



УДК 594.124.191.1

ХАРАКТЕРИСТИКА АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА ПЕСЧАНОЙ РАКУШКИ МИИ (*MYA ARENARIA* LINNAEUS, 1758) ЮЖНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2020 А. П. Золотницкий¹, Н. А. Сытник²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),
Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону 344002, Россия

²Керченский государственный морской технологический университет (ФГБОУ ВО «КГМТУ»),
Керчь 298300, Россия
E-mail: zap6@mail.ru

Аннотация. Исследован аллометрический рост популяции песчаной ракушки мии (*Mya arenaria* L.), обитающей в южной части Азовского моря. Представлена количественная характеристика связи высоты (H, мм), выпуклости (D, мм) и длины (L, мм) раковины этого вида моллюска на основе уравнений линейной ($Y=a+b\cdot X$) и степенной ($Y=a\cdot X^b$) функций. Изучены показатели формы раковины мии — вытянутость (H/L), сагиттальная (D/L) и фронтальная (D/H) кривизна — в процессе ее роста. Определена взаимосвязь длины с живой массой моллюска (W, г), которая аппроксимируется степенной функцией с коэффициентом пропорциональности (a), равным $1,64\cdot 10^{-4}$, и коэффициентом регрессии (b) — 2,90. С помощью линейной функции получены новые данные о зависимости массы раковины (W_r), сырой (W_m) и сухой (W_s) массы мягких тканей, а также мантийной жидкости (W_{mj}) и массы сифона (W_s) от общей (живой) массы мии. Показано, что ряд морфологических характеристик особей этого вида, обитающего в Азовском море, близок по своим параметрам к популяциям мии Белого и Балтийского морей, хотя и имеются определенные различия.

Ключевые слова: *Mya arenaria*, длина, высота, выпуклость, показатели формы, живая масса, раковина, мягкая ткань, сифон, мантийная жидкость

CHARACTERIZATION OF THE ALLOMETRIC GROWTH OF SOFT-SHELL CLAM (*MYA ARENARIA* LINNAEUS, 1758) IN THE SOUTHERN AZOV SEA

A. P. Zolotnitskiy¹, N. A. Sytnik²

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI “VNIRO”),
Azov-Black Sea Branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKH”), Rostov-on-Don 344002, Russia

²Kerch State Maritime Technological University (FSBEI HE “KSMTU”), Kerch 298300, Russia
E-mail: zap6@mail.ru

Abstract. Allometric growth in the soft-shell clam, or sand gaper (*Mya arenaria* L.) population, inhabiting the Southern Azov Sea, is investigated. Quantitative characterization of relationship between the height (H, mm), depth (D, mm) and length (L, mm) of the shell of this mollusc, as it is based on the equations of linear ($Y=a+b \cdot X$) and power ($Y=a \cdot X^b$) functions, is presented. Shell shape parameters in the process of soft-shell clam growth, namely, elongation (H/L), and sagittal (D/L) and frontal (D/H) curvatures, have been studied. The relationship between mollusc length and its live body weight (W, g) is identified; it is approximated by a power function with the coefficient of proportionality (a) $1.64 \cdot 10^{-4}$ and the coefficient of regression (b) 2.90. By means of the linear function, the new data on the relationship between shell weight (W_r), wet (W_m) and dry (W_s) weight of soft tissues, liquid held in the mollusc mantle (W_{mj}), siphon weight (W_s) and the total (live body) weight of soft-shell clam have been obtained. It is shown that several morphological characteristics of this species inhabiting the Azov Sea are similar in terms of their parameters to the ones of soft-shell clam populations in the White and Baltic Seas, although there exist certain distinctions.

Keywords: *Mya arenaria*, length, height, depths, shape parameters, live body weight, shell, soft tissue, siphon, mantle liquid

ВВЕДЕНИЕ

Одним из возможных и перспективных объектов марикультуры Азово-Черноморского бассейна может быть песчаная ракушка мия (*Mya arenaria*, L., 1758). Этот вид широко распространен на литорали бореальных и северных морей Атлантического и Тихого океанов [1, 2]. Нативным ареалом мии считаются Желтое и Японское моря, а также южная часть Охотского моря. Во второй половине 60-х гг. прошлого века в процессе аутоакклиматизации этот моллюск появился и в Черном море [3]. За короткий срок мия распространилась вдоль западных берегов Черного моря, внося существенные изменения в исторически сложившуюся структуру донных сообществ и образовав свой собственный биоценоз. Вначале этот вид был обнаружен в Приднепровском районе и Днестровско-Дунайском междуречье [4], затем найден у берегов Румынии и Болгарии и в конечном итоге через Керченский пролив [5] проник в Азовское море [6].

Mya arenaria — это зарывающийся в грунт на глубину до 30–40 см двустворчатый моллюск, который обитает на плотно сложившихся, мелкопесчаных и глинистых грунтах с большим содержанием алевропелитовых фракций. Через свой длинный сифон размером 30–40 см он осуществляет все основные физиологические процессы: дыхание, питание, размножение и др. Этот вид является эвригалинным осмоконформом и, по сравнению с многими другими видами двустворчатых моллюсков, хорошо переносит широкий диапазон изменений солености (5–35 ‰) и температуры воды (от 2 до 28 °C), обладает высокой устойчивостью к содержанию H_2S и дефициту O_2 [1, 2, 7, 8]. Во многих странах мия является объектом не только про-

мысла, но и культивирования [1, 4, 7]. Личинки и молодь этого моллюска являются кормом планктонных и бентосных рыб [1, 2, 8], а высокая скорость размножения, быстрый рост, легкая приспособляемость к новым условиям делают мию удобным объектом для промышленного выращивания.

В настоящее время существует довольно много зарубежных публикаций, характеризующих различные особенности биологии и экологии этого вида, его запасы, распространение и количественное развитие [1, 6, 9–12]. В нашей стране исследований, посвященных различным аспектам жизнедеятельности *M. arenaria*, сравнительно немного, причем в большинстве своем они связаны с Балтийским и Белым морем [13–16]. В то же время, что касается мии Азово-Черноморского бассейна, за исключением ранних работ, опубликованных в 70–80-х гг. прошлого века [3–6], а также некоторых бентосных исследований, этому виду уделялось мало внимания [17–20].

Известно, что наиболее важным показателем продукционного потенциала популяций гидробионтов, используемых в марикультуре, является скорость роста массы. При этом большое значение имеет исследование особенностей относительного (аллометрического) роста различных частей тела [21, 22]. Такие исследования представляют определенный научный интерес, в частности, для понимания адаптивного характера изменчивости моллюска в онтогенезе и влияния на него различных экологических факторов.

В задачу настоящей работы входило сравнительное изучение морфометрических (линейных и весовых) характеристик роста различных частей тела мии из выборки моллюсков, собранных в южной части Азовского моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили в южной части Азовского моря (бухта Булганак, п. Юркино) в течение мая–октября 2016–2017 гг. при солености 12,3–13,8 ‰. Моллюсков определяли визуально по сифональным отверстиям на поверхности песчано-илистых грунтов дна и створкам мии, выброшенным на берег во время штормов. Отбор проб проводили вручную с помощью небольшого скребка, лопатки и ведер. Собранных особей помещали в 10-литровую емкость с водой из этого района, после чего отвозили в гидробиологическую лабораторию, где проводился их анализ. Моллюсков подвергали полному биологическому анализу: измеряли длину (L , мм), высоту (H , мм), выпуклость (толщину или ширину — D , мм). Поскольку в некоторых публикациях имеются разночтения по определению этих параметров, то в настоящей работе длину (L) измеряли по расстоянию между наиболее удаленными точками переднего и заднего краев по продольной оси раковины; высоту (H) определяли по перпендикуляру к продольной оси раковины, между макушкой и наиболее удаленной точкой брюшного края; выпуклость (D) анализировали по перпендикуляру к комиссуральной плоскости, между двумя наиболее удаленными от нее точками створок.

Одновременно с этим определяли общую (живую) массу моллюска (W), массу раковины (W_r), сырую (W_m) массу мягких тканей и сифона (W_{sh}). Массу мантийной жидкости (W_{mj}) рассчитывали как разницу между общей массой мии и массой раковины и мягких тканей. Чтобы избежать выхода мантийной жидкости из полости тела, все моллюски перед взвешиванием содержались в емкостях с морской водой (соленость 14,5–15,6 ‰) из Керченского пролива. Для определения сухой массы мягких тканей их отделяли от раковины и помещали в сушильный шкаф на двое суток при температуре 70 °С.

Связь изменений между различными частями тела мии аппроксимировали с помощью линейного уравнения:

$$Y = a + b \cdot X \quad (1)$$

либо степенной функции:

$$Y = a \cdot X^b \quad (2),$$

где X и Y — исследуемые параметры мии, a — свободный член (в линейном) или коэффициент пропорциональности (в степенном уравнении), b — коэффициент регрессии (тангенс угла наклона),

характеризующий изменение удельной скорости Y при изменении X .

Статистическую обработку полученного материала осуществляли по общепринятым методам, изложенным в руководствах Г.Ф. Лакина [23]. Для характеристики экспериментальных данных (размер, масса) определяли среднюю арифметическую (\bar{X}), дисперсию (σ^2), среднеквадратичное (стандартное) отклонение (σ) и ошибку средней величины (m).

Достоверность различий между средними определяли с помощью критериев Стьюдента (t) при 5%-ном уровне значимости ($P < 0,05$). Математическая обработка полученных данных осуществлялась с помощью компьютерных статистических алгоритмов, включенных в программу Origin-8.5, и электронных таблиц MS Excel-2010.

Морфометрический анализ проведен для 84 моллюсков. Пределы длины мии составляли 6–78 мм, массы — от 0,06 до 61,3 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сопряженное изучение изменений длины (L) и высоты (H) раковин мии показало, что связь между этими показателями можно описать степенной функцией (рис. 1, кривая 1):

$$H = (0,655 \pm 0,094) \cdot L^{0,994 \pm 0,028}, n=84, R^2=0,976 \quad (3).$$

Поскольку тангенс угла наклона на этом графике достоверно не отличается от единицы, то полученные данные можно описать обычной линейной функцией с коэффициентами a и b , соответственно, равными -0,52 и 0,612 ($R^2=0,968$). Анализ среднего значения отношения высоты к длине мии (индекс H/L) показал, что он равен 0,635, т. е. высота составляет в среднем 63,5 % от длины моллюска, со стандартным отклонением (σ), равным 0,068, и варьированием минимальных и максимальных значений в пределах 0,51–0,83. Эти данные согласуются с материалами М.Я. Савчука [3–5], полученными при анализе популяций мии в северо-западной части Черного и в Азовском море. Автором было показано, что в первом регионе соотношение H/L составляет 61,2 %. В Азовском море соотношение L/H этого моллюска составило 1,62, соответственно, обратная ей величина была равна 0,62 (62 %). Работы по исследованию мии, проведенные в Керченском проливе [20], показали весьма близкое соотношение индекса H/L (0,643) к нашим данным, что объясняется географической близостью этих районов.

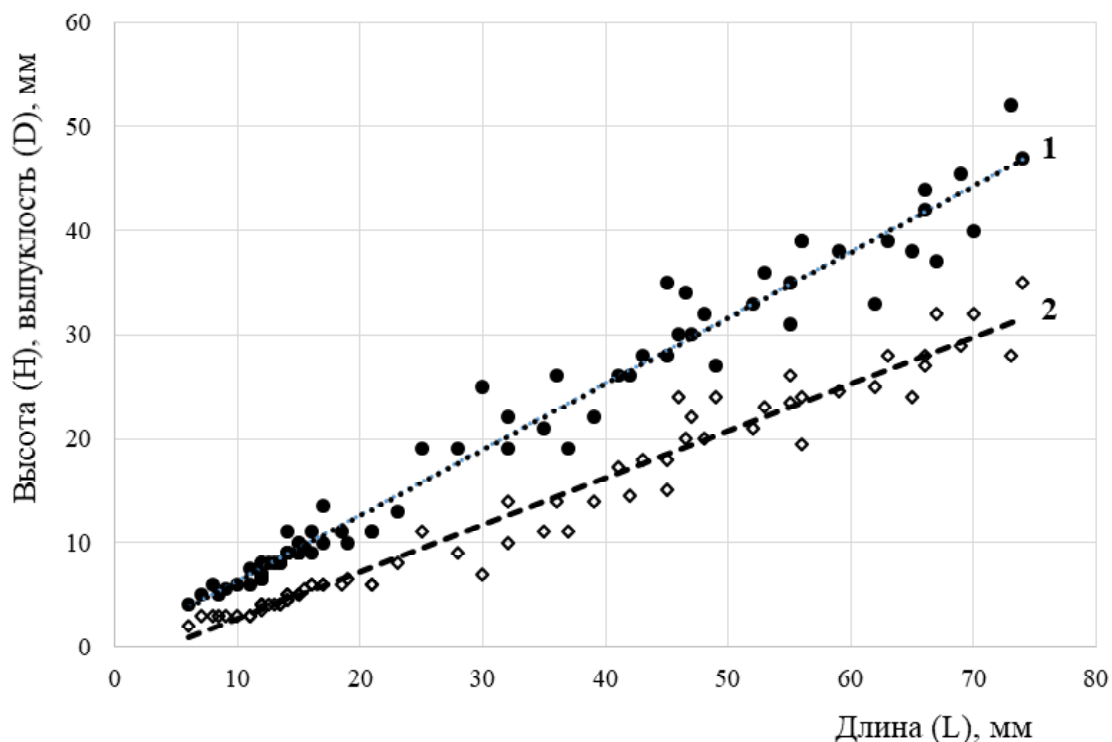


Рис. 1. Зависимость высоты (H, 1) и выпуклости (D, 2) от длины (L) раковины мии

Fig. 1. Relationship between the soft-shell clam shell height (H, 1), depth (D, 2) and its length (L)

Здесь также необходимо отметить данные польских исследователей, проводивших изучение мии в Балтийском море [15]. Ими показано, что связь длины с высотой хорошо аппроксимируется линейным уравнением (1), где коэффициенты a и b имели, соответственно, значения $+0,07$ и $0,61$, т. е. около 62 %.

Зависимость толщины раковины (ширины или выпуклости — D) от длины раковины (L) у мии можно также описать линейной функцией (рис. 1, кривая 2), где коэффициенты a и b составляли, соответственно, $-2,05$ и $0,44$. В то же время сравнительная статистическая обработка показала, что их взаимосвязь более точно описывается степенной функцией, которая в численной форме имела следующий вид:

$$D = (0,207 \pm 0,028) \cdot L^{1,166 \pm 0,035}, n=84, R^2=0,96 \quad (4).$$

Из приведенного уравнения (4) видно, что коэффициент регрессии достоверно ($P < 0,05$) отличается от единицы. Анализ средней величины отношения выпуклости к длине мии (D/L) показал, что в среднем она составила $0,372$ (37,2 %) при значении σ , равном $0,059$, с колебанием минимальных и максимальных значений $0,16$ – $0,52$. Эти данные достаточно сходны с материалами М.Я. Савчука [3, 5], который нашел, что отношение толщины к дли-

не в популяции Азовского моря в среднем составляет 35,4 %. Близкие к этим материалы получены и другими авторами. В цитируемой выше работе [20] отношение D/L было равным $0,405$, что достаточно близко к нашим материалам. Польскими исследователями [15] связь толщины с длиной описывалась линейным уравнением, где a и b составляли, соответственно, $-0,69$ и $0,4$ (т. е. около 33,1 %).

В связи с полученными данными представляло интерес оценить изменение индексов вытянутости (H/L), сагиттальной (D/L) и фронтальной (D/H) кривизны раковины мии в процессе индивидуального роста моллюсков. Это обусловлено тем, что по мере роста мягких тканей моллюска происходит увеличение не только его скелета (раковины), но и внутреннего объема раковины, что находит свое отражение в изменении изучаемых морфометрических индексов. Например, показатель, определяемый как отношение выпуклости раковины к ее высоте (D/H), характеризует кривизну фронтального сечения створки, причем внутренний объем раковины мидии в онтогенезе возрастает еще и за счет изменения выпуклости створок.

На основе полученных выше уравнений нетрудно рассчитать их численные значения исследованных параметров в процессе роста. Разделив пара-

метры в обеих частях уравнений (3) и (4) на длину (L), находим, что с увеличением размера моллюска значение H/L практически приближается к единице ($b=0,994$), т. е. изменение высоты характеризуется изометрией. В то же время величина D/L достоверно ($P > 0,95$) возрастает. Для того, чтобы найти фронтальную кривизну (D/H), достаточно разделить уравнение (4) на (3), и тогда получим значение этого индекса.

Поскольку в онтогенезе соотношение H/L характеризуется величиной, немного меньшей, чем единица, то и относительное изменение D/H аппроксимируется довольно близкой D/L тенденцией:

$$D/H = (0,35 \pm 0,039) \cdot H^{0,151 \pm 0,0032} \quad (5).$$

При изучении продукционных процессов и анализе потоков вещества и энергии в популяциях гидробионтов часто возникает потребность определить массу организма (W) по его длине (L). Это необходимо для решения ряда практических задач, например, при прогнозировании возможного урожая, его сборе, сортировке и последующей реализации, а также при конструировании нового технологического оборудования. Статистический анализ показал, что, как и у других видов моллюс-

ков, связь длины с массой целого моллюска описывается уравнением кубической параболы (рис. 2):

$$W = (1,64 \pm 1,31) \cdot 10^{-4} \cdot L^{2,90 \pm 0,106}, n=84, R^2=0,966 \quad (6).$$

Из приведенной функции (6) и рис. 2 видно, что коэффициент регрессии характеризуется отрицательной аллометрией — с возрастанием длины тангенс угла наклона становится заметно меньше трех, т. е. индивидуальная масса моллюсков отстает от роста мии в длину.

В частности, в работе Н.В. Максимовича [13], проводившего исследование на мии Белого моря, было показано, что связь между длиной и массой моллюска описывается уравнением:

$$W = 1,8 \cdot 10^{-4} \cdot L^{2,75}.$$

Исследования, проведенные в Балтийском море, показали, что эта связь описывается степенной функцией с коэффициентами a и b , соответственно, равными $2 \cdot 10^{-4}$ и 2,86. Результаты работ немецких исследователей [10] показали практически такие же результаты: коэффициенты a и b , соответственно, составляли $1,55 \cdot 10^{-4}$ и 2,87, т. е. были довольно близки к нашим материалам. В других статьях авторы иногда приводят более высокие цифры, где коэффициент регрессии близок к трем [16, 24, 25].

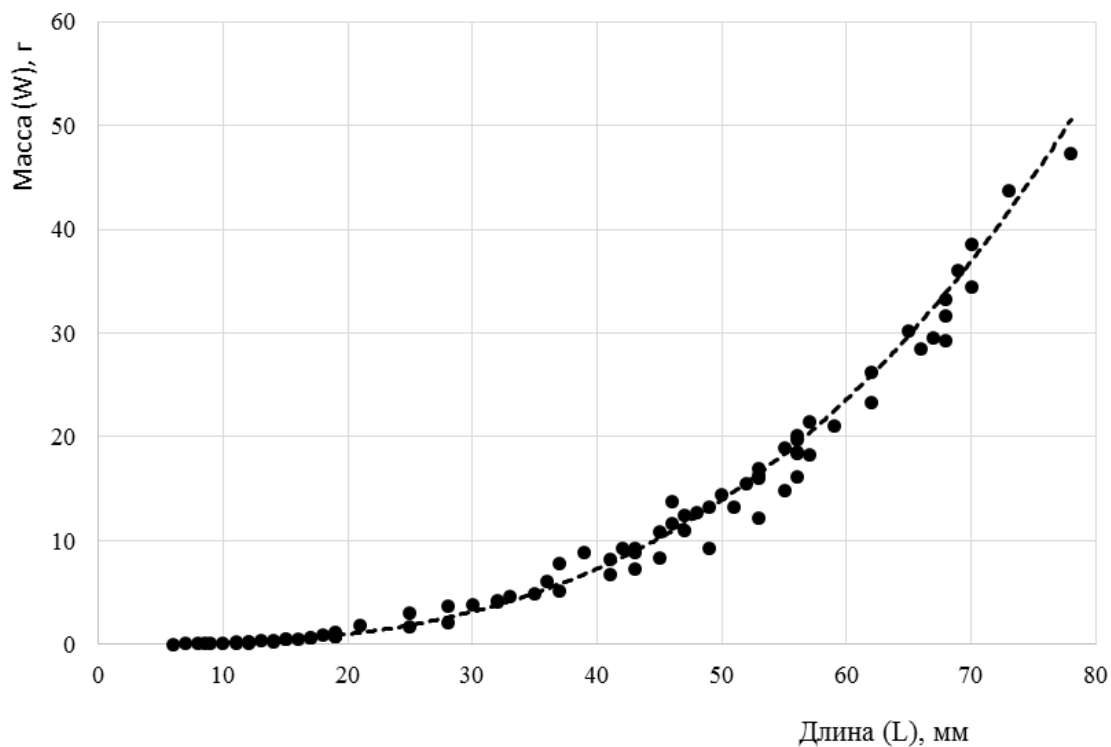


Рис. 2. Связь длины (L) раковины с общей массой (W) мии в процессе роста

Fig. 2. Relationship between the soft-shell clam shell length (L) and its total weight in the course of its growth

Следует отметить, что связь длины с массой тела может существенно варьировать в зависимости от множества других условий среды [15, 25, 26]. Особенности полового цикла, трофические условия и другие экологические факторы могут повлиять на скорость роста массы моллюска. В настоящее время установлено, что температура, соленость, содержание растворенного кислорода влияют на жизнедеятельность мии только при приближении к пороговым значениям жизнедеятельности этого вида, тогда как физические свойства субстрата играют весьма значительную роль на протяжении практически всей жизни моллюсков [25].

В частности, было обнаружено, что рост *M. arenaria* был значительно выше в грунтах с более тонкими (мелкими) отложениями, чем в грубых отложениях [27]. Кроме того, следует иметь в виду и диапазон длины в пределах варьирования ряда, с которым работают исследователи: там, где его значение было больше 3, авторы работали с вариационным рядом, часто не превышающим 5–60 мм, тогда как с увеличением длины ряда тангенс угла наклона уменьшался.

Кроме связи длины с общей массой у разно-размерных особей мии, значительный интерес представляют данные по изменению удельного веса раковины (W_r), сырой массы мягкой ткани (W_m), массы сифона (W_s) и мантийной жидкости (W_{mj}) от общей массы целого моллюска (W). Связь между этими параметрами достаточно хорошо аппроксимируется линейной функцией с коэффициентами детерминации ($R^2=0,83-0,97$). В таблице пред-

ставлены результаты статистического анализа этих зависимостей.

Из таблицы видно, что значение свободного члена в этих уравнениях меньше величины стандартной ошибки. Это свидетельствует о том, что они являются близкими к нулю и независимые коэффициенты не влияют на зависимую переменную. Результат анализа относительной массы раковины (W_r/W) составил около 0,4 (40 %), где значение стандартного отклонения (σ) равнялось 0,069, с колебанием минимального и максимального значения W_r/W в пределах 0,18–0,63. Таким образом, масса раковины составляет менее половины массы целого моллюска.

Особый интерес для марикультуры представляет характеристика сырой массы мягких тканей моллюска. В имеющихся в литературе данных содержатся довольно различные сведения о его величине. Материалы М.Я. Савчука [4–6] показали, что масса мягких тканей по отношению к массе раковин «...размерных групп 30–44 мм в длину составляет 40 %, у моллюсков длиной 45–49 мм — 47 %, у максимальных — до 50 %...», хотя никаких статистических данных автором не приведено. В работе по мии Керченского пролива [20] авторы пишут, что масса сырого мяса представляет собой величину, близкую 0,34 от живой массы мии, но не пояснили, с учетом или без учета массы сифона. Ю.В. Шокина с соавт. [24] в своей работе нашли, что «...выход съедобной части составляет от 16 до 20 % общей массы моллюска...», но в ней не приведены материалы о том, к каким размерным группам относятся указанные цифры.

Связь массы раковины (W_r), мягких тканей (W_m), мантийной жидкости (W_{mj}) и общей массы (W) мии ($n=74$)
Relationship between shell weight (W_r), soft tissue weight (W_m), weight of the liquid held in the mantle (W_{mj}) and the total weight (W) of soft-shell clam ($n=74$)

Исследуемые параметры Investigated parameters	a	$\pm SE_a$	b	$\pm SE_b$	R^2
$W_r=f(W)$	0,013	0,111	0,384	0,0069	0,966
$W_m=f(W)$	0,161	0,084	0,28,8	0,0131	0,972
$W_s=f(W)$	0,00026	0,301	0,085	0,0123	0,863
$W_{m+s}=f(W_m)$	0,083	0,0843	0,386	0,0052	0,971
$W_{mj}=f(W)$	-0,217	0,228	0,23	0,0081	0,913
$W_c=f(W_m)$	0,21	0,216	0,189	0,0172	0,837

Примечание: a и b — параметры уравнения, SE — стандартная ошибка этих коэффициентов (по уравнению (1))

Note: a and b are the equation parameters, and SE is the standard error of these coefficients (based on the equation (1))

Польскими исследователями для мии Балтийского моря показана связь сырой и сухой массы с длиной моллюска [15]. Однако представленные ими материалы, как отмечали и сами авторы, заметно отличаются от данных, полученных другими исследователями [25], и поэтому нуждаются в уточнении. В то же время исследования, выполненные на этом моллюске из Чезапикского залива (Атлантический океан, США), показали [28], что съедобная часть мии может варьировать от 29 до 43 %. Такие весьма значительные колебания, по-видимому, обусловлены учетом (или не учетом) массы сифона, который может существенно повлиять на общую массу мягких тканей. В частности, по данным этих авторов, удельный вес может достигать 14,6 % от массы живого моллюска и может изменить соотношение различных частей тела.

Анализ наших данных показал, что с возрастом и увеличением размеров сырая масса тела мии (без учета сифона) возрастала, а среднее соотношение W_m/W составляло около 29–30 %, т. е. было более близким к материалам последних авторов. В то же время с учетом массы сифона сырая масса мяса может увеличиться на 8,5 %, т. е. до 39 % (при определенных технологических условиях обработки сифон также может использоваться в пищу). Эта величина заметно ниже значений, приведенных американскими авторами [28], но и экологические условия Чезапикского залива и Азовского моря существенно различаются, поэтому и темп роста отдельных частей и целого моллюска может существенно изменяться.

В связи с полученными данными представляло интерес оценить относительную массу мантийной жидкости (W_{mj}/W) моллюска. При проведении биологического анализа двустворчатых моллюсков многими исследователями этот компонент часто вообще не учитывается, хотя он и является важнейшей составной частью живого организма, тесно связанной с обменом веществ [22, 29]. Обнаружено, что с возрастом и увеличением размеров мии масса мантийной жидкости также имела отчетливую тенденцию к увеличению, однако среднее значение массы мантийной ткани относительно живой массы мии (W_{mj}/W) было не столь велико и составляло около 20 %. Значение стандартного отклонения (σ) было равным 0,069, с колебанием минимального и максимального значений W_{mj}/W в пределах 0,18–0,63.

Кроме этого, нами также была исследована взаимосвязь сухой (W_s) и сырой (W_m) массы тела песчаной ракушки (таблица). Этот вопрос имеет важное значение при изучении физиолого-биохимического состояния моллюсков, а именно при оценке индекса кондиционных показателей моллюсков, энергетического баланса особей, потока энергии в популяции и при решении других вопросов. Из приведенной выше таблицы видно, что соотношение W_c/W_m в среднем равно 0,189, или 18,9 % от сырого вещества мягкой ткани мии, что достаточно близко к общепринятым данным, равным 20 % сухого вещества от сырой массы моллюсков [30].

Приведенные материалы аллометрического анализа могут использоваться для сравнения популяций мии в различных районах Азово-Черноморского бассейна.

ВЫВОДЫ

1. Исследованы особенности аллометрического роста разных частей тела мии — длины, высоты и толщины мии, ее общей массы и массы ее отдельных частей: раковины, мягких тканей (сырая и сухая масса), сифона и мантийной жидкости, — в процессе ее роста в Азовском море.
2. В процессе линейного роста соотношение длины и высоты мии характеризуется изометрией, тогда как выпуклость связана с длиной положительной аллометрией, со степенным коэффициентом регрессии, равным 1,16.
3. Определены коэффициенты взаимосвязи высоты с общей (живой) массой моллюсков, которая передается степенной функцией с коэффициентами пропорциональности и регрессии, соответственно, равными $1,64 \cdot 10^{-4}$ и 2,90.
4. Приведены зависимости массы раковины (W_r), сырой (W_m) и сухой (W_s) массы тела, сифона (W_s), а также мантийной жидкости (W_{mj}) от общей массы тела. Показано, что масса раковины в среднем составляет около 39 %, сырая масса тела — 30 %, масса сифона — 8,5 %, тогда как удельный вес мантийной жидкости составляет 23 % от массы целого моллюска.
5. Представленные материалы морфометрического анализа могут использоваться в качестве исходных данных для сравнительной оценки популяций мии в различных районах Азовского и Черного морей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Abraham B.J., Dillon P.L. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (mid-Atlantic). Softshell clam // Biological Report No. 82 (11.68). TREL-82-4. Lafayette: U.S. Fish and Wildlife Service, National Wetland Research Center Publ., U.S. Army Corps of Engineers, Coastal Ecology Group, Waterways Experiment Station Publ., 1986. 18 p.
2. Baker P., Mann R.L. Habitat requirements for the softshell clam, *Mya arenaria* in the Chesapeake Bay // Special Scientific Report No. 125. Williamsburg: Virginia Institute of Marine Science Publ., College of William and Mary Publ., 1990. 35 p. doi: 10.25773/v5-jc3f-tk19.
3. Бешевли Л.Е., Колягин В.А. О находке моллюска *Mya arenaria* (Bivalvia) в северо-западной части Черного моря // Вестник зоологии. 1967. № 3. С. 82–84.
4. Савчук М.Я. Распространение и некоторые особенности биологии двустворчатого моллюска *Mya arenaria* L. в прибрежном мелководье северо-западной части Черного моря и в лиманах // Океанология. 1970. Т. 10, вып. 3. С. 521–528.
5. Савчук М.Я. Акклиматизация двустворчатого моллюска *Mya arenaria* L. в Черном море // Биология моря. 1976. № 6. С. 40–45.
6. Савчук М.Я. *Mya arenaria* L. — новый элемент в фауне Азовского моря // Вестник зоологии. 1980. № 5. С. 11–15.
7. Губанов Е.П., Гетманенко В.А. Мия Азовского моря: экологические аспекты и промысловое значение // Рыбное хозяйство Украины. 2007. № 5 (52). С. 16–20.
8. Гетманенко В.А., Губанов Е.П. Мия (*Mya arenaria*) и скафарка (*Scapharca cornea*) — перспективные объекты морской аквакультуры // Современное состояние рыбного хозяйства: проблемы и пути решения : матер. Междунар. науч.-пед. конф. (г. Херсон, 12–13 февраля 2008 г.). Херсон: Олди-плюс, 2008. С. 144–147.
9. Gerasimova A.V., Martynov F.M., Filippova N.A., Maximovich N.V. Growth of *Mya arenaria* L. at the northern edge of the range: heterogeneity of soft-shell clam growth characteristics in the White Sea // Helgoland Marine Research. 2016. Vol. 70. 14 p. doi: 10.1186/s10152-016-0457-8.
10. Schaffer F., Zettler M.L. The clam siphon as indicator for growth indices in the soft-shell clam *Mya arenaria* // Helgoland Marine Research. 2007. Vol. 61, no. 1. P. 9–16. doi: 10.1007/s10152-006-0049-0.
11. Zenetos A., Pancucci-Papadopoulou M.A., Zogaris S., Papastergiadou E., Vardakas L., Aligizaki K., Economou A.N. Aquatic alien species in Greece: tracking sources, patterns and effects on the ecosystem // Journal of Biological Research-Thessaloniki. 2009. Vol. 12. P. 135–172.
12. Cardoso J.F.M.F., Witte J.I.J., van der Veer H.W. Differential reproductive strategies of two bivalves in the Dutch Wadden Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2009. Vol. 84, issue 1. P. 37–44. doi: 10.1016/j.ecss.2009.05.026.
13. Максимович Н.В. Особенности экологии и биоэнергетические свойства популяций *Mya arenaria* L. (Bivalvia) в губе Чупа // Вестник Ленинградского государственного университета. Серия 3: Биология. 1978. № 21. С. 28–36.
14. Наумов А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. СПб: Изд-во Зоологического института РАН, 2004. 367 с.
15. Miac J., Groth M., Wolowicz M. Seasonal changes in the *Mya arenaria* (L.) population from Inner Puck Bay // Oceanologia. 1997. Vol. 39, no. 2. P. 177–195.
16. Lasota R., Kucharska K., Miac J., Wolowicz M. Comparative study of ecophysiological and biochemical variation between the Baltic and North Sea populations of the invasive soft shell clam *Mya arenaria* (L. 1758) // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2014. Vol. 43, no. 3. P. 303–311. doi: 10.2478/s13545-014-0145-8.
17. Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне / Под ред. С.П. Воловика, И.Г. Корпаковой. Краснодар: Изд-во АЗНИИРХ, Просвещение-Юг, 2005. С. 50–78.
18. Фроленко Л.Н. Характеристика зообентоса северо-восточной части Черного моря в современный период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна : сб. науч. тр. (2006–2007 гг.) АЗНИИРХ / Под ред. С.А. Агапова. Ростов-н/Д.: Изд-во АЗНИИРХ, 2008. С. 180–188.
19. Колючкина Г.А., Семин В.Л. Характеристика биологического разнообразия. Макрозообентос // Экологический атлас. Черное и Азовское моря. М.: Изд-во НК «Роснефть», изд-во Арктического научного центра, изд-во Фонда «Национальное интеллектуальное развитие», 2019. С. 157–177.
20. Жаворонкова О.Д., Чибич Н.В. Характеристика аллометрии песчаной ракушки — мии (*Mya arenaria* L.), акклиматизированной в Черном море // Рыбохозяйственные исследования на внутренних водоемах: тезисы докл. II Всерос. молодежной конф. (г. Санкт-Петербург, 19–21 апреля 2016 г.). СПб: Изд-во Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, 2016. С. 93–98.
21. Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. К.: Наукова думка, 1983. 206 с.
22. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб: Наука, 2013. 353 с.
23. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1986. 343 с.

24. Шокина Ю.В., Кравец П.П., Луцык П.В. Оценка теххимических свойств двустворчатого моллюска *Mya arenaria* как перспективного объекта промысла и аквакультуры акватории Кандалакшского залива // Вестник Московского государственного технического университета им. Н.Э. Баумана. Серия: Естественные науки. 2015. Т. 118, № 18. С. 667–671.
25. Feder H.M., Paul A.J. Age, growth and size-weight relationships of the soft-shelled clam, *M. arenaria*, in Prince William Sound, Alaska // Proceedings of the National Shellfisheries Association. 1974. Vol. 64. P. 45–52.
26. Gerasimova A.V., Maximovich N.V., Filippova N.A. Cohort life tables for a population of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in the White Sea // Helgoland Marine Research. 2015. Vol. 69. P. 147–158. doi: 10.1007/s10152-014-0423-2.
27. Newell C.R., Hidu H. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam *Mya arenaria* L. // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1982. Vol. 65, issue 3. P. 285–295.
28. Wheaton F.W., Schaffer G.U., Ingling A.L., Douglass L.W. Physical properties of soft shell clams, *Mya arenaria* // Aquacultural Engineering. 2008. Vol. 38, issue 3. P. 181–188. doi: 10.1016/j.aquaeng.2008.03.002.
29. Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 121–130.
30. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
4. Savchuk M.Ya. Rasprostranenie i nekotorye osobennosti biologii dvustvorchatogo molluska *Mya arenaria* L. v pribrezhnom melkovod'e severo-zapadnoy chasti Chernogo morya i v limanakh [Distribution and some biological peculiarities of bivalve mollusk *Mya arenaria* in coastal shoals of Northwestern Black Sea]. *Okeanologiya* [Oceanology], 1970, vol. 10, issue 3, pp. 521–528. (In Russian).
5. Savchuk M.Ya. Akklimatizatsiya dvustvorchatogo molluska *Mya arenaria* L. v Chernom more [Acclimatization of the bivalve mollusc *Mya arenaria* L. in the Black Sea]. *Biologiya morya* [Russian Journal of Marine Biology], 1976, no. 6, pp. 40–45. (In Russian).
6. Savchuk M.Ya. *Mya arenaria* L. — novyy element v faune Azovskogo morya [*Mya arenaria* L. as the new element in fauna of Azov Sea]. *Vestnik zoologii* [Zoological Herald], 1980, no. 5, pp. 11–15. (In Russian).
7. Gubanov E.P., Getmanenko V.A. Miya Azovskogo morya: ekologicheskie aspekty i promyslovoe znachenie [Soft-shell clam of the Azov Sea: ecological aspects and commercial value]. *Rybnoe khozyaystvo Ukrainy* [Fishing Industry of Ukraine], 2007, no. 5 (52), pp. 16–20. (In Russian).
8. Getmanenko V.A., Gubanov E.P. Miya (*Mya arenaria*) i skafarka (*Scapharca cornea*) — perspektivnye ob"ekty morskoy akvakul'tury [Soft-shell clam (*Mya arenaria*) and ark clam (*Scapharca cornea*) as promising targets of marine aquaculture]. In: *Sovremennoe sostoyanie rybnogo khozyaystva: problemy i puti resheniya: materialy Mezhdunarodnoy nauchno-pedagogicheskoy konferentsii (g. Kherson, 12–13 fevralya 2008 g.)* [Present state of fisheries: problems and ways to solve them. Proceedings of the International Research and Educational Conference (Kherson, 12–13 February, 2008)]. Kherson: Oldi-plyus [Oldy-Plus], 2008, pp. 144–147. (In Russian).
9. Gerasimova A.V., Martynov F.M., Filippova N.A., Maximovich N.V. Growth of *Mya arenaria* L. at the northern edge of the range: heterogeneity of soft-shell clam growth characteristics in the White Sea. *Helgoland Marine Research*, 2016, vol. 70, 14 p. doi: 10.1186/s10152-016-0457-8.
10. Schaffer F., Zettler M.L. The clam siphon as indicator for growth indices in the soft-shell clam *Mya arenaria*. *Helgoland Marine Research*, 2007, vol. 61, no. 1, pp. 9–16. doi: 10.1007/s10152-006-0049-0.
11. Zenetos A., Pancucci-Papadopoulou M.A., Zogaris S., Papastergiadou E., Vardakas L., Aligizaki K., Economou A.N. Aquatic alien species in Greece: tracking sources, patterns and effects on the ecosystem. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 2009, vol. 12, pp. 135–72.
12. Cardoso J.F.M.F., Witte J.I.J., van der Veer H.W. Differential reproductive strategies of two bivalves in the Dutch Wadden Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf*

REFERENCES

1. Abraham B.J., Dillon P.L. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (mid-Atlantic). Softshell clam. In: *Biological Report No. 82 (11.68). TR EL-82-4*. Lafayette: U.S. Fish and Wildlife Service, National Wetland Research Center Publ., U.S. Army Corps of Engineers, Coastal Ecology Group, Waterways Experiment Station Publ., 1986, 18 p.
2. Baker P., Mann R.L. Habitat requirements for the softshell clam, *Mya arenaria* in the Chesapeake Bay. In: *Special Scientific Report No. 125*. Williamsburg: Virginia Institute of Marine Science Publ., College of William and Mary Publ., 1990, 35 p. doi: 10.25773/v5-jc3f-tk19.
3. Beshevli L.E., Kolyagin V.A. O nakhodke molluska *Mya arenaria* (Bivalvia) v severo-zapadnoy chasti Chernogo morya [On finding mollusk *Mya arenaria* L. (Bivalvia) in the north-west part of the Black Sea]. *Vestnik zoologii* [Zoological Herald], 1967, no. 3, pp. 82–84. (In Russian).

- Science*, 2009, vol. 84, issue 1, pp. 37–44. doi: 10.1016/j.ecss.2009.05.026.
13. Maksimovich N.V. Osobennosti ekologii i bioenergeticheskie svoystva populyatsiy *Mya arenaria* L. (Bivalvia) v gube Chupa [Ecological peculiarities and bioenergy of the populations of *M. arenaria* L. (Bivalvia) in the Chupa Bay]. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 3: Biologiya* [Herald of Pushkin Leningrad State University. Biology], 1978, no. 21, pp. 28–36. (In Russian).
 14. Naumov A.D. Dvustvorchatye mollyuski Belogo morya. Opyt ekologo-faunisticheskogo analiza [Bivalves of the White Sea. Experience of ecologic-faunistic analysis]. Saint-Petersburg: Zoologicheskii institut RAN [Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences] Publ., 2004, 367 p. (In Russian).
 15. Miac J., Groth M., Wolowicz M. Seasonal changes in the *Mya arenaria* (L.) population from Inner Puck Bay. *Oceanologia* [Oceanology], 1997, vol. 39, no. 2, pp. 177–195.
 16. Lasota R., Kucharska K., Miac J., Wolowicz M. Comparative study of ecophysiological and biochemical variation between the Baltic and North Sea populations of the invasive soft shell clam *Mya arenaria* (L. 1758). *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2014, vol. 43, no. 3, pp. 303–311. doi: 10.2478/s13545-014-0145-8.
 17. Metody rybokhozyaystvennykh i prirodookhrannykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom bassejne [Methods of fisheries and conservation research in the Azov-Black Sea Basin]. S.P. Volovik, I.G. Korpakova. (Eds.). Krasnodar: AzNIIRKH Publ., Prosveshchenie-Yug [Awareness-South], 2005, pp. 50–78. (In Russian).
 18. Frolenko L.N. Kharakteristika zoobentosa severo-vostochnoy chasti Chernogo morya v sovremennyy period [Characteristics of zoobenthos of the north-eastern part of the Black Sea in the present-day period]. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaystva i okhrany rybokhozyaystvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo bassejna : sbornik nauchnykh trudov (2006–2007) AzNIIRKH* [The main problems of fisheries and protection of waterbodies with fisheries in the Azov and Black Sea Basin. Collection of research papers of AzNIIRKH (2006–2007)]. S.A. Agapov. (Ed.). Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 2008, pp. 180–188. (In Russian).
 19. Kolyuchkina G.A., Semin V.L. Kharakteristika biologicheskogo raznoobraziya. Makrozoobentos [Characterization of biological diversity. Macrozoobenthos]. In: *Ekologicheskii atlas. Chernoe i Azovskoe morya* [Environmental atlas. Black and Azov Seas]. Moscow: NK “Rosneft” [Rosneft Oil Company] Publ., Arkticheskii nauchnyy tsentr [Arctic Research Center] Publ., Fond “Natsional'noe intellektual'noe razvitie” [National Intellectual Development Foundation] Publ., 2019, pp. 157–177. (In Russian).
 20. Zhavoronkova O.D., Chibich N.V. Kharakteristika allometrii peschanoy rakushki — mii (*Mya arenaria* L.), akklimatizirovannoy v Chernom more [Characteristics of sand shell allometry — sand gaper (*Mya arenaria* L.), acclimatized in the Black Sea]. In: *Rybokhozyaystvennyye issledovaniya na vnutrennikh vodoemakh : tezisy dokladov II Vserossiyskoy molodezhnoy konferentsii (g. Sankt-Peterburg, 19–21 aprelya 2016 g.)* [Fisheries research in inland water bodies. Abstracts of the 2nd All-Russian Youth Conference (Saint-Petersburg, 19–21 April, 2016)]. Saint-Petersburg: Gosudarstvennyy nauchno-issledovatel'skiy institut ozernogo i rechnogo rybnogo khozyaystva im. L.S. Berga [Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries] Publ., 2016, pp. 93–98. (In Russian).
 21. Zaika V.E. Sravnitel'naya produktivnost' gidrobiontov [Comparative productivity of aquatic organisms]. Kiev: Naukova dumka [Scientific Thought], 1983, 206 p. (In Russian).
 22. Alimov A.F., Bogatov V.V., Golubkov S.M. Produktsionnaya gidrobiologiya [Production hydrobiology]. Saint-Petersburg: Nauka [Science], 2013, 353 p. (In Russian).
 23. Lakin G.F. Biometriya [Biometry]. Moscow: Vysshaya shkola [Higher School], 1986, 343 p. (In Russian).
 24. Shokina Yu.V., Kravets P.P., Lutsyk P.V. Otsenka tekhnokhimicheskikh svoystv dvustvorchatogo mollyuska *Mya arenaria* kak perspektivnogo ob'ekta promysla i akvakul'tury akvatorii Kandalakshskogo zaliva [Evaluation of techno-chemical properties of the bivalve mollusk *Mya arenaria* as prospective fishery and aquaculture object of the Kandalaksha Bay]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta im. N.E. Baumana. Seriya: Estestvennye nauki* [Herald of the Bauman Moscow State Technical University. Series Natural Sciences], 2015, vol. 118, no. 18, pp. 667–671. (In Russian).
 25. Feder H.M., Paul A.J. Age, growth and size-weight relationships of the soft-shelled clam, *M. arenaria*, in Prince William Sound, Alaska. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 1974, vol. 64, pp. 45–52.
 26. Gerasimova A.V., Maximovich N.V., Filippova N.A. Cohort life tables for a population of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in the White Sea. *Helgoland Marine Research*, 2015, vol. 69, pp. 147–158. doi: 10.1007/s10152-014-0423-2.
 27. Newell C.R., Hidu H. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam *Mya arenaria* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1982, vol. 65, issue 3, pp. 285–295.
 28. Wheaton F.W., Schaffer G.U., Ingling A.L., Douglass L.W. Physical properties of soft shell clams, *Mya arenaria*. *Aquacultural Engineering*, 2008, vol. 38,

- issue 3, pp. 181–188. doi: 10.1016/j.aquaeng.2008.03.002.
29. Fokina N.N., Nefedova Z.A., Nemova N.N. Biokhimicheskie adaptatsii morskikh dvustvorchatykh mollyuskov k anoksii (obzor) [Biochemical adaptations of marine bivalves to anoxic conditions (review)]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]*, 2011, no. 3, pp. 121–130. (In Russian).
30. Alimov A.F. Funktsional'naya ekologiya presnovodnykh dvustvorchatykh mollyuskov [Functional ecology of freshwater bivalves]. Leningrad: Nauka [Science], 1981, 248 p. (In Russian).

Поступила 12.08.2020

Принята к печати 07.09.2020