M. arenaria* została sama wyparta przez inny gatunek inwazyjnego małża, pochodzącego z Azji *Potamocorbula amurensis* (Nichols i in. 1990).

Warto również podkreślić, że w macierzystych akwenach występowania, a także u pacyficznych wybrzeży Azji i Ameryki Północnej, piaszkołaz jest gatunkiem o dużym znaczeniu ekonomicznym i pełni ważną rolę w marikulturze. U wybrzeży Maine (USA) rocznie pozyskuje się od 600 do 1000 ton piaszkołaza, a wartość sprzedanych małży szacuje się na 5-10 milionów dolarów (Beal 2002).

#### Cechy genetyczne ułatwiające ekspansję gatunku

*Mya arenaria* posiada kilka istotnych cech umożliwiających ekspansję i kolonizację nowych akwenów. Wśród najistotniejszych można wymienić względnie duży rozmiar i długi okres życia, wysoką płodność, obecność w trakcie ontogenezy pelagicznego stadium larwalnego, duże tempo wzrostu oraz zdolność do bytowania w szerokim spektrum czynników środowiskowych.

Wśród cech umożliwiających gatunkowi ekspansję wymienia się często wysoki poziom zmienności genetycznej, będący preadaptacją do zróżnicowanych warunków środowiskowych. Przeprowadzone badania genetyczne kwalifikują jednak piaszkołaza do gatunków charakteryzujących się umiarkowanym/niskim stopniem polimorfizmu genetycznego. Podstawowe parametry zmienności genetycznej (heterozygotyczność, średnia liczba alleli na locus, procent loci polimorficznych) obliczone w oparciu o analizy izoenzymatyczne i mitochondrialnego DNA okazały się nawet kilkukrotnie niższe w porównaniu z gatunkami małży morskich powszechnie uważanymi za polimorficzne (np. *Macoma balthica*, *Mytilus* spp.) (Morgan i in. 1978; Lasota i in. 2004; Lasota 2009; Kucharska i in., dane niepublikowane).

Pomimo niskiego poziomu polimorfizmu genetycznego, *M. arenaria* należy do gatunków wybitnie eurybiotycznych, który osiągnął niespotykany sukces kolonizacyjny. Wysoka zmienność genetyczna nie musi więc być główną przyczyną sukcesu w kolonizacji nowych obszarów, ani też podstawą adaptacji do zróżnicowanych i zmiennych warunków środowiska. Potwierdzają to wyniki badań przeprowadzonych na innych bezkręgowcach morskich (np. Lavee i Ritte 1994; Röhrner i in. 1996; Laszczuk 1998). Organizmy mogą „radzić sobie” ze zmianami środowiska na dwa różne sposoby. Jedną ze strategii może być wspomniany wysoki poziom zmienności genetycznej,

umożliwiający adaptację do specyficznych, lokalnych warunków. Alternatywny scenariusz zakłada genetyczny monomorfizm związany z ewolucją genotypu nie wyspecjalizowanego (ang. „generalist genotype”), który umożliwiłaby bytowanie w szerokim spektrum warunków środowiskowych (Spitze i Sadler 1996). W celu lepszego zrozumienia tego zagadnienia należy szczegółowo zdefiniować pojęcie zmienności środowiska. Zmienność środowiskową możemy podzielić na dwa podstawowe rodzaje: przestrzenną i czasową. Dobór naturalny w przestrzennie heterogenicznym środowisku będzie faworyzował genotypy umożliwiające optymalną adaptację do specyficznych, lokalnych, ale stałych w czasie warunków. W tym przypadku przewagę w ekspansji na nowe akweny będą posiadały gatunki charakteryzujące się wysokim poziomem polimorfizmu genetycznego. Zróżnicowana presja selekcyjna będzie faworyzowała różne genotypy, prowadząc ostatecznie do powstania lokalnych subpopulacji o różnej konstytucji genetycznej, wynikającej z adaptacji do specyficznych warunków siedliskowych. Zjawisko takie obserwowano m.in. u małży *Macoma balthica* i *Mytilus* spp, tworzących silnie zróżnicowane, sympatryczne populacje w przestrzennie heterogenicznym środowisku (np. Hummel i in. 2000, 2001). Odmienna sytuacja zachodzi w środowisku charakteryzującym się dużą zmiennością warunków w czasie, szczególnie, gdy zmiany te zachodzą w czasie krótszym niż długość życia jednego pokolenia. Zmieniająca się presja selekcyjna prowadziła do szybkiej eliminacji z populacji genotypów słabo dostosowanych do aktualnych warunków. W takich warunkach przewagę posiadają gatunki z jednym lub kilkoma nie wyspecjalizowanymi genotypami, umożliwiającymi przeżycie w bardzo szerokim spektrum warunków środowiskowych. Do takich gatunków należy właśnie *Mya arenaria*, bytująca głównie w estuariach, najbardziej dynamicznych i zmiennych biotopach kuli ziemskiej.

Opisana strategia posiada jeszcze jedną korzystną cechę z punktu widzenia gatunku inwazyjnego i zakończonej sukcesem ekspansji w nowym akwenu. Kolonizacja nowych obszarów wiąże się często z występowaniem tzw. efektu założyciela. Pionierska populacja, założona przez małą liczbę osobników (np. nieświadomie introdukowanych przez człowieka), może posiadać tylko pewien procent zmienności genetycznej populacji macierzystej. W przypadku gatunków o wysokim polimorfizmie genetycznym, odzwierciedlającym występowanie wielu wyspecjalizowanych genotypów, adaptacja do nowych warunków wiąże się z istotnymi zmianami w puli genowej populacji pod wpływem silnej presji selekcyjnej. W nowym środowisku przeżywa tylko część osobników, posiadających najbardziej korzystny w danych warunkach genotyp, dając początek lokalnie zaadaptowanej subpopulacji. W takiej sytuacji kolonizacja nowego terytorium może zakończyć się niepowodzeniem, jeżeli zachodzi przy udziale małej liczby osobników pionierskich. Niski poziom zmienności genetycznej piaszkołaza związany z obecnością nie wyspecjalizowanych genotypów umożliwia piaszkołazowi kolonizację nowych akwenów nawet przy niewielkiej liczbie osobników.

Kolejną cechą charakteryzującą *M. arenaria* jako gatunek ekspansywny, jest duża plastyczność fenotypowa.

Cecha ta ściśle łączy się z omówioną powyżej strategią adaptacyjną. Pod pojęciem plastyczności fenotypowej rozumie się zdolność organizmu do reagowania na zmiany środowiska w ramach jednego genotypu, poprzez zmiany np. cech morfologicznych, stanu fizjologicznego czy behawioru (West-Eberhard 1989). To właśnie genotyp nie wyspecjalizowany determinuje dużą plastyczność fenotypową w odpowiedzi na zmieniające się warunki, umożliwiając tym samym aklimatyzację i przeżycie organizmu. Oczywiście nie wszystkie różnice wynikają z adaptatywnej funkcji plastyczności. Przeprowadzone badania porównawcze populacji piaszkołaza z różnych rejonów geograficznych dostarczyły bardzo interesujących przykładów istnienia plastyczności fenotypowej u tego gatunku. Whitlow i Dochtermann (2001) zaobserwowali zmiany w behawiorze i morfologii piaszkołaza po pojawieniu się w środowisku inwazyjnego, drapieżnego kraba *Carcinus maenas*. Fizyczne i chemiczne bodźce związane z obecnością kraba były przyczyną głębszego zakopywania się małży w osadzie, jako reakcji obronnej na obecność drapieżnika. Z innych przykładów plastyczności fenotypowej można wymienić zróżnicowane tempo wzrostu, częstotliwość i porę rozrodu, płodność, czyli cechy odzwierciedlające wpływ zróżnicowanych warunków troficznych i termicznych (Brousseau 1978; Kube 1996a; Maximowich i Guerassimowa 2003).

Omówiona w rozdziale dotyczącym charakterystyki gatunku, specyficzna dynamika populacji piaszkołaza związana z niestabilnością struktury wiekowej i liczebności, może również wynikać ze strategii genotypu nie wyspecjalizowanego. Po kolonizowaniu nowego akwenu, w sprzyjających warunkach środowiskowych, nowo założona populacja szybko osiąga dużą liczebność i składa się głównie z osobników dorosłych. Sytuacja taka może szczególnie łatwo zaistnieć w nowym środowisku, gdzie obfitość pokarmu i brak naturalnych wrogów umożliwia niekontrolowany wzrost liczebności populacji. Biorąc pod uwagę długość życia piaszkołaza (nawet do 27 lat), taka populacja złożona tylko z dorosłych osobników może być stabilna w sprzyjających warunkach przez kilka lat, wykazując jednocześnie niską śmiertelność. Diametralną zmianę może przynieść gwałtowna zmiana warunków środowiskowych, wykraczających poza zakres tolerancji organizmu wyznaczony ramami danego genotypu. Konsekwencją takiej sytuacji może być masowa śmiertelność prowadząca nawet do całkowitej eliminacji populacji. Istotny wpływ na zaistnienie aż tak drastycznej sytuacji może mieć sam piaszkołaz, niekorzystnie modyfikujący środowisko. Brak polimorfizmu genetycznego o charakterze adaptacyjnym, wyklucza obecność w populacji osobników o genotypie pozwalającym przeżyć w silnie zmienionych, aktualnych warunkach, które następnie dałyby początek nowej, lokalnie przystosowanej populacji. Po ustąpieniu niekorzystnych warunków środowiskowych, populacja może zostać odtworzona w wyniku migracji osobników z sąsiedniej populacji lub w wyniku rozrodu nielicznych, ocalałych osobników. Opisany przebieg wydarzeń demograficznych wiąże się z efektem wąskiego gardła (szybki butelki) i efektem założyciela, któremu często poddawana jest populacja, powodując ubożenie puli geno-

wej. Specyficzna dynamika populacji piaszkołaza nie jest więc tylko efektem strategii genotypu nie wyspecjalizowanego, ale może jednocześnie leżeć u podstaw podtrzymującego ją mechanizmu.

Opisane hipotezy zdają się potwierdzać obserwacje z różnych rejonów geograficznych. W Bałtyku odnotowano gwałtowne wymieranie populacji piaszkołaza związane z okresowym deficytem tlenu (Prena 1994). W Morzu Czarnym liczebność piaszkołaza spadła w ostatnich latach w związku z intensywnymi zakwitami fitoplanktonu i pogorszeniem warunków tlenowych (Tiganus 1992). Ostatnie doniesienia wskazują na nagłe wyginięcie *M. arenaria* w Lagunie de Berre, gdzie jeszcze w roku 2005 małż ten był jednym z dominujących gatunków, a od 2006 nie jest notowany w ogóle (Stora 2007, informacja ustna). Szczególnie interesującego przykładu wymierania populacji piaszkołaza dostarczają obserwacje Palacios a i in. (2000) z rejonu Gray Harbor w stanie Waszyngton, USA. Po introdukcji w latach 70 XIX w., nastąpił nagły i niekontrolowany wzrost populacji, która osiągnęła niespotykaną liczebność. Praktycznie całkowite wymarcie populacji miało charakter katastroficzny i zaszło z nieznanej przyczyny w przeciągu zaledwie dwóch lat. Obecnie w estuarium Gray Harbor żyje niewielka populacja piaszkołaza, a jej tempo wzrostu oraz maksymalna długość osobników są znacznie mniejsze od tych parametrów notowanych w populacji wymarłej.

W tym miejscu warto podkreślić również „przydatność” *M. arenaria* jako organizmu modelowego do badań wpływu warunków środowiskowych na ekofizjologię małży morskich. W związku z nasilającą się presją antropogeniczną i globalnym ociepleniem problematyka ta coraz częściej pojawia się w kręgu zainteresowań badawczych. Badania takie, prowadzone na innych, pospolitych gatunkach małży (np. *Macoma balthica*, *Mytilus* spp., *Cerastoderma* spp.), często o znaczeniu gospodarczym, są bardzo utrudnione ze względu na duże zróżnicowanie genetyczne populacji (Hummel i in. 1998; Hummel i in., 2000; Wołowicz i in. 2006; Jansen i in. 2007). Występowanie różnych grup genetycznych uniemożliwia odróżnienie zróżnicowania ekofizjologicznego populacji będącego efektem wpływu tylko warunków środowiskowych od różnic wynikających z różnej konstytucji genetycznej i lokalnych adaptacji. Brak istotnego zróżnicowania genetycznego pomiędzy populacjami piaszkołaza bytującymi w różnych środowiskach, pozwala założyć, że obserwowane zróżnicowanie cech fenotypowych wynika z odpowiedzi organizmu na odmiennie warunki siedliskowe w ramach jednego genotypu.

### Podsumowanie

Złożona historia ekspansji oraz biologiczne i ekologiczne cechy wyróżniają *Mya arenaria* na tle innych gatunków inwazyjnych, dając możliwość głębszego poznania przyczyn, mechanizmów i konsekwencji inwazji biologicznych. Z drugiej strony skłaniają do formułowania nowych pytań naukowych, często dotyczących fundamentalnych zagadnień współczesnej biologii, jak np. mechanizmów specjacji w zmiennych warunkach środowiskowych, znaczenia plastyczności fenotypowej, czynników determinujących dynamikę populacji, interakcji międzygatunkowych czy też

mechanizmów dyspersji larw w środowisku morskim.

Pisząc to krótkie opracowanie poświęcone najciekawszym aspektom ekspansji piaszoka w wodach wszech-oceanu, autorzy liczą na zainteresowanie tym gatunkiem szerokiego grona badaczy reprezentujących różne dyscypliny nauk przyrodniczych.

#### Podziękowanie:

Autorzy dziękują dr. Adamowi Sokołowskiemu za korektę anglojęzycznej części artykułu oraz cenne uwagi.

#### Literatura

- Andre C., Rosenberg R. 1991. Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series* 71: 227–234.
- Beal B.F. 2002. Adding value to live, commercial size soft-shell clams (*Mya arenaria* L.) in Maine, USA: results from repeated, small-scale, field impoundment trials. *Aquaculture* 210 (1): 119–135.
- Beets D.J., De Groot T.A.M., Davies H.A. 2003. Holocene tidal back-barrier development at decelerating sea-level rise: a 5 millennia record, exposed in the western Netherlands. *Sedimentary Geology* 158: 117–144.
- Behrends B., Hertweck G., Liebezeit G., Goodfriend G. 2005. Earliest Holocene occurrence of the softshell clam, *Mya arenaria*, in the Greifswalder Bodden, Southern Baltic. *Marine Geology* 216: 79–82.
- Berge J., Johnsen G., Nilsen F., Gulliksen B., Slagstad D. 2005. Ocean temperature oscillations enable reappearance of blue mussels *Mytilus edulis* in Svalbard after a 1000 year absence. *Marine Ecology Progress Series* 303: 167–175.
- Bernard F.R. 1979. Identification of the living *Mya* (*Bivalvia: Myoida*). *Venus* 38: 185–205.
- Beshevli E., Kouagin V.A. 1967. The finding of molluscs *Mya arenaria* in the northwest part of the Black Sea. *Vestnik Zoologii, Russian*: 3: 32–34.
- Beukema J.J. 1982. Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 37–45.
- Brousseau D.J. 1978. Population dynamics of the soft-shell clam *Mya arenaria*. *Marine Biology* 50: 63–71.
- Brousseau D.J. 1979. Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the von Bertalanffy equation. *Marine Biology* 51: 221–227.
- Cohen A.N. 2005. Guide to the Exotic Species of San Francisco Bay. San Francisco Estuary Institute, Oakland, CA, [www.exoticguide.org](http://www.exoticguide.org)
- Commito J.A. 1982. Effects of *Lunatia heros* predation on the population dynamics of *Mya arenaria* and *Macoma balthica* in Maine, USA. *Marine Biology* 69: 187–193.
- De Broca P. 1876. On the oyster industries of the United States. Rep. of U. S. Comm. Fish and Fisheries, 1873–1875, Government Printing Office, Washington, D.C.: 1–49.
- Department of Fisheries and Oceans (DFO). 1993. Soft-shell Clam. Retrieved August 24, 2006, from <http://www.mimn.ca/mi-net/fishdeve/clam.htm>
- De Vlas J. 1979. Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobenthic prey. *Netherlands Journal of Sea Research* 13(1): 117–153.
- Gomoiu M.T. 1981. Distribution of *Mya arenaria* L. populations in the Western part of the Black Sea. *Cercetari Marine* 14: 145–158.
- Gomoiu M.T. 1983. The role of *Mya arenaria* L. populations in coastal sedimentary processes. *Cercetari Marine* 16: 7–24.
- Goshima S. 1982. Population dynamics of the soft clam, *Mya arenaria* L., with special reference to its life history pattern. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory Kyushu University* 6: 119–165.
- Govberg L. 1965. Holocene mollusks of the White Sea. Shirshov Institute of Oceanology, Academy of Science USSR: 547–551.
- Günter C.P. 1992. Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 159: 203–215.
- Hanna G.D. 1966. Introduced mollusks of western North America. *Occasional Papers of the California Academy of Science* 48: 1–108.
- Hansen K., King G.M., Kristensen E. 1996. Impact of the soft-shell clam *Mya arenaria* on sulfate reduction in an intertidal sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 10: 181–194.
- Hessland I. 1946. On the quaternary *Mya* period in Europe. *Arkiv foer Zoologi* 37A: 1–51.
- Hofstra T., Samplonius K. 1995. Viking expansion northwards: Mediaeval sources. *Arctic* 48(3): 235–247.
- Holte B., Dahle S., Gulliksen B., Næs K. 1996. Some macrofaunal effects of local pollution and glacier-induced sedimentation, with indicative analyses, in the sediments of two Arctic fjords. *Polar Biology* 16: 549–557.
- Hummel H., Bogaards R.H., Bek T., Polishchuk L., Sokolov K., Amiard-Triquet C., Bachelet G., Desprez M., Naumov A., Strelkov P., Dahle S., Denisenko S., Gantsevich M., de Wolf L. 1998. Growth in the bivalve *Macoma balthica* from its northern to its southern distribution limit: a discontinuity in North-Europe because of genetic adaptations in Arctic populations? *Comparative Biochemistry and Physiology - A - Physiology* 120: 133–141.
- Hummel H., Sokolowski A., Bogaards R.H., Wolowicz M. 2000. Ecophysiological and genetic traits of the Baltic clam *Macoma balthica* in the Baltic: Differences between populations in the Gdańsk Bay due to acclimatization or genetic adaptation? *International Review of Hydrobiology* 85: 621–637.
- Hummel H., Colucci F., Bogaards R.H., Strelkov P. 2001. Genetic traits in the bivalve *Mytilus* from Europe, with an emphasis on Arctic populations. *Polar Biology* 24: 44–52.
- Ingstad H., Ingstad A.S. 2001. The Viking Discovery of America: The Excavation of a Norse Settlement in L'Anse Aux Meadows, Newfoundland. Checkmark Books: 1–192.
- Jansen J.M., Pronker A.E., Kube S., Sokołowski A., Sola J.C., Marquiegui M.A., Schiedek D., Bonga S.E.W., Wolowicz

- M., Hummel H. 2007. Geographic and seasonal patterns and limits on the adaptive response to temperature of European *Mytilus* spp. and *Macoma balthica* populations. *Oecologia* 154(1): 23–34.
- Jensen K.T., Jensen J. N. 1985. The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 89: 157–174.
- Kube J. 1996a. Spatial and temporal variations in the population structure of the soft-shell clam *Mya arenaria* in the Pomeranian Bay (southern Baltic Sea). *Journal of Sea Research* 35(4): 335–344.
- Kube J. 1996b. The ecology of macrozoobenthos and sea ducks in the Pomeranian Bay. *Meereswissenschaftliche Berichte Warnemünde* 18: 128.
- Kühl H. 1951. Über die siedlungsweise von *Mya arenaria*. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 25: 358–391.
- Lasota R., Hummel H., Wołowicz M. 2004. Genetic diversity of European populations of the invasive soft-shell clam *Mya arenaria* (*Bivalvia*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84(5): 1051–1056.
- Lasota R. 2009. Zróżnicowanie genetyczne populacji *Mya arenaria* (L.) (*Bivalvia*) z Północnego Atlantyku. Praca doktorska, Uniwersytet Gdański: 1–122.
- Laszczuk J. 1998. Zróżnicowanie genetyczne pionierskich populacji wybranych krajowych gatunków zwierząt morskich. Uniwersytet Gdański, Praca Doktorska.
- Laursen D. 1966. The genus *Mya* in the Arctic region. *Malacologia* 3: 399–418.
- Lavee D., Ritte U. 1994. Genetic variability and success in colonization in two intertidal mussels. W: Beaumont A. R. (ed), *Genetics and Evolution of Aquatic Organism*. Chapman and Hall, London: 93–99.
- Leppäkoski E., Olenin S. 2000. Xenodiversity of the European brackish water seas: the North American contribution. W: Pederson J. (ed) *Marine Bioinvasions. Proceedings of the First National Conference, January 24-27, 1999*. Massachusetts Institute of Technology: 107–119.
- Lyubina O.S., Frolova E.A. 2006. Studies on Bottom Communities in the Green-fjord, Svalbard. *Doklady Biological Sciences* 411: 455–457.
- MacNeil F.S. 1965. Evolution and distribution of the genus *Mya* and Tertiary migrations of Mollusca. *US Geological Survey Professional Paper* 483G: 1–51.
- Maximovich N.V., Guerassimova A.V. 2003. Life history characteristics of the clam *Mya arenaria* in the White Sea. *Helgoland Marine Research* 57: 91–99.
- Möller P., Røsenberg R. 1983. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, western Sweden. *Ophelia* 22: 33–55.
- Morgan R.P., Block S.B., Ulanowicz N.I., Buys C. 1978. Genetic variation in the soft-shelled clam *Mya arenaria*. *Estuaries* 1: 255–258.
- Mowat F. 1972. Wyprawy Wikingów. Państwowy Instytut Wydawniczy, Warszawa: 1–433.
- Miller A.W. 2000. Assessing the Importance of Biological Attributes for Invasion Success: Eastern Oysters (*Crassostrea virginica*) Introductions and Associated Molluscan Invasions of Pacific and Atlantic Coastal Systems. PhD thesis, University of California, Los Angeles.
- Munthe H. 1894. Preliminary report on the physical geography of the Litorina-Sea. *Bulletin of the Geological Institute of Upsala* 3(2): 1–38.
- Nichols F.H., Thompson J.K., Schemel L.E. 1990. Remarkable invasion of San Francisco Bay (California, USA) by the Asian clam *Potamocorbula amurensis*. II. Displacement of a former community. *Marine Ecology Progress Series* 66: 95–101.
- Obolewski K., Piesik Z. 2005. *Mya arenaria* (L.) in the Polish Baltic Sea Coast (Kolobrzeg-Władysławowo). *Baltic Coastal Zone* 9: 13–27.
- Ólafsson M.F., Þórarinsdóttir G.G. 2004. Frumathugun á útbreiðslu og þéttleika sandskeljar (*Mya arenaria*) við suðvestur – og vesturströnd Íslands. Report in Icelandic: 1–36, [http://avs.is/media/avs/Lokaskyrsla\\_Sandskel.pdf](http://avs.is/media/avs/Lokaskyrsla_Sandskel.pdf)
- Óskarson I. 1958. Skeldýranýjungar. *Icelandic, Náttúrufræðingurinn* 28: 205–208.
- Óskarson I. 1961. Note on some rare and new species of mollusca off the coast of Iceland. *Náttúrufræðingurinn* 30: 176–187.
- Palacios R., Armstrong D.A., Orensanz J.L. 2000. Fate and legacy of an invasion: extinct and extant populations of the soft-shell clam (*Mya arenaria*) in Grays Harbor (Washington). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 10(4): 279–303.
- Pempkowiak J., Sikora A., Biernacka E. 1999. Speciation of heavy metals in marine sediments vs their bioaccumulation by mussels. *Chemosphere* 39: 313–321.
- Petersen G.H. 1968. *Marine Lamellibranchiata. The Zoology of the Faroes. III(I) LV*. Copenhagen: Ejnar Munksgaard: 1–80.
- Petersen K., Rasmussen L., Heinemeier J., Rud N. 1992. Clams before Columbus? *Nature* 359: 679.
- Petersen K., Rasmussen L., Rasmussen P., von Platen-Hallermund F. 2005. Main environmental changes since the Weichselian glaciation in the Danish waters between the North Sea and the Baltic Sea as reflected in the molluscan fauna. *Quaternary International* 133–134: 33–46.
- Petranu A. 1997. *Black Sea Biological Diversity. Romania. United Nations Publications, New York*: 1–314.
- Ponurovskii S.K., Kolotukhina N.K. 2000. Density dynamics and size composition of bivalve mollusk larvae of the genus *Mya* in Peter the Great Bay (Sea of Japan). *Russian Journal of Marine Biology* 26 (6): 406–411.
- Porcheddu A., Francour P., Soltan D., Castelli A. 1998. Considerazioni sul ritrovamento di un popolazione di *Mya arenaria* L., 1758 negli stagni di Berre e di Vaine (Francia meridionale). *Bollettino Malacologico* 34: 167–171.
- Prena J. 1994. Oxygen depletion in Wismar Bay (Western Baltic Sea) 1988. *Archive of Fishery and Marine Research* 42: 77–87.
- Röhner M., Bastrop R., Jürss K. 1996. Colonization of Europe

- by two American genetic types or species of the genus *Marenzelleria* (*Polychaeta: Spionidae*). An electrophoretic analysis of allozymes. *Marine Biology* 127: 277–287.
- Russanova M.N. 1963. Short notes on biology of some mass invertebrate species in the vicinity of the cape Kartesh. W: Materials of integrated research of the White Sea. 2 (in Russian). USSR Academy of Science, Moscow-Leningrad: 53–65.
- Snell J.-A., Schiøtte T., Jensen K.R., Wikanden P.B., Stokland Ø. 2005. The marine Mollusca of the Faroes. *Annales Societatis Scientiarum Faeroensis Supplementum* 42: 1–170.
- Spitze K., Sadler T.D. 1996. Evolution of the generalist genotype: multivariate analysis of the adaptiveness of phenotypic plasticity. *Supplement to American Naturalist* 148: 108–123.
- Stearns R.E.C. 1881. *Mya arenaria* in San Francisco Bay. *American Naturalist* 15: 142–146.
- Stora G. 1976. Evolution des peuplements benthiques d'un étang marin soumis à un effluent d'eaux douces. *Bulletin d'écologie*, 7 (3): 275–285.
- Strasser M. 1999. *Mya arenaria*-an ancient invader of the North Sea coast. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52(3–4): 309–324.
- Sullivan D. 2007. A Population Survey and Resource Valuation of Soft-shell Clams (*Mya arenaria*) in the Annapolis Basin, NS. Clean Annapolis River Project, Report, Annapolis Royal: 1–27, retrieved from [http://www.annapolisriver.ca/downloads/clam\\_population\\_2007.pdf](http://www.annapolisriver.ca/downloads/clam_population_2007.pdf)
- Tiganus V. 1992. Etat de populations de quelques especes de bivalves du littoral Roumaine de la Mer Noire. *Rapport de la Commission de Exploration de la Mer Mediterranee*: 33: 54.
- Vieira N., Amat F. 1996. The invertebrate benthic community of two solar salt ponds in Aveiro, Portugal. *International Journal of Salt Lake Research* 5(4): 281–286.
- West-Eberhard M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249–278.
- Whitlow L., Dochtermann J. 2001. Phenotypic plasticity of native soft-shell clams in response to chemical and physical stimuli from invasive green crab predation. *Proceedings of the Second International Conference on Marine Bioinvasions*, New Orleans: 151–152.
- Wołowicz M., Sokołowski A., Salem Bawazir A., Lasota R. 2006. Effect of eutrophication on the distribution and ecophysiology of the mussel *Mytilus trossulus* (*Bivalvia*) in southern Baltic Sea (the Gulf of Gdańsk). *Limnology and Oceanography* 51 (2): 580–590.
- Zenetos A., Koutsoubas D., Vardala-Theodorou E. 2004. Origin and vectors of introduction of exotic molluscs in Greek waters. *Belgian Journal of Zoology* 34: 161–168.
- Zibrowius H. 2002. Assessing scale and impact of ship transported alien fauna in the Mediterranean. *CIESM Workshop Monographs* 20: 62–68.
- Zwarts L., Wanink J.H. 1984. How oystercatchers and curlews successively deplete clams. W: Evans P.R., Goss-Custard J.D., Hale W.G. (eds). *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press, Cambridge: 69–83.
- Żmudziński L. 1974. Świat zwierzęcy Bałtyku. *Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne*, Warszawa: 1–216.

### Summary

The soft-shell clam *Mya arenaria* (L. 1758) is probably the first marine invasive species in Europe that was introduced by human from the Atlantic coasts of North America several hundred years ago. This large bivalve (maximally 15cm) is a common inhabitant of shallow soft-bottoms in the boreal zone. It lives in the sediment, filtering sea water through long massive siphon. Because of a wide distribution and locally very high density, the species often plays a key role in energy flow and matter cycling within ecosystem.

The soft-shell clam is distinct from other marine invasive species with regard to the range of expansion lasting for hundreds of years and caused by repeated human-intermediated introductions and natural expansion. The soft-shell clam may therefore serve as a model organism to study causes, processes and potential effects of biological invasions.

The species originated on the Pacific coasts in the Miocene and further extended to the west coasts of the Atlantic. In Europe, the soft-shell clam occurred in the late Pliocene (thus was native at that time). At the beginning of the Pleistocene the bivalve became extinct in the Pacific and European waters, and remained only in the eastern North America, where is a key constituent of shallow water communities from the Labrador Peninsula to North Carolina, USA. Because of a short-lasting pelagic stage (about 3 weeks) it seems unlikely that the larvae were transported to Europe by ocean currents. The recent dating of the Holocene fossil shells found in the Danish Straits, southern Baltic and North Sea demonstrated that *Mya arenaria* reappeared in Europe in the 13th century. It can be hypothesized that the soft-shell clam might have been introduced from the North America by the Vikings. The first introduction most likely took place in Jutland Peninsula, Denmark, from where the species rapidly expanded into the Baltic, North Sea and Atlantic. The current distribution range in Europe extends from the White Sea, through the British Isles, North Sea to the Bay of Biscay. Considering the history of Viking voyages this hypothesis seems very probable but still uncertain. After the settlement in Iceland, the Vikings reached Greenland and started to explore western lands. In 1960's archeologists found their settlement in New Foundland, confirming discovery of the North America by the Vikings several hundred years before Columbus. The Vikings traveled from Europe to America several times between 1000-1250, passing through Greenland and Iceland. Since the soft-shell clam was highly appreciated seafood by the Native Americans, the Vikings could presumably use it as a food or fishing bait, carrying alive specimens during long cruises back to Iceland and Europe. Ships usually took routes via Iceland, where well-established populations of *Mya arenaria* are found, but the first records are dated 1958. The Vikings inhabited Iceland during the Medieval Warm Period when the environmental conditions were similar to those observed presently. Therefore, it would be expected that the soft-shell clam was first introduced to the Icelandic coastal waters. It can not be excluded that during the

Little Ice Age *Mya arenaria* died out and reestablished recently under the favorable climatic regime. Unfortunately, neither paleontological nor archeological data showed the presence of the soft-shell clams in the Icelandic waters or in food remnants from the Viking settlements.

According to the most recent findings, *Mya arenaria* appeared also in Svalbard. The northward extension of its distribution range to Iceland and Svalbard could occurred through natural expansion reflecting global warming.

Parallel to the northward expansion, the soft-shell clam extended its distribution range in southern Europe. In 1966, *Mya arenaria* was found in the Black Sea, near Odessa and became a dominant species in numerous regions of Black Sea and Azov Sea after several years. The first observations of the clam in Mediterranean, dated 1976, comes from the French Lagoon de Berre. In 1984 single specimens were collected in Saronikos Bay, Greece. In the 1990's high density populations were observed in Lagoon de Berre but also in Lagoon de Vaine. The soft-shell clam extended also its range from the native Atlantic west coast to the eastern Pacific. Prior to 1874, the bivalve invaded San Francisco Bay through the oyster introduction for mariculture. As an effect of natural dispersion and farming, the present distribution in the eastern Pacific ranges from Alaska to Monterey Bay.

*Mya arenaria* is found also in the western Pacific from Kamchatka to southern Japan and China. However, its occurrence in this region remains unclear because of possible misidentification with the endemic *Mya japonica*, Jay 1856. Taxonomic status of *M. japonica* is also uncertain and should be clarified using molecular markers. Some of the authors consider it a separate species, others as synonym of *M. arenaria*.

The above-mentioned facts and hypothesis indicate difficult and hardly verifiable expansion history of the soft-shell clam in the World Ocean. Current genetic research on populations from different geographical regions, based on isoenzymes and fragment of the COI gene of mtDNA, did not provide clear evidences on phylogeography of the species. Genetic structure of populations from the Baltic, North Sea and British Islands and a lower level of genetic variation as compared to the populations from the North America confirm the hypothesis that *Mya arenaria* was introduced to North Sea from the North America, and further extended to the Baltic, Atlantic and more recently to Iceland through natural expansion. The recently founded population of the soft-shell clam in the Black Sea showed the highest genetic identity to the Baltic populations, confirming the hypothesis on the introduction of *M. arenaria* to the Black Sea from the Baltic Sea. Because no differentiation between the Black Sea and Baltic Sea populations was found, it seems that in colonization process must have been involved a high number of individuals. Transport of larvae with ballast waters seems therefore to be the most probable vector of this introduction. In contrast, the Mediterranean population does not originate from the Black Sea but the results do not agree also with the hypothesis that *M. arenaria* was introduced to the Mediterranean Sea from the East Atlantic. Specific genetic constitution of Mediterranean population suggests that independent introduction from the North America (even Pacific coast) was also possible, however the intro-

duction from the East Atlantic is still probable. Similarly confusing results were also obtained for the population from the White Sea. A lower level of genetic polymorphism typical for a marginal population, loss of rare alleles and similar frequencies of the dominant alleles in the enzymatic loci suggest that the White Sea population is a natural extension of the East Atlantic population. On the other hand, this population was characterised by a high genetic identity with the North American populations with regard to the mtDNA and some enzymatic alleles. Thus, the phylogeography of the White Sea population remains still unclear. Since the Vikings travelled regularly to the coasts of the White Sea between 1000-1250 and established close trade and social contacts with the native people, independent introduction from North American Atlantic coast would be likely.

*Mya arenaria* possess several biological and ecological attributes enabling to colonize new habitats. The most important include a relatively big size and long life-span, high fecundity, pelagic stage during ontogenesis, a fast growth rate and ability to live under a wide range of environmental conditions. High level of genetic polymorphism, considered as a pre-adaptation to environmental heterogeneity, is also often expected in species with the high expansion potential. However, the results of genetic analyses showed a moderate/low level of genetic variation in *Mya arenaria*. The basic polymorphism characteristics were even several times lower relative to genetically polymorphic marine bivalves (e.g. *Macoma balthica*, *Mytilus* spp.). The observed monomorphism of the soft-shell clam is due to evolution of the generalist genotype in a temporally variable environment. The generalist genotype implies high phenotypic plasticity enabling the organism acclimating to short-time environmental fluctuations. This strategy is alternative to the specialist genotype when subpopulations of the species with high genetic variability are locally adapted to spatially heterogenous habitat.

Intricate history of expansion and biological features of *Mya arenaria* inspire scientists to formulate new scientific questions concerning the fundamental issues in modern biology, like speciation, adaptive significance of phenotypic plasticity, population dynamics, intra- and interspecies interactions, mechanisms of larvae dispersion in the marine environment, etc. The authors hope that this short overview will focus more attention of researchers from various disciplines of natural sciences on this intriguing species.