

Rapana venosa (Valenciennes, 1846) залива Донузлав и прилегающей акватории Чёрного моря

И.П. БОНДАРЕВ

Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Проспект Нахимова, 2, Севастополь, 299011, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ. E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

РЕЗЮМЕ. Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* включен в список 100 наиболее опасных инвазионных видов Чёрного моря, что определяет актуальность изучения локальных популяций вида в районах вселения. Впервые исследованная популяция рапаны в заливе Донузлав (С-З Крым) сформировалась одной из последних и отличается от популяций в других районах Черного моря. По результатам исследований в 2020 г. показаны характеристики популяционной структуры *R. venosa*, населяющей залив Донузлав и прилегающей морской акватории. Полученные данные сопоставлены с популяционными характеристиками рапаны из других районов Черного моря. Показано, что на этапе стабилизации метапопуляции сформировался фенотип приспособленной «нормы» *R. venosa* Черного моря.

[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32\(4\).1](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2022.32(4).1)

Rapana venosa (Valenciennes, 1846) in the Donuzlav Bay and adjacent Black Sea area

I.P. BONDAREV

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, 299011, Nakhimov Avenue 2, Sevastopol, RUSSIAN FEDERATION. E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

ABSTRACT. The predatory gastropod mollusk *Rapana venosa* is included in the list of the 100 most dangerous invasive species of the Black and Mediterranean Seas, which determines the relevance of studying the species' local populations in the areas of introduction. The first studied Rapa whelk population in Donuzlav Bay (NW Crimea) was one of the last to form and differs from populations in other areas of the Black Sea. Based on the results of studies in 2020, the characteristics of the population structure of *R. venosa* inhabiting the Donuzlav Bay and the adjacent marine area are shown. The data obtained are compared with the population characteristics of the Rapa whelk from other areas of the Black Sea. It is shown that at the stage of stabilization of the metapopulation, the phenotype of the adapted "norm" *R. venosa* of the Black Sea was formed.

Введение

Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) является одним из наиболее известных и успешных видов-вселенцев [Bondarev, 2010; Kantor, 2003; Xue *et al.*, 2018]. *R. venosa* включена в «Топ-100» наиболее опасных инвазионных видов Чёрного [Feneva, Kosyan, 2018] и Средиземного [Streftaris, Zenetos, 2006]

морей, что повышает актуальность изучения ее локальных популяций в районах вселения.

Впервые за пределами нативного ареала в северо-западной части Тихого океана *R. venosa* была обнаружена в Новороссийской бухте Черного моря в 1947 году [Drapkin, 1953]. Наличие в онтогенезе длительной стадии плавающей личинки (велигера) и толерантность к широкому спектру условий среды обитания позволили рапане довольно быстро расселиться на шельфе Черного моря [Chukhchin, 1984; Zolotarev, 1996; Bondarev, 2014]. По картам времени обнаружения рапаны в различных районах Азово-Черноморского бассейна по годам, северо-западная часть Черного моря, к которой примыкает район наших исследований, была колонизирована *R. venosa* одной из последних – в 1961–1968 гг. [Chukhchin, 1984; Bondarev, 2014]. Стадийность появления *R. venosa* в различных районах Черного моря определяется схемой черноморских течений [Bondarev, 2014], в соответствии с которой северо-запад моря расположен в стороне от основных круговоротов.

Время появления рапаны у северо-западных берегов Крыма и в заливе Донузлав не задокументировано. В 1961 г. гипергалинное озеро Донузлав было превращено в техногенный залив путем его соединения с морем по прорытому через песчаную пересыпь каналу. Первое исследование фауны залива Донузлав было проведено в 1981 г. За 20 лет фауна залива приобрела характерный для Чёрного моря состав бентоса, среди которого была обнаружена и рапана [Chukhchin, 1992]. Присутствие рапаны в бентосе Донузлава отмеча-

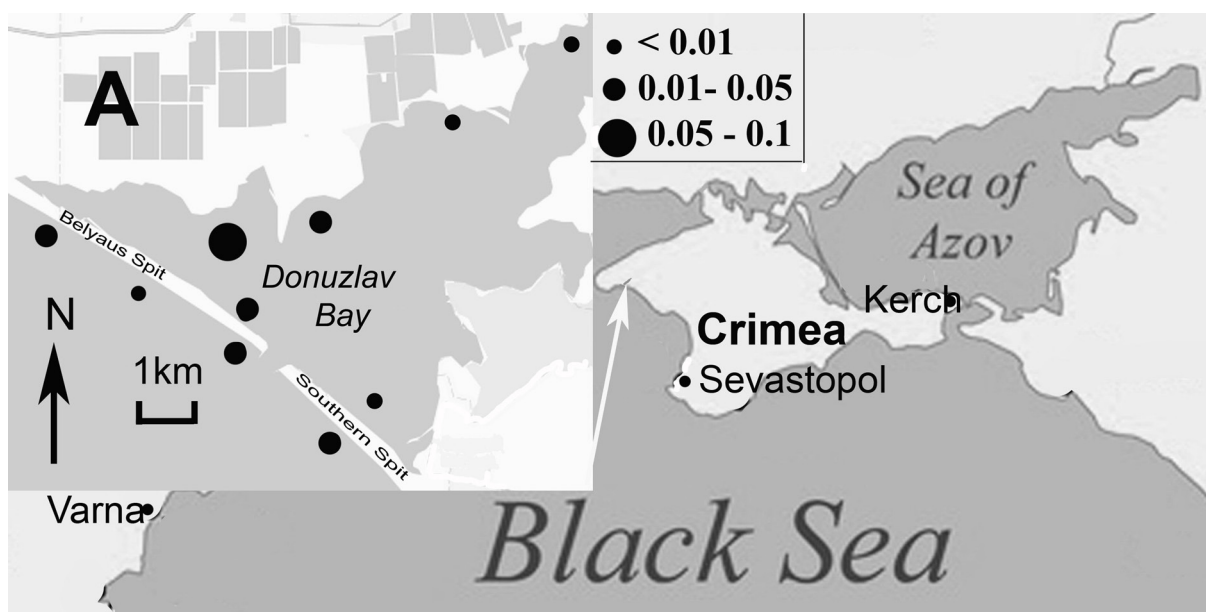


РИС. 1. Карта района исследований с указанием станций отбора проб (А) и плотности поселения *R. venosa* (экз./м²).

FIG. 1. Map of the study area with indication the sampling sites and the population density (А) of *R. venosa* (specimens/m²).

лось и в последующих исследованиях [Boltacheva *et al.*, 2002; Kosyan, 2013, 2016; Pereladov, 2013; Revkov *et al.*, 2021].

Полагалось, что распространение *R. venosa* ограничено районом близ пролива, соединяющего Донузлав с морем. Плотность её поселения на участке обнаружения составляла менее 0,01 экз./м², а кладки рапаны в заливе не были обнаружены. Эти обстоятельства позволили утверждать, что на этой акватории сопряжённой с Чёрным морем экспансия рапаны так и не произошла (пока), несмотря на обилие мидийных банок, живых реликтовых устричников и скоплений морского гребешка и на то, что солёность залива принципиально не отличается от солёности вод Чёрного моря [Pereladov, 2013, 2016].

В результате работ, проведенных нами в 2020 г. в заливе Донузлав и сопредельных водах Черного моря, установлено наличие полноценных локальных популяций *R. venosa*. Изучение ранее не исследованных популяций рапаны дает новую информацию о их структурных особенностях, а также о принципах их формирования и развития.

Основной целью данного исследования является описание популяционной структуры рапаны залива Донузлав и сопредельных вод Черного моря. Для этого рассмотрены: характер распределения, размерный, весовой, возрастной и половой состав популяций *R. venosa* в районе исследований. Поскольку исследуемые популяционные показатели зависят в значительной степени от обеспеченности пищей, изучен пищевой спектр *R. venosa* и оценена суммарная средняя биомасса

потенциальных объектов питания. Полученные данные сопоставлены с результатами изучения рапаны в других районах Черного моря.

Материал и методы

Залив Донузлав, расположенный на западном побережье Крыма (Рис. 1), ограничивает с юга Тарханкутский п-ов. Длина залива около 30 км, средняя ширина 5 км, самое широкое место (8,5 км) находится вблизи устья, отделенного от Черного моря песчаной пересыпью. В 1961 г. через пересыпь был прорыт канал шириной около 200 метров, в результате чего пересыпь разделилась на две песчаные косы. Северная часть бывшей пересыпи называется коса Беляус, а южная – Южная коса.

На большей части акватории современного залива солёность воды соответствует черноморской (17,5–18,2‰). Водообмен между морем и лиманом происходит практически по всей его акватории, захватывая водную толщу от поверхности до дна [Zuev, Boltachev, 1999].

В заливе преобладают глубины менее 3–5 м, в районе центральной котловины глубина достигает 28 м.

Грунты залива преимущественно представлены разнотернистыми песками в различной степени заиленными, в мелководных заливах и в наиболее глубоководной части – илами. На различной глубине по периметру водоема встречаются ракушечники и грядовые выходы твердых известковых песчаников в виде плит, отдельных обломков и каменных развалов.

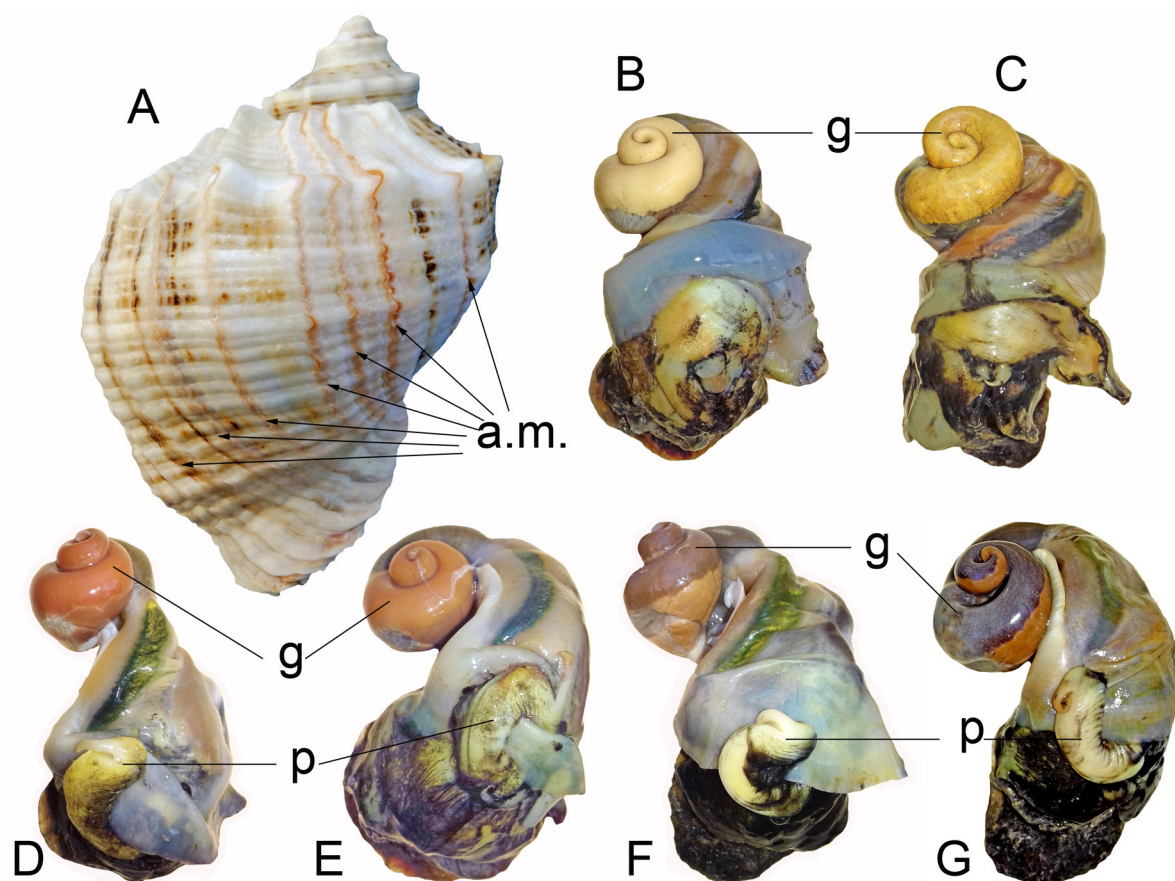


РИС. 2. Раковина *R. venosa* (A) с указанием стрелкой возрастных (нерестовых) меток (a.m.) и мягкое тело особей (B–G) с указанием гонад (g) и пениса (p): B, C – самки 4-х (B) и 10 (C) лет, D–G – самцы 4-х (D, E), 6 (F) и 11 (G) лет.

FIG. 2. Shell of *R. venosa* (A) with arrows indicating age (spawning) marks (a.m.) and soft body of individuals (B–G) with indication of gonads (g) and penis (p): B, C – females of 4 (B) and 10 (C) years old, D–G, males 4 (D, E), 6 (F) and 11 (G) years old.

С морской стороны Южной косы и косы Беляус пологий подводный склон является их подводным продолжением и покрыт песчаными отложениями с редкими небольшими выходами скального грунта и отдельными его обломками.

Распределение *R. venosa*, её потенциальных жертв и хищников исследовано визуально *in situ* от устьевой до кутовой части залива. Пробы бентоса были отобраны в июле-августе 2020 г., рапана собиралась с использованием легководолазного снаряжения totally с площади 1000 м² на каждой станции. Сбор проводился по трансектам в пределах отмеченного буйками прямоугольно участка акватории. На 6 станциях в заливе было собрано 298 экземпляров *R. venosa*, на морской стороне кос собрано 102 экземпляра на 4 станциях. Плотность поселения рапаны оценена по результатам сбора на каждой станции (Рис.1).

При исследовании каждой особи *R. venosa* определялись: высота раковины (SH) от апекса до окончания сифонального канала, сырая масса моллюска с раковиной (TW), пол (F – женский, M – мужской) и возраст особей. Возраст рапан

определялся по ежегодным нерестовым меткам (Рис. 2 – a.m.), с учетом наступления половой зрелости в возрасте 2 года [Chukhchin, 1961a,b, 1970; Bondarev, 2010]. Надежность этого метода определения возраста подтверждена данными изотопного анализа [Kosyan, Antipushkina, 2011]. Пол особей устанавливался по наличию / отсутствию пениса (Рис. 2) и цвету гонад: различных тонов желтого – у самок (Рис. 2 B, C), темно-оранжевого (Рис. 2D) и разных тонов коричневого – у самцов (Рис. 2 E–G) [Chukhchin, 1961a,b, 1970; Bondarev, 2015].

Молодь рапаны обычно укрывается в местах удаленных от зон питания и нереста половозрелых особей [Bondarev, 2010; Pereladov, 2013], что затрудняет их поиск, сбор и корректный количественный учет, поэтому в наших выборках учтены только половозрелые особи (2 года и старше). Такой метод часто применяется при исследовании популяционной структуры рапаны [Bondarev, 2010, 2011, 2014, 2016; Kosyan, 2013, 2016; Savini *et al.*, 2004].

Для определения количественного и таксо-



РИС. 3. *R. venosa*, SH – 103,4 мм, удерживающая жертву – *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) L – 40,0 мм, залив Донузлав, глубина 3,2 м.

FIG. 3. *R. venosa*, SH – 103.4 mm, holding prey – *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) L – 40.0 mm, Donuzlav Bay, depth 3.2 m.

номического состава потенциальных объектов питания *R. venosa* на каждой станции был собран макробентос с помощью рамки размером 1х1 м с поверхности твердого субстрата и водорослей, на рыхлых грунтах – вместе с поверхностным грунтом на толщину слоя 5 см с последующей промывкой через сито с диаметром отверстий 5 мм. Размер отверстий сита установлен на основе многолетних собственных исследований, позволивших скорректировать в сторону уменьшения, ранее приводимые данные о минимальных размерах двустворчатых моллюсков-жертв рапаны (10 мм) [Zolotaryov, Evchenko, 2010].

Спектр питания рапаны определен по непосредственно изъятым жертвам у питающихся особей (Рис. 3) [Bondarev, 2016; Kosyan, 2016; Zolotaryov, Evchenko, 2010].

У основных объектов питания *R. venosa* – двустворчатых моллюсков – измерялась длина створок (L).

Линейные размеры раковин моллюсков измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Определение сырой массы особей выполняли на электронных весах WLM-200 с точностью до 0,1 г.

Построение графиков, вычисление средних значений (M) и стандартного отклонения (σ) выполнено с помощью программ пакета MS Office Excel-v10.

Сокращения:

a.m. – возрастные (нерестовые) метки, пол

особей: F – женский, M – мужской, L – длина створок Bivalvia, SH – высота раковины *R. venosa*, TW – сырая масса моллюска с раковиной.

Min–max – минимальное–максимальное значение показателя, M – среднее значение, σ – стандартное отклонение, R^2 – коэффициент детерминации.

Результаты

В заливе Донузлав и в прилегающей морской акватории *R. venosa* была обнаружена на глубинах от 1,0 м до 5,0 м, большая часть сконцентрирована на глубине 2–3 м. Собранные особи рапаны были в процессе совокупления, формирования кладок, питания и перемещения по грунту.

Распределение рапаны – пятнистое, наибольшие её концентрации в июне – сентябре связаны с нерестом. Поэтому большая часть особей *R. venosa* собрана в местах, где находится твердый субстрат (выходы скальных пород или отдельные камни), на котором самки прикрепляют кладки. Субстратом для прикрепления кладок также служат, водоросли, предметы антропогенного происхождения, другие особи рапаны. В заливе на грунте, где присутствует живые рапаны, были обнаружены пустые раковины различного размера, вплоть до максимальных для района, мелкие раковины заселены раком-отшельником *Clibanarius erythropus* (Latreille, 1818).

Средняя биомасса *R. venosa* в исследованной части залива Донузлав составила 4,07 г/м², средняя плотность поселения – 32 экз./1000 м²; на прилегающей морской акватории – 1,06 г/м² и 26 экз./1000 м².

Половая структура *R. venosa* залива Донузлав характеризуется диспропорцией с преобладанием самцов – 57,7% против 42,3% самок (1,36:1). Соотношение полов в локальной популяции морской стороны кос составляет 1:1 (табл. 1).

Размер (SH) раковин и вес (TW) у половозрелых особей *R. venosa* Донузлава характеризуется широким диапазоном значений: 32,1–135,0 мм и 4,0–365,2 г. Диапазон значений SH и TW у особей рапаны, обитающей на морской стороне песчаных кос, существенно меньше: 44,9–86,2 мм и 11,0–130 г (Табл. 1).

Размерно-весовые характеристики самцов в обеих локальных популяциях имеют более высокие средние и максимальные значения (Табл. 1).

Размерная, весовая и возрастная структура популяций с учетом половой принадлежности представлена на Рис. 4.

В размерных группах с SH до 70 мм в обеих локальных популяциях преобладают самки, в группах рапаны более крупных размеров преобладают самцы. По мере увеличения размера раковины доля самцов увеличивается (Рис. 4 А,

Табл. 1. Размерно-весовые характеристики *R. venosa* залива Донузлав и прилегающей морской акватории с разделением по половой принадлежности: F – самки, M – самцы, N – количество особей, SH – высота раковины, TW – индивидуальный сырой вес, Min-max – минимальное - максимальное значение, *M* – среднее значение, σ – стандартное отклонение.

Table 1. Size and weight characteristics of *R. venosa* in the Donuzlav Bay and the adjacent marine area with division by sex: F – females, M – males, N – number of individuals, SH – shell height, TW – individual wet weight, Min-max – minimum - maximum value, *M* – average value, σ – standard deviation.

Район	Пол	N (%)	SH, мм			TW, г		
			Min-max	<i>M</i>	σ	Min-max	<i>M</i>	σ
Залив	F	126 (42,3)	32,1–126,0	82,8	18,6	4,0–335,1	107,5	76,7
	M	172 (57,7)	34,4–135,0	89,7	20,1	6,1–365,2	140,8	96,9
	F+M	298 (100)	32,1–135,0	86,6	19,8	4,0–365,2	126,8	90,3
Море	F	51 (50)	46,1–78,5	62,0	8,16	11,0–70,0	36,5	12,47
	M	51 (50)	44,9–88,6	64,2	9,98	14,0–130,0	45,1	23,94
	F+M	102 (100)	44,9–88,6	63,1	9,14	11,0–130,0	40,8	19,47

В), а в размерной группе с самыми крупными размерами (SH – 130 мм и более), самки отсутствуют (Рис. 4А).

Аналогичная тенденция характерна и для показателей массы особей (Рис. 4 С, D). В группе с индивидуальной массой до 50 г преобладают самки: в заливе – 54%, а в море – 57%. Во всех остальных весовых группах доминируют самцы, в группе с наибольшей индивидуальной массой (>100 г – в морской популяции и >350 г – в заливе), самки отсутствуют (Рис. 4 С, D).

Возраст особей в морской популяции достигал 10, в заливе – 16 лет. В возрастных группах 2–3 года соотношение полов близко паритетному в обеих популяциях. По мере увеличения возраста доля самцов возрастает, и в более старших группах преобладают самцы (Рис. 4 Е, F). При этом в популяции залива в группах 13 и 14 лет доля самцов и самок равна, а в возрасте 15 и 16 лет обнаружены только самки (Рис. 4Е). На морской стороне песчаных кос в группах восьми лет и старше самки отсутствуют (Рис. 4F).

Во всех возрастных категориях, за исключением самых старших, разброс значений размера (Рис. 5 А, В) и веса особей рапаны довольно значителен у обоих полов в обеих популяциях.

Наибольшая вариабельность размерных характеристик отмечена у особей обеих популяций возрастом до 4-х лет (Рис. 5 А, В). Для популяции залива наиболее показательной является возрастная группа 3 года, в которой размер SH варьирует от 32,4 мм до 109,5 мм (Рис. 5 А). Эта группа самая многочисленная (24,3% общей численности) в выборке.

В морской популяции наибольший разброс показателя SH (44,9–88,6 мм) зафиксирован в 4х летней возрастной группе, составляющей 24% общей численности выборки. Старшие возрастные группы (8–10 лет) представлены особями с показателями SH 61,5–65 мм (Рис. 3 В) близкими

средним для выборки значениям – 63,1 мм (Табл. 1).

Широкий диапазон значений TW особей характерен для большинства возрастных групп *R. venosa* залива Донузлав: 4,5–200,0 г (3 года), 14,0–209,2 г (4 года), 45,0–274,1 г (5 лет), 47,0–309,1 г (6 лет), 76,1–370,0 г (7 лет), 67,0–337,2 г (8 лет), 80,0–365,2 г (9 лет), 66,1–315,1 г (10 лет), 72,1–325,1 г (11 лет), 125,1–385,0 (12 лет). В самых старших возрастных группах (13–16 лет) количество особей резко снижается (Рис. 4Е) и диапазон значений TW сужается (Рис. 5С).

В морской популяции наибольшая вариабельность значений TW зафиксирована для возрастных групп 4 и 6 лет: 14,0–120,0 г и 44,1–130,0 г, соответственно. Количество особей *R. venosa* и диапазон значений TW в старших группах существенно ниже (Рис. 5D). Вес TW – 49,9 г самой старой особи – 10 летнего самца близок среднему значению для самцов морской популяции (45,1 г).

В заливе Донузлав было обнаружено 43 экземпляра (14,4% общего количества) *R. venosa*, питающихся *Bivalvia*. Биомасса потенциальных объектов питания на станциях в заливе составляла от 64,4 г/м² до 602,8 г/м² (*M* – 162,8 г/м², σ – 195,47). В спектре питания *R. venosa* залива обнаружено 12 видов *Bivalvia*, их размер (L) варьирует от 5,2 мм у *Lucinella divaricata* (Linnaeus, 1758) до 40,2 мм у *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789). Первое место по частоте встречаемости (34,8 %) среди жертв рапаны занимает *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758). Второе место занимает *Modiolus adriaticus* Lamarck, 1819 (25,5%). Далее следует *Polititapes aureus* (Gmelin, 1791) (9,4%), а остальные виды, включая *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Рис. 3), обнаружены в качестве жертв *R. venosa* по 1–2 раза (2,3%, 4,7%).

На исследованных участках примыкающей к заливу морской акватории обнаружено 16 (15,7%) экземпляров *R. venosa* с захваченными жертвами

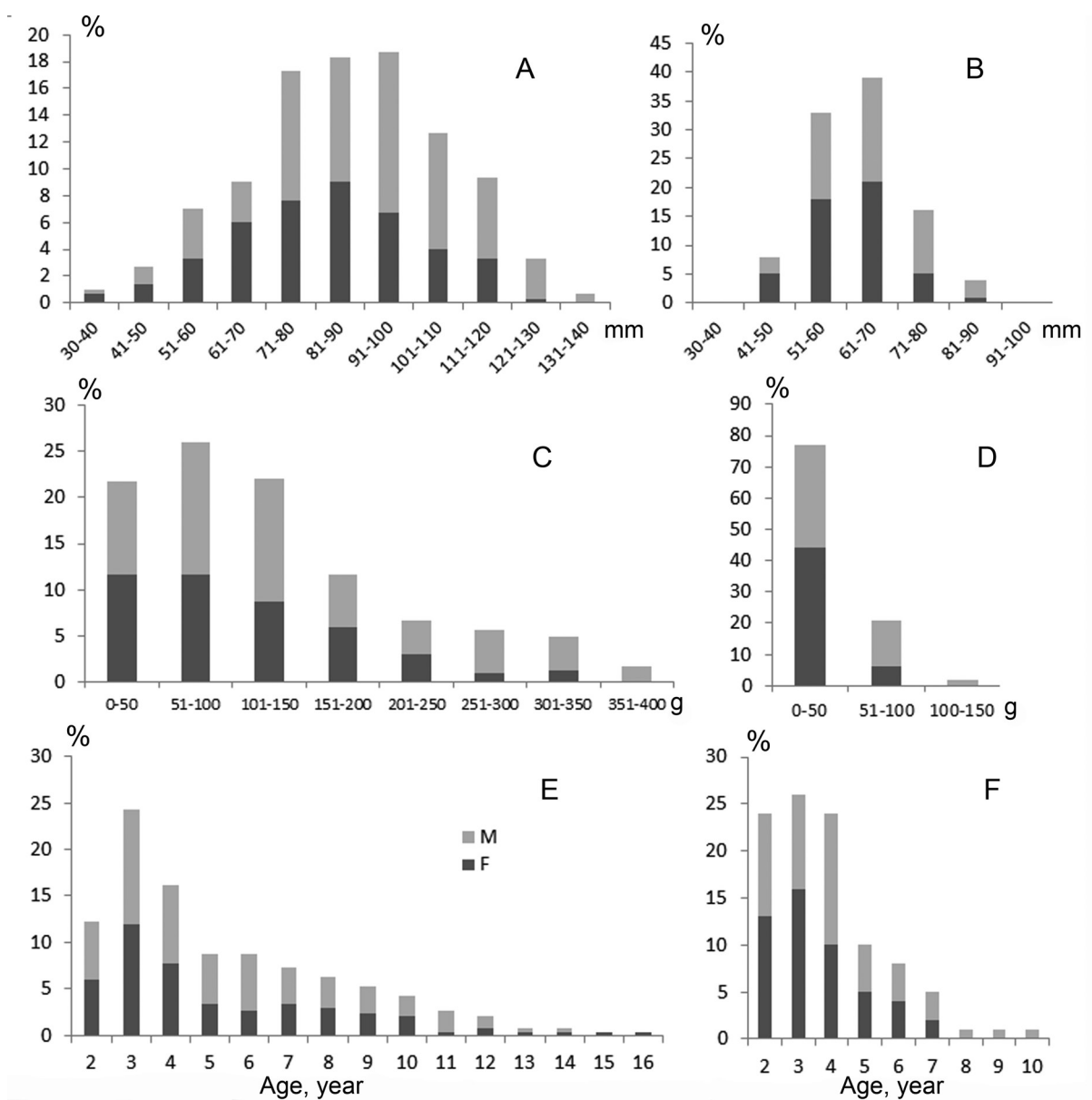


РИС. 4. Структура популяций *R. venosa* залива Донузлав (А, С, Е) и прилегающей морской акватории (В, D, F) с разделением групп по полу (F – самки, M – самцы): А, В – размерная, С, D – весовая, Е, F – возрастная.

FIG. 4. Population structure of *R. venosa* in Donuzlav Bay (A, C, E) and adjacent marine area (B, D, F) with division of groups by sex (F – females, M – males): A, B – size, C, D – weight, E, F – age.

(2 вида Bivalvia). Биомасса Bivalvia здесь составила 54,7–255 г/м² (M – 151,7 г/м², σ – 82,71). Объектами питания рапаны являлись *C. gallina* (69%; 7,2–26,5 мм) и *Donax trunculus* Linnaeus, 1758 (31%; 12,6–29,7 мм).

Обсуждение

Поскольку первое исследование бентоса в Донузлаве, при котором было установлено присутствие рапаны, было осуществлено в 1981 г., через 20 лет после соединения исходного гипер-

соленого озера с морем [Chukhchin, 1992], дата её вселения не установлена. Известно, что соленость вод залива стабилизировалась на уровне соответствующей таковой в прилегающих участках Черного моря (18–19‰) в 1971 г. [Zhugaylo *et al.*, 2018]. Такая соленость является комфортной для *R. venosa* и, вероятно, тогда же этот хищный моллюск мог обосноваться в бентосе Донузлава.

Относительно времени появления и даже наличия рапаны в прилегающей к заливу морской зоне в литературе данных нет. Но, судя по наличию в донном и прибрежном песке значительной

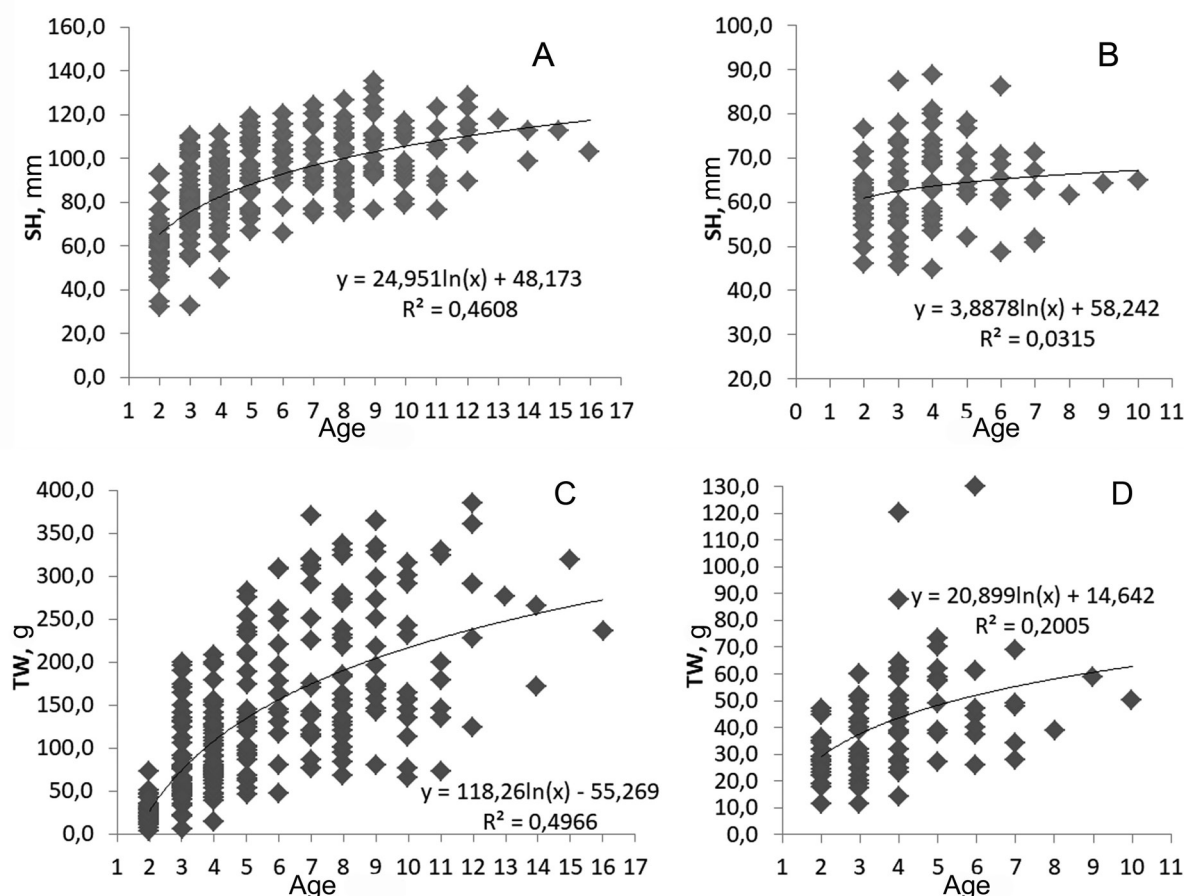


РИС. 5. Графики зависимости размера SH, мм (A, B) и веса TW, г (C, D) от возраста (годы) особей *R. venosa* залива Донузлав (A, C) и прилегающей морской акватории (B, D).

FIG. 5. Dependence plots of size SH, mm (A, B) and weight TW, g (C, D) on the age (years) of *R. venosa* specimens in Donuzlav Bay (A, C) and adjacent marine area (B, D).

доли обломков и раковин *Bivalvia*, пищевая база этой зоны на этапе колонизации *R. venosa* Черного моря была аналогичной современной, и вполне могла обеспечить локальную популяцию.

В публикации по результатам первого исследования бентоса Донузлава [Chukhchin, 1992] размер обнаруженных особей рапаны не указан. Средняя высота раковины, единично обнаруженных в 2007 г., особей рапаны составляла 86 мм, указывалось на отсутствие кладок, молоди и пустых раковин *R. venosa* [Pereladov, 2013]. Поскольку среди единичных особей, собранных в 2007 года не упомянуты значительно более мелкие и крупные особи, то можно предположить, что вышеуказанный средний размер несущественно отличается от крайних значений. В 2009–2012 гг. в Донузлаве на песчаном грунте собраны 60 особей *R. venosa* размером SH 30–79,9 мм возрастом 3–5 лет [Kosyan, 2013, 2016]. Средний размер раковин рапаны Донузлава из нашей выборки (SH – 86,6 мм) близок к размеру особей, обнаруженных в 2007 г. [Pereladov, 2013]. Но в

нашей выборке присутствуют особи с широким диапазоном высоты раковины SH от 32,1 мм до 135,0 мм. Особи *R. venosa* с SH – 100 мм и крупнее составляют 26% популяции Донузлава, что не характерно для современных популяций Черного моря.

Размерный диапазон рапаны из примыкающей к Донузлаву морской акватории 44,9–88,6 мм (Табл. 1) соответствует показателям характерным для современных популяций других районов Крыма, где наиболее распространены рапаны с раковинами размером SH 40–90 мм, а максимальный размер не превышает 100 мм [Bondarev, 2010, 2011, 2016].

На начальном этапе колонизации рапаной Черного моря особи размером более 100 мм не являлись редкостью [Bondarev, 2010; Pereladov, 2013]. Показательным является снижение максимальных размеров SH *R. venosa* Керченского пролива: 1960–70 гг. – 170 мм, 1980–90 гг. – 160 мм, 2000–10 гг. – 100 мм. Аналогичная тенденция характерна и для других районов Черного моря

[Pereladov, 2013]. До начала 90-х гг. в Керченском районе модальный размер SH *R. venosa* был 90–110 мм, в 1990–1994 гг. SH – 80–100 мм, в 1997–2000 гг. SH – 55–85 мм, в период 2001–2006 гг. SH составлял 50–90 мм [Evchenko, 2010]. По данным исследования 1581 особей *R. venosa* в юго-восточной части Чёрного моря у побережья Турции в январе – августе 2000 г. максимальный размер особей (SH) составлял 90,0 мм, при среднем – 53,82 мм [Saglam, Duzgunes, 2014].

Снижение темпов роста и явная тенденция к уменьшению размеров рапаны в Чёрном море были отмечены уже в конце 1950-х годов, что связывалось с уменьшением кормовой базы [Chukhchin, 1961 b,c].

К снижению размерного состава локальных популяций и всей метапопуляции Чёрного моря привёл переход *R. venosa* на преимущественное питание венеридами вследствие деградации мидиевого биоценоза [Bondarev, 2010, 2014]. Преобладание *C. gallina* зафиксирована и в рационе рапаны обеих исследованных нами популяций.

Большинство современных популяций рапаны у Крымского побережья состоят преимущественно из «карликовых» особей, размер (SH) которых в зрелом и старом возрасте не превышает 50–60 мм [Bondarev, 2010, 2011, 2016]. Однако, «карликовые» особи рапаны в массе отмечались уже в середине 1980-х гг. у берегов Кавказа при наличии доступной и обильной кормовой базы [Pereladov, 2013].

Возможность сосуществования обычной и карликовой морф в одной популяции подтверждена статистическими методами на материале собранном у берегов Румынии [Misu *et al.*, 2008] и Карадага (юго-восточный Крым) [Bondarev, 2010]. Наличие двух разноразмерных морф рапаны румынские коллеги предположительно объяснили следствием «эффекта основателя» двух волн вселения [Misu *et al.*, 2008]. Однако молекулярные исследования различных морф *R. venosa* в районах вселения показали их генетический мономорфизм, что свидетельствует об одной материнской линии в Чёрном море, при значительной генетической вариативности (110 гаплотипов) в нативном ареале [Chandler *et al.*, 2008; Xue *et al.*, 2018; Slynko *et al.*, 2020]. Показано, что морфологическая дивергенция *R. venosa* по размеру связана с трофической специализацией по видовому и размерному составу предпочитаемых объектов питания [Bondarev, 2010, 2015, 2016; Kosyan, 2013].

У рапаны залива Донузлав зафиксирован значительный диапазон размерно-весовых показателей (Табл. 1, Рис. 3 А, С; 4 А, С), как для популяции в целом, так и в большинстве возрастных групп, что свидетельствует о широком полиморфизме. Довольно заметный полиморфизм

по размерно-весовым характеристикам есть и у *R. venosa* соседней морской популяции (Табл. 1, Рис. 3 В, D; 4 В, D).

Популяция *R. venosa* залива Донузлав отличается от других современных локальных популяций Чёрного моря наличием крупных особей с SH 100–135 мм, которые составляют 26% общей численности выборки. Возможно, этот феномен является результатом более позднего заселения, чем в других районах Чёрного моря, и «реликтом» популяционной структуры свойственной начальному этапу формирования в новом местообитании. Также возможно, что эта особенность связана с хорошей обеспеченностью пищей, которая, возможно, улучшается в последние годы. В пользу последнего предположения свидетельствует отсутствие крупных (SH – 100–135 мм) особей в ранее проведенных сборах [Pereladov, 2013; Kosyan, 2013, 2016]. Но не исключено, что обнаружение нами крупноразмерных особей связано с более масштабными специализированными исследованиями.

Обеспеченность пищей *R. venosa* залива Донузлав достаточно хорошая, что способствует выживанию старых (10–16 лет) особей. Количество доступной пищи непосредственно в местах сбора рапаны превышает её биомассу в среднем в 40, до 150 раз (162,8–602,8 г/м² против 4,07 г/м²). На смежных участках залива, где рапана не была обнаружена, биомасса только мидий локально достигала 3–5 кг/м², что является перспективным ресурсом.

Пищевые ресурсы морской популяции близки по средним значениям (151,7 г/м²) показателям для Донузлава и превышают биомассу хищника примерно в 50–150 раз (54,7–255 г/м² против 1,06 г/м²).

В благополучной популяции рапаны, обитающей у о. Змеиный (северо-запад Чёрного моря) на поселениях *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, размер особей *R. venosa* в 2005–2012 гг. не превышал 90 мм, а вес – 130 г [Snigirov *et al.*, 2013]. Эти показатели очень близки тем, что присущи популяции *R. venosa* открытого моря перед заливом Донузлав и других локальных популяций Чёрного моря. Но плотность поселения рапаны у о. Змеиный составляла от 3 до 120 экз./м², а биомасса достигала 91 кг/м² [Snigirov *et al.*, 2008].

Учитывая вышеизложенное, нужно признать, что обеспеченность пищей и ее размер не являются достаточными условиями достижения *R. venosa* крупных размеров. Экспериментально показано, что *R. venosa* размером 99–110 мм из предложенных объектов выбирает не самые крупные, предпочитая особи 15–30 мм [Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006].

Половая структура также является показателем благополучия популяции и в норме соотно-

шение полов должно быть 1:1, что соответствует первичной пропорции у большинства гастропод и наблюдалось у рапаны Севастопольской бухты в конце 50-х годов XX века [Chukhchin, 1961a] и о. Змеиный в 2005–2012 гг. [Snigirov *et al.*, 2008]. Такое же соотношение самок/самцов установлено нами в локальной популяции открытого моря, примыкающего к заливу Донузлав. Соотношение полов F:M = 1:1,36 (F – 42,3%, M – 57,7%) в исследованной нами популяции залива также говорит о достаточно благоприятных условиях её существования. Сходные данные F:M приведены для популяции *R. venosa* Адриатического моря, где самки составляют 47% популяции, обитающей на песчаном и 43% – на скальном грунте [Savini *et al.*, 2004]. Доля самцов обычно превышает долю самок в большинстве современных популяций *R. venosa* Черного и Средиземного морей [Savini *et al.*, 2004; Saglam *et al.*, 2009; Bondarev, 2010, 2011, 2014, 2016; Evchenko, 2010]. Соотношение F:M для популяций Крымского полуострова в среднем составляет 1:1,85 (F – 35%, M – 65%), иногда (в 2002 г в Керченском регионе) достигая 1:4,5 (F – 18%, M – 82 %) [Bondarev, 2011]. Диспропорция F:M = 1:1,6 установлена для *R. venosa* турецкого побережья Чёрного моря [Saglam *et al.*, 2009]. Преобладание самцов в популяциях рапаны, вероятно, объясняется тем, что самки несут большие энергетические затраты по воспроизведению потомства, формируя кластер коконов, заполненных яйцами [Chukhchin, 1970]. Компенсация повышенных затрат энергии возможна только при наличии достаточной пищевой базы. Дефицит питания приводит к повышенной смертности среди самок преимущественно старших возрастов, что и отражается в наблюдаемой диспропорции соотношения полов в популяциях *R. venosa* [Bondarev, 2010, 2016].

Возрастная структура обеих исследованных нами популяций свидетельствует об устойчивом состоянии, которое обеспечивается в первую очередь достаточно большим количеством молодых 2–3-летних особей: 52,8% – в заливе и 60% – в морской популяции. А наличие широкой возрастной линейки (Рис. 4 Е, F; 5), вплоть до старых 10–16-летних особей говорит о наличии стабильных условий, позволяющих им выживать. Общим для обеих популяций является то, что до самого старого возраста доживают особи близкого среднему для популяции размеру (Рис. 3 А, В). Такая же особенность отмечена и для других популяций Крыма [Bondarev, 2010, 2011] и объясняется меньшим, чем для крупных особей, количеством пищи, необходимой для поддержания жизнедеятельности, что может быть критичным фактором для старого организма. Средний размер SH старейших (10–16 лет) особей *R. venosa* популяции Донузлава составляет 102 мм, а самой

старой особи – 102,6 мм. Размер самой старшей особи (10 лет) рапаны популяции примыкающей к Донузлаву морской акватории – 65 мм. Эти показатели приблизительно соответствуют диапазону размерных характеристик особей большинства современных популяций *R. venosa* в Черном море и свидетельствуют о максимальной выживаемости такой морфы.

Учитывая то обстоятельство, что даже при высокой обеспеченности пищевыми ресурсами рост рапаны в большинстве случаев ограничен 90 мм как, например, у популяции о. Змеиного, частота обнаружения крупноразмерной морфы *R. venosa* в Черном море, вероятно, будет снижаться. Эта морфа, нередко встречавшаяся в Черном море на начальном этапе формирования метапопуляции и до настоящего времени составляющая часть популяции Донузлава, является проявлением гиперморфоза.

В результате естественного отбора сформировался фенотип, наиболее приспособленный к имеющимся условиям среды. На примере исследованных нами популяций и сравнительных данных, можно оценить размерно-весовой диапазон этого фенотипа «приспособленной «нормы»» вида по И.И. Шмальгаузену [Shmalgauzen, 1940] на этапе стабилизации метапопуляции *R. venosa* Черного моря.

Заключение

Локальные популяции *R. venosa* залива Донузлав и прилегающей морской акватории различаются по размерной, весовой, возрастной и половой структуре, а также по средней плотности поселения и биомассе.

Морская популяция имеет размерно-весовую структуру аналогичную таковой в современных популяциях большинства районов Черного моря. Размер особей достигает 88,6 мм, вес – 130 г, наибольший возраст достигает 10 лет. Половая структура имеет паритетное соотношение самок и самцов (1:1). Средняя плотность поселения составляет 0,026 экз./м², средняя биомасса 1,06 г/м².

Популяция *R. venosa* залива отличается от большинства современных черноморских популяций рапаны более широким диапазоном размерно-весовых и возрастных показателей. Максимальные значения размера особей составляют 135 мм, веса – 365,2 г, максимальный возраст – 16 лет. Соотношение полов в популяции характеризуется диспропорцией в пользу самцов – F:M = 1:1,36. Средняя плотность поселения составляет 0,032 экз./м², средняя биомасса – 4,07 г/м².

Присутствие в популяции залива Донузлав существенной доли (26%) довольно крупных (100–135 мм) особей – аномальное явление для

метапопуляции *R. venosa* Черного моря на современном этапе развития.

Большинство современных локальных популяций *R. venosa* Черного моря состоит из особей размером до 90 мм и весом – до 130 г, что, очевидно, отражает верхние значения размерно-весовых показателей фенотипа приспособленной «нормы» на этапе стабилизации всей метапопуляции.

Благодарности

Автор признателен главному редактору журнала *Ruthenica* д.б.н. Кантору Ю.И. за ценные замечания и рекомендации, следование которым позволило повысить качество статьи.

Работа выполнена по теме государственного задания ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана». Государственная регистрация № 121030100028-0.

Литература

- Boltacheva N.A., Kolesnikova E.A., Revkov N.K. 2002. Fauna of macrozoobenthos of the Donuzlav estuary (Black Sea). *Ekologiya Morya*, 62: 10–13 [in Russian].
- Bondarev I.P. 2010. Shell morphogenesis and intraspecific differentiation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 20(2): 69–90 [in Russian].
- Bondarev I.P. 2011. The current state of populations of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Crimean part of the areal. In: Eremeev V.N., Gaevskaya A.V., Shulman G.E., Zagorodnyaya Yu.A. (Eds). *Commercial bioresources of the Black and Azov seas. Chapter 5. The current state of zoo-resources in the benthic of the Azov-Black Sea basin*. NAN Ukrainy, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika: 177–189 [in Russian].
- Bondarev I.P. 2014. Dynamics of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) population in the Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 4(3): 42–56.
- Bondarev I.P. 2015. Sexual differentiation and variations sexual characteristics of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *International Journal of Marine Science*, 5(19): 1–10.
- Bondarev I.P. 2016. Structure of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) populations of Sevastopol bay (the Black Sea). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 1(3): 14–21 [In Russian].
- Chandler E., McDowell J., Graves J. 2008. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa*. *Molecular Ecology*, 17: 4079–4091.
- Chukhchin V.D. 1961a. Reproduction of rapana (*Rapana bezoar* L.) in the Black Sea. *Trudy Sevastopolskoi Biologicheskoi Stantsii*, Moscow: Izdatelstvo AN SSSR, 14: 163–168 [In Russian].
- Chukhchin V.D. 1961b. Growth of rapana (*Rapana bezoar* L.) in the Sevastopol Bay. *Trudy Sevastopolskoi Biologicheskoi Stantsii*, Moscow: Izdatelstvo AN SSSR, 14: 169–177 [In Russian].
- Chukhchin V.D. 1961c. Rapana (*Rapana bezoar* L.) on the Gudauta oyster bank. *Trudy Sevastopolskoi Biologicheskoi Stantsii*, Moscow: Izdatelstvo AN SSSR, 14: 178–187 [In Russian].
- Chukhchin V.D. 1970. *Functional morphology of Rapana*. Naukova Dumka, Kiev, 138 p. [In Russian].
- Chukhchin V.D. 1984. *Ecology of gastropods of the Black Sea*. Naukova Dumka, Kiev, 176 p. [In Russian].
- Chukhchin V.D. 1992. Formation of bottom biocenoses in the lake Donuzlav after connecting with the sea. *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya*. Kiev: Naukova Dumka: 217–225 [In Russian].
- Drapkin E.I. 1953. A new mollusc in the Black Sea. *Priroda*, 9: 92–95 [In Russian].
- Evchenko O.V. 2010. Biological characteristics and stock of *Rapana venosa* (Gastropoda: Murexidae) in the northeastern Black Sea. *Trudy VNIRO*. 48: 24–28 [In Russian].
- Feneva I.Yu., Kosyan A.R. 2018. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) Venochnaya rapana / Veined rapa whelk. In: Dgebuadze Yu. Yu., Petrosyan V.G., Hlyap L.A. (Eds). *The most dangerous invasive species in Russia (TOP-100)*. Moscow: KMK Scientific Publishing Association: 352–357 [In Russian].
- Kantor Yu.I. 2003. Biological and historical secrets of the rapana (*Rapana venosa*). *Priroda*, 5: 32–34 [In Russian].
- Kosyan A.R., Antipushkina Zh.A. 2011. Determination of *Rapana venosa* individuals' ages based on the $\delta^{18}\text{O}$ dynamics of the shell carbonates. *Oceanology*, 51(6): 1021–1028.
- Kosyan A.R. 2013. Comparative analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from different biotopes of the Black Sea based on its morphological characteristics. *Oceanology*, 53(1): 47–53.
- Kosyan A. 2016. Predation mechanisms of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in different biotopes along the Black Sea coast. *Marine Pollution Bulletin*, 102(2): 265–279.
- Micu S., Kelemen B., Mustata G. 2008. Current distribution and shell morphotypes of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Agigea 4 m littoral. *Analele Stiintifice ale Universitatii "Al. I. Cuza" Iasi, s. Biologie animal*, (54): 185–189.
- Pereladov M.V. 2013. Modern status and biological aspects of veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in the North-East Black Sea. *Promyslovyye vidy i ih biologiya. Trudy VNIRO*, 150: 8–20 [In Russian].
- Pereladov M.V. 2016. Biotope structure and current state of oyster (*Ostrea edulis*) settlements in Donuzlav Lake, Crimea Peninsula, Black Sea. *Promyslovyye vidy i ih biologiya. Trudy VNIRO*, 163: 36–47 [In Russian].
- Revkov N.K., Boltacheva N.A., Revkova T.N., Bondarenko L.V., Schurov S.V., Lukjanova L.F. 2021. Bottom fauna of lake Donuzlav under conditions of industrial sand mining. *Ekosystemy*, 27: 5–22 [In Russian].
- Saglam H., Duzgüneş E., Oğut H. 2009. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea

- (Gastropoda: Muricidae). *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 66: 1865–1867. DOI: 10.1093/icesjms/fsp184
- Saglam H., Duzgunes E. 2014. Biological parameters and feeding behaviour of invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846 in the south-eastern Black Sea of Turkey. *Journal of Coastal Life Medicine*, 2(6): 442–446.
- Savini D., Castellazzi M., Favruzzo M., Occhipinti A. 2004. The alien mollusk *Rapana venosa* in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology. *Chemical Ecology*, 20: 411–424.
- Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. 2006. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*, 60: 153–159.
- Shmalgauzen I. I. 1940. *Ways and laws of the evolutionary process*. Moscow-Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR, 229 p.
- Slynko E.E., Slynko Y.V., Rabushko V.I. 2020. Adaptive strategy of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) in the invasive population of the Black Sea. *Biosystems Diversity*, 28(1): 48–52. DOI: 10.15421/012008
- Snigirov S., Medinets V., Chichkin V., Sylantyev S. 2013. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea. *Aquatic Invasions*, 8(3): 289–297.
- Streftaris N., Zenetos A. 2006. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘worst invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 7: 87–118.
- Xue D.-X., Graves J., Carranza A., Sylantyev S., Snigirov S., Zhang T., Liu J.-X. 2018. Successful worldwide invasion of the veined rapa whelk, *Rapana venosa*, despite a dramatic genetic bottleneck. *Biological Invasions*, 20(11): 3297–3314.
- Zhugaylo S.S., Avdeeva T.M., Pugach M.N., Adzhumerov E.N. 2018. Current state of water quality and bottom sediments in Lake Donuzlav. *Vodnye bioresursy i sreda obitaniya*, 1(1): 32–38 [In Russian].
- Zolotarev V. 1996. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species. *PSZNI: Marine Ecology*, 17: 227–236.
- Zolotaryov P.N., Evchenko O.V. 2010. Some features of biology and assessment of the stock of *Rapana thomassiana thomassiana* (Gastropoda: Muricidae) in the northeastern part of the Black Sea in 1988–1994. *Voprosy rybolovstva*: 442–452 [In Russian].
- Zuev G.V., Boltachev A.R. 1999. Influence of underwater sand mining on the ecosystem of the Donuzlav estuary. *Ekologiya morya*, 48: 5–9 [In Russian].

