



УДК 594.3:591.557(262.5)

**КОНСОРТЫ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА
RAPANA VENOSA (VALENCIENNES, 1846) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ.
ЧАСТЬ III: MOLLUSCA (GASTROPODA)**

© 2018 г. **И. П. Бондарев, Н. К. Ревков**

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

Поступила в редакцию 25.10.2017. Принята к публикации 05.03.2018.

Данная работа — продолжение инвентаризации таксономического состава консортного сообщества *Rapana venosa*. Раковина крупной инвазивной гастроподы *R. venosa*, занявшей экологическую нишу терминального хищника бентосного сообщества, одновременно является привлекательным субстратом для различных гидробионтов-обрастателей и связанных с ними подвижных форм, среди которых — мелкие брюхоногие моллюски. Последние являются практически неучтённым звеном консорции *R. venosa*. Изучение данной группы в составе эпибионтов рапаны выполнено на материале, полученном в семи районах северной части Чёрного моря: 1 — Мамайя, побережье Румынии; 2 — северо-западное побережье Крыма, район м. Тарханкут; 3 — юго-западное побережье Крыма, Севастополь; 4 — Южный берег Крыма (ЮБК), Алушка; 5 — ЮБК, Ялта — Алушта; 6 — юго-восточный берег Крыма, Карадаг; 7 — Керченский пролив. Сбор рапаны в прибрежной зоне до глубины 15 м проведён с использованием легководолазного оборудования, в более глубоководной зоне (до 40 м) — дночерпателем «Океан-50» с борта НИС «Профессор Водяницкий». Гастроподы в качестве консортов рапаны обнаружены преимущественно в р-не 3, где в летне-осенний сезон 2015–2017 гг. проведены наиболее детальные работы и собрано около 90 % материала (1100 из 1216 особей *R. venosa*). Они представлены 14 видами 9 родов 6 семейств, из них 7 видов с кладками яиц. Их преимущественная локализация — в эпифитоне водорослевых обрастаний раковины, где моллюски-консорты могут формировать значительные скопления (более 60 особей). Непосредственно на раковине рапаны гастроподы обнаружены единично или небольшими группами — от 2–5 до 10 особей. Наиболее многочисленным и часто встречаемым (до 25 %) видом является *Bittium reticulatum* (Cerithiidae). Менее многочисленны *Tricolia pullus* (Phasianellidae) (5–10 %, в бухте Казачья — до 25 %) и *Rissoa splendida* (Rissoidae) (встречаемость в среднем около 10 %). Остальные виды обнаружены единично. Наибольшее видовое разнообразие и численность гастропод отмечены на глубине 4–10 м в консорции экоморфы *R. venosa* рыхлых грунтов — 14 видов; на скальной экоморфе рапаны, обитающей в зоне более высокой гидродинамики, — всего 2 вида. Наши исследования показывают, что экологическая роль инвазивного вида *R. venosa* не сводится к хищничеству. В частности, рапана способствует размножению, развитию и расселению других видов гастропод. В биотопе рыхлых грунтов с дефицитом твёрдого субстрата, необходимого для размножения многих видов гидробионтов, включая гастропод, *R. venosa* выступает в качестве фактора «оазисного» увеличения биологического разнообразия бентоса в целом.

Ключевые слова: консорция, *Rapana venosa*, Чёрное море, экология, эпибионты, Mollusca, Gastropoda

Хищная гастропода-вселенец *Rapana venosa* является самым крупным моллюском (до 175 мм) в современной экосистеме Чёрного моря [2]. На начальном этапе колонизации бассейна наиболее ярко проявилась способность рапаны к разрушительному воздействию на донные экосистемы. *R. venosa* считается крайне опасным инвазивным хищником [18], она фигурирует в списках основных причин уничтожения устричных банок [19], а также сокращения скаловых поселений мидии [18] и популяций

других видов двустворчатых моллюсков [10, 21]. *R. venosa* представляет потенциальную угрозу не только для двустворок, являющихся её основной пищей [2, 3, 20, 24]: рапана способна питаться представителями других видов гастропод [3, 20]. Сказанное выше отражает один из наиболее дискутируемых в литературе вопросов о роли «нежелательного» вселенца в новых для него условиях существования.

Получаемые в последние десятилетия данные свидетельствуют о том, что не всё так просто и однозначно в понимании роли рапаны в экономике прибрежных государств и влияния её как хищника на межгодовую и многолетнюю динамику аборигенных популяций моллюсков и бентоса в целом. С 1980-х гг. в странах черноморского региона рапана стала рассматриваться как объект коммерческого промысла. Её добыча превышает в отдельные годы добычу черноморской мидии [15]. Как оказалось, снижение показателей развития двустворчатых моллюсков группы фильтраторов-сестонофагов, отмечаемое после пика кризиса черноморской экосистемы конца 1980-х — начала 1990-х гг., также не всегда является результатом пресса хищной рапаны, но может быть следствием стабильного снижения трофности акваторий [16]. В исследованиях многолетней динамики бентоса Юго-Восточного Крыма (район Карадага) получены данные, которые указывают на наличие «мягкого» пресса хищника, не нарушающего общую структуру бентоса [14].

Результаты недавно выполненных исследований позволили расширить представления о современной экологической роли рапаны как ядра консорции эписионтов; на рыхлых грунтах в условиях дефицита твёрдого субстрата она выступает как фактор, способствующий «оазисному» увеличению биологического разнообразия бентоса [4, 5, 6, 8, 23]. Среди постоянных и временных обитателей макрозообентоса на раковине рапаны уже отмечены представители Porifera (1 вид), Cnidaria (2), Bryozoa (5), Chordata (5), Polyplacophora (3), Bivalvia (7 видов) [5, 6]. Следующим шагом, предпринятым в данной публикации, стало составление аннотированного списка группы брюхоногих моллюсков-консортов *R. venosa*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал и методики детально описаны в предыдущих работах [5, 6]. Дополнительно использованы сборы 2017 г. в бухтах Голубая (260 экз., глубины 4–6 м) и Казачья (100 экз., 3–5 м). Всего проанализирована консортная структура 1216 экз. *R. venosa* (табл. 1).

Таблица 1. Районы исследований в северной части Чёрного моря с указанием количества экземпляров *R. venosa* по датам сбора, глубинам и грунтам

Table 1. Studied regions in the northern part of the Black Sea, including *R. venosa* specimens number, sampling dates, sea depths and bottom grounds

№ п/п	Район	Кол-во экз.	Месяц, год	Глубина, м	Грунт
1	Пляж Мамайя	12	XI, 2008	0,0–1,5	песок
2	СЗЧМ	11	X–XI, 2010	19,5–25,0	ил с ракушей
3	Севастополь	980	VI–IX, 2015–2017	2,0–10,0	песок
		130	VI–IX, 2015–2017	1,5–4,0	скала
4	Алупка	25	IX, 2016	0,5–5,5	скала
5	Ялта — Алушта	2	X–XI, 2010	34,0, 40,0	ил
6	Карадаг	2	VI, 2007	3,0	скала
		14	X–XI, 2010	21,8–23,0	песчаный ил
7	Керчь	40	VII, 2012	8,0–15,0	илистый песок

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В предшествующих исследованиях в качестве консортов *R. venosa* в Чёрном море из гастропод указана только *Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758) [17]. В Адриатическом море в обрастаниях раковин *R. venosa* отмечены яйцевые капсулы *Tritia reticulata* (Linnaeus, 1758) и самой рапаны [23]. По нашим данным,

в составе консорции, ядром которой является *R. venosa*, брюхоногие моллюски представлены 14 видами 9 родов 6 семейств (табл. 2).

Таблица 2. Список таксонов Gastropoda консорции *R. venosa* и их встречаемость на раковинах экоморф рапаны рыхлых (1) и скальных (2) грунтов по глубинам

Table 2. The list of gastropod taxa in *R. venosa* consortium and their occurrence on the shells of the soft (1) and rocky (2) ground rapana ecomorphs depending on the depth

Таксон	Встречаемость		Глубина, м
	1	2	
<i>Giubbula adriatica</i>	+	-	2,0–4,0
<i>Tricolia pullus</i>	++	+	1,5–8,0
<i>Bittium reticulatum</i>	+++	++	1,5–15,0
<i>Calyptraea chinensis</i>	+	-	4,0–6,0
<i>Pusillina inconspicua</i> (= <i>Mutiturbocella inconspicua</i>)	+	-	3,5–4,0
<i>Pusillina lineolata</i>	+	-	2,5–6,0
<i>Rissoa membranacea</i>	+	-	2,5–6,0
<i>Rissoa parva</i>	+	-	2,5–6,0
<i>Rissoa splendida</i>	++	-	2,5–6,0
<i>Setia valvatoidea</i>	+	-	3,0
<i>Tritia reticulata</i> (= <i>Nassarius reticulatus</i>) — только яйцевые капсулы	+++	-	3,0–34,0
<i>Tritia (Cyclope) neritea</i>	+	-	4,0–8,0
<i>T. (Cyclope) pellucida</i>	+	-	4,0–6,0
<i>Odostomia</i> sp.	+	-	4,5

Примечание. Встречаемость гастропод на раковинах *R. venosa* оценивали по шкале: «-» — таксон не обнаружен, «+» — встречается редко (до 1 % выборки), «++» — нечасто (2–10 %), «+++» — часто (11–30 %)

Note. The occurrence of gastropods on the *R. venosa* shells was estimated by the following scale: “-” – taxon is not found, “+” – rarely found (1 % of the total sample), “++” – uncommon (2–10 %), “+++” – common (11–30 %)

Гастроподы в качестве эпибионтов *R. venosa* обнаружены нами преимущественно в р-не 3, где отобрано около 90 % исследованного материала. Наибольшее число видов и количество особей гастропод-консортов приходится на глубины 4,0–6,0 м. Эти данные находятся в соответствии с информацией по распределению моллюсков в эпифитоне, где их численность от глубины 1 м к глубине 5 м увеличивается почти в 10 раз, а биомасса возрастает более чем в 30 раз. Объясняется всё тем, что по мере роста глубины снижается воздействие прибойности, препятствующей оседанию личинок [12]. Этот же фактор лимитирует возможность удерживания подвижных гастропод на раковине рапаны и на её водорослевом обрастании.

Гастроподы присутствуют в консорции *R. venosa* преимущественно в составе эпифитона водорослевых обрастаний раковины, где могут образовывать скопления в несколько десятков (более 60) особей. Непосредственно на поверхности раковины отдельных рапан обнаружено до 10 экз. гастропод 1–4 видов. Преимущественное обнаружение большинства гастропод-консортов на водорослевом обрастании раковины рапаны объясняется их фитофагией [20].

Как и на макрофитах бентоса Чёрного моря в целом [12], брюхоногие моллюски составляют основную часть биомассы эпифитона на водорослевых обрастаниях *R. venosa*. По нашей оценке, таковые показатели биомассы не уступают, а в отдельных случаях существенно превосходят (186 г·кг⁻¹) средние значения биомассы обрастания макрофитов Чёрного моря (6–22 г·кг⁻¹) [12]. Максимальные численность (61 экз.) и биомасса (1,03 г) гастропод обнаружены нами на особи *R. venosa* с самым крупным кустиком бурой водоросли *Cladostephus spongiosus* (Hudson) C. Agardth, 1817 высотой 7 см из бухты Голубой (р-н 3, глубина 5 м). Расчётные значения численности (8714 экз.·кг⁻¹) и биомассы (147 г·кг⁻¹) эпифитных гастропод в нашем случае значительно превосходят соответствующие показатели развития (2520 экз.·кг⁻¹, 13,8 г·кг⁻¹), определённые для этого вида водорослей в севастопольской бухте Круглой (Омега) (р-н 3) [11]. Скопление гастропод на *C. spongiosus* объясняется тем, что этот вид водоросли

имеет сильно разветвлённый куст и его веточки опушены тонкими частыми короткими шиповидными отростками. Большая удельная поверхность данной водоросли способствует оседанию и удерживанию частичек детрита и развитию значительного количества диатомовых, которые являются основной пищей эпифитонных гастропод.

Семейство Trochidae. На песчаных рапанах в бухтах Голубая и Казачья (р-н 3) на глубинах 2–4 м обнаружены одиночно 18 экземпляров *Gibbula adriatica* (Philippi, 1844). Высота раковины гиббул не превышала 5,2 мм, вес — 0,021 г. Данный вид является растительноядным микрофагом и относится к зарослевым моллюскам [20]. В консорции его привлекают водорослевые обрастания рапаны, среди которых он находит диатомей, мелкие нитчатые водоросли и детрит.

Семейство Phasianellidae. Ювенильные и взрослые *Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758) на поверхности раковин рапаны отмечались и ранее (Юго-Восточный Крым, район Карадага, глубина 3–4 м) [17]. Триколия является растительноядным микрофагом и относится к зарослевым моллюскам [20]. Нами *T. pullus* обнаружена на глубинах 1,5–8,0 м в составе водорослевого обрастания и на раковинах песчаной и скальной рапаны. В консорции присутствуют как молодь (от 1,0 мм), так и взрослые особи триколии с высотой раковины до 7,5 мм. Их максимальная численность (11 экз.) обнаружена на кустике бурой водоросли *Cladostephus spongiosus* (см. выше). Обычно в консорции присутствуют 1–2, реже 3–8 особей триколии при частоте встречаемости в разных бухтах 5–10 %. В сборах 2017 г. в бухте Казачьей (р-н 3) на глубинах 2–4 м обнаружено максимальное количество триколии с встречаемостью 25 %, что не изменяет, однако, обобщённый статус обнаружения данного вида в консорции рапаны (табл. 2) Для триколии характерен широкий полиморфизм рисунка и окраски раковины (рис. 1). При этом на одной рапане могут присутствовать различные её морфы (рис. 1 А, F).

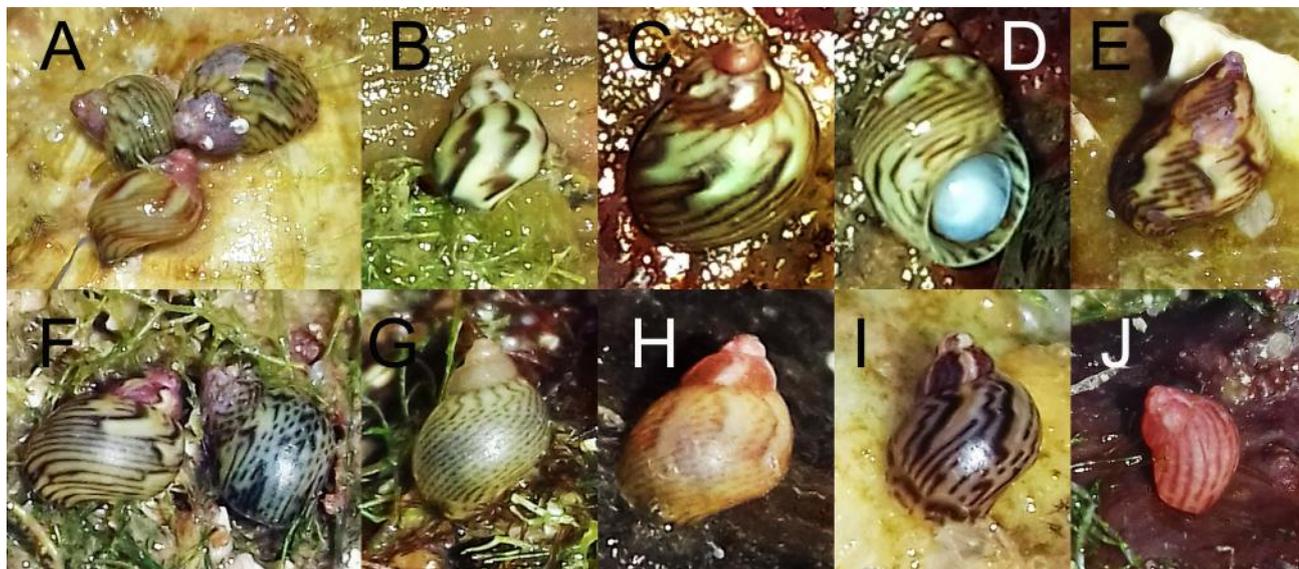


Рис. 1. А–J — вариации окраски и рисунка *T. pullus* размером (H) 2,5–7,0 мм на поверхности раковин рапаны, С–D — один и тот же экземпляр (расположен: С — дорсально, D — вентрально), р-н 3, с глубины 3,5–6,0 м

Fig. 1. А–J – color and pattern variations of *T. pullus* with shell size (H) 2.5–7.0 mm on the shell surface of rapa whelk, С–D – one and the same specimen (disposed: С – dorsally, D – ventrally), reg. 3, from the depth of 3.5–6.0 m

Семейство Cerithiidae. *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778) — наиболее характерный вид гастропод в консорции рапаны. Является растительноядным микрофагом и относится к гетеротопным моллюскам (встречается в большом количестве как в зарослевых сообществах, так и на грунте среди зарослей макрофитов) [20]. Биттиум обнаружен в обрастании обеих экоморф рапаны на глубинах 1,5–15,0 м, однако чаще (до 25 %) встречается на песчаной рапане. На поверхности раковины рапаны и в её водо-

рослевым обрастании обычно присутствуют (в количестве 1–5 экз.) как молодь, так и взрослые особи *B. reticulatum* размером до 14 мм. Самое большое скопление битиума (42 экз.) обнаружено на кустике *S. spongiosus* высотой 7 см и диаметром 7 см из бухты Голубой (р-н 3), где его биомасса составила 0,74 г (105,7 г·кг⁻¹ водоросли).

Семейство Calyptraeidae. Основным биотопом *Calyptraea chinensis* (Linnaeus, 1758) в Чёрном море являются песчано-ракушечные и ракушечные грунты. *C. chinensis* — фильтратор-сестонофаг, питается фитопланктоном и детритом [20]. Один экземпляр *C. chinensis* (ширина раковины — 10,5 мм, сырой вес — 0,05 г) обнаружен на песчаной рапане на глубине 6 м в бухте Голубой, ещё один (4,5 мм и 0,01 г соответственно) — на глубине 4,5 м в бухте Казачьей (р-н 3).

Семейство Rissoidae в консорции представлено 6 видами. Все они являются растительноядными микрофагами и относятся к зарослевым моллюскам [20]. Обнаружены преимущественно в водоросле-вом обрастании песчаной рапаны на глубинах 2,5–6,0 м; реже риссой можно видеть на поверхности раковины рапаны.

Pusillina inconspicua (Alder, 1844) встречена единично на глубинах 3,5–4,0 м (р-н 3) на песчаной форме *R. venosa* в бухтах Голубая (3 экз. на разных особях рапаны) и Круглая (2 экз. на одной рапане). Высота раковины — до 2,0 мм, вес особей — от 0,001 до 0,010 г.

Pusillina lineolata (Michaud, 1830) (рис. 2 А) обнаружена в бухте Казачьей (р-н 3), имела встречае-мость 5 %. Высота раковины не превышал 5,2 мм, вес — 0,03 г.



Рис. 2. Два экземпляра *Pusillina lineolata* (А) и *Rissoa splendida* (В) на поверхности обросшей водорослями раковины рапаны с глубины 4 м, р-н 3

Fig. 2. Two specimens of *Pusillina lineolata* (А) and *Rissoa splendida* (В) on the shell surface of rapa whelk fouled with algae from the depth of 4 m, reg. 3

Rissoa membranacea (J. Adams, 1800). В консорции присутствуют ювенильные и взрослые особи с высотой раковины до 5,8 мм, единично и группами до 3 экз. в р-не 3.

Rissoa parva (da Costa, 1778). Особи размером до 4,3 мм и средним весом 0,005 г обнаружены единично на песчаной рапане в р-не 3 на глубине 2,5 м.

Rissoa splendida Eichwald, 1830 (рис. 2 В). Это самый массовый и распространённый вид риссой в консорции (частота встречаемости — до 10 %). Ювенильные и взрослые особи с высотой раковины до 7,7 мм и средним весом 0,021 г обнаружены в р-не 3 единично и группами до 5 экз.

Setia valvatoides (Milaschewitsch, 1909). Два экземпляра с высотой раковины до 1,3 мм и общим весом 0,0002 г обнаружены на песчаной рапане бухты Голубой (р-н 3) на глубине 3,0 м.

Семейство Nassariidae. Современные молекулярно-генетические исследования привели к неожиданному результату, продемонстрировав, что филогенетически восточно-атлантические/средиземноморские виды *Nassarius* должны быть отнесены к одному региональному кладу и принадлежать роду *Tritia*. Более того, несмотря на очевидную морфологическую специфичность рода *Cyclope*, молекулярный анализ не обнаружил филогенетических оснований для использования данного таксона для родового и даже подродового уровня в рамках рода *Tritia* [22]. Но, поскольку классификация гастропод традиционно строится на морфологии раковин, мы считаем целесообразным и соответствующим принципам биологической систематики сохранение широко известного и используемого в современной литературе таксона *Cyclope* [1, 9] как минимум для обозначения соответствующего подрода *Tritia*.

Tritia reticulata (Linnaeus, 1758) (= *Nassarius reticulatus* (L., 1758)). Относится к всеядным моллюскам, может нападать на двустворчатых моллюсков с тонкостенной раковиной. Его основным биотопом в Чёрном море являются рыхлые грунты до глубин 30 м [20]. В консорции *R. venosa* зарегистрированы только яйцевые капсулы этого вида (см. ниже).

Tritia (Cyclope) neritea (Linnaeus, 1758) (= *Cyclope neritea* (L., 1758), *Nana neritea* (L., 1758), *Cyclope westerlundi* Brusina, 1900). На глубинах 4 и 8 м в р-не 3 обнаружены две ювенильные особи с шириной раковины до 6,5 мм и сильно выступающим завитком, соответствующим фенотипу *westerlundi*.

Tritia (Cyclope) pellucida (Risso, 1826) (= *Cyclope donovani*, Risso, 1826). Обнаружена на глубинах 4–6 м в р-не 3. Преобладают (9 экз.) ювенильные особи. Зрелые тритии с полностью сформированным терминальным валиком внешней губы (рис. 3) размером до 8,5 мм обнаружены трижды.

Принято считать, что в Чёрном море обитают два вида тритий, ранее относимых к роду *Cyclope*, — *C. neritea* и *C. donovani* [1, 7, 9, 13]. Однако есть мнение [25], что *T. (C.) donovani* является младшим синонимом *T. (C.) neritea*.

Согласно [20], раковины с фенотипом *westerlundi* могут представлять вариацию раковин молодых как *T. (Cyclope) neritea*, так и *T. (Cyclope) pellucida*. Взрослые формы этих видов отличаются размерами (*T. (Cyclope) neritea* несколько крупнее) и рядом особенностей каллуса и завитка. Учитывая изложенное выше, мы считаем правильным до молекулярно-генетического подтверждения видовых статусов *neritea* и *pellucida* диагностировать обнаруженных на рапане зрелых «циклопов» как *T. (Cyclope) pellucida*. Морфу *westerlundi* относим к *T. neritea* в соответствии с современной редакцией WoRMS (2017).

Тритии (*Cyclope*) являются плотоядными моллюсками, но иногда питаются водорослями и детритом [20]. Часть пищи они могут получать на поверхности песчаной рапаны, поросшей водорослями. Там они и были обнаружены в диапазоне глубин 4–8 м.

Семейство Pyramidellidae. Единственный ювенильный экземпляр *Odostomia* sp. (высота раковины — 1,7 мм, вес — 0,0005 г) обнаружен на песчаной рапане, поднятой с глубины 4,5 м в Голубой бухте (р-н 3). Большинство представителей рода являются эктопаразитами, питающимися тканями определённых хозяев [20].

Яйцекладки брюхоногих моллюсков. Наличие на раковинах *R. venosa* её крупных (до 25 мм в высоту) кожистых стручковидных коконов отмечено в качестве характерного обрастания рапаны Средиземного моря [23]. В предшествующих исследованиях консорции рапаны в Чёрном море [8] из кладок гастропод указаны только капсулы рапаны. Наши данные расширяют список гастропод, чьи кладки обнаружены на раковине рапаны и её водорослевом обрастании, до семи видов. Чаще других это кластеры яйцевых капсул (коконов) самой рапаны (рис. 4).

Обычно рапана формирует яйцекладку на скальном субстрате, гораздо реже её можно увидеть на достаточно прочных упругих водорослях рода *Cystoseira*. Кладки яиц *R. venosa* обнаружены на поверхности раковин самцов и самок обеих экоморф рапаны. На некоторых особях кладки рапаны могут покрывать до 70 % внешней поверхности их раковины.



Рис. 3. *T. (Cyclope) pellucida* на поверхности раковины рапаны, обросшей красной корковой водорослью *Peyssonnelia dubyi*, с глубины 4 м, р-н 3

Fig. 3. *T. (Cyclope) pellucida* on the rapa whelk shell surface, fouled with red cortical algae *Peyssonnelia dubyi*, from the depth 4 m, reg. 3



Рис. 4. Рапана (H = 61,8 мм) с кластером яйцевых капсул *R. venosa*, анемоном *Diadumene lineata* (слева) и *Amphibalanus improvisus* (справа), с глубины 34 м, р-н 5

Fig. 4. Rapa whelk (H = 61.8 mm) with a cluster of *R. venosa* egg capsules, anemone *Diadumene lineata* (left) and *Amphibalanus improvisus* (right), from the depth 34 m, reg. 5

Нередко на раковине песчаной формы *R. venosa* можно обнаружить яйцекладки широко распространённого на рыхлых грунтах другого хищного брюхоногого моллюска *Tritia reticulata*. В северной части Адриатического моря его яйцевые капсулы встречаются у 6 % песчаной и 3 % скальной формы рапаны [23], однако на раковине черноморской рапаны они ранее не зарегистрированы [8]. Яйцевые капсулы *T. reticulata* высотой до 4,5 мм (рис. 5) отмечены нами у 15 % особей песчаной рапаны (в среднем 4–6, максимально до 21 капсулы), начиная с глубины 2,5 м, и не встречены на раковинах её скальной экоформы. До середины августа капсулы наполнены яйцами, а позже, как правило, пусты.

Довольно редко (до 5 % в совокупности) в консорции встречаются яйцевые кладки риссоид, среди которых преобладают овальные приплюснутые капсулы *R. splendida* размером до 1,5 мм в поперечнике. Кладки других видов риссой обнаружены единично. Также редко на раковине песчаной формы рапаны встречаются кладки *Gibbula adriatica* размером около 8 мм.

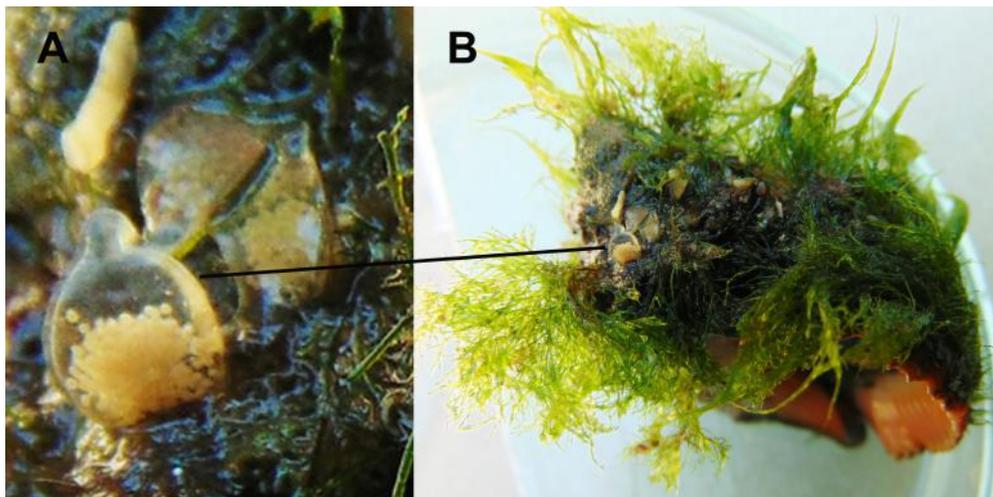


Рис. 5. А — яйцевые капсулы *T. reticulata* на поверхности раковины рапаны с глубины 4,5 м, р-н 3; В — *R. venosa* с характерными обрастаниями водорослей *Cladophora* spp., среди которых прикреплены яйцевые капсулы *T. reticulata*

Fig. 5. А – egg capsules of *T. reticulata* on shell surface of the rapa whelk from the depth 4.5 m, reg. 3; В – *R. venosa* with typical fouling algae *Cladophora* spp., among which *T. reticulata* egg capsules are attached

Из всех гастропод, обнаруженных в составе обрастания раковин рапаны, четыре вида (*Calyptraea chinensis*, *Setia valvatoides*, *T. (Cyclope) neritea* и *T. (Cyclope) pellucida*) не имеют пелагической стадии развития, что ограничивает возможности освоения ими новых (или поддержания стабильности в развитии популяции на всём пространстве уже занятых) акваторий. В этом отношении «подвижный субстрат», каковым является рапана, в условиях её большей миграционной активности становится фактором, способствующим поддержанию и расширению жизненного пространства связанных с ней менее подвижных видов.

Заключение. В составе эпибионтов *R. venosa* брюхоногие моллюски представлены 14 видами 9 родов 6 семейств. Степень и длительность взаимодействия гастропод-консортов с ядром сообщества различна. *Gibbula adriatica* и риссоиды встречаются на рапане на разных стадиях развития, включая яйцекладки. *Tricolia pullus* размножается, выбрасывая яйца прямо в воду, где и происходит их оплодотворение и развитие. *Tritia reticulata* связана с *R. venosa* только на этапе кладки яйцевых капсул на поверхность раковины рапаны. Можно утверждать, что *R. venosa* способствует поселению, распространению и сохранению гастропод-консортов, особенно видов с непелагическим типом развития.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Мониторинг биологического разнообразия гидробионтов Черноморско-Азовского бассейна и разработка эффективных мер по его сохранению» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Анистратенко В.В. Определитель гребнежаберных моллюсков (Gastropoda Pectinibranchia) фауны Украины. Ч. 1. Морские и солоноватоводные // *Вестник зоологии*. 1998. Отд. вып. № 8. С. 3–65. [Anistratenko V. V. Handbook for identification of Pectinibranch Gastropods of the Ukrainian fauna. Pt. I. Marine and brackishwater. *Vestnik zoologii*, 1998, suppl. 8, pp. 3–65. (in Russ.)].
2. Бондарев И.П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica*. 2010. Т. 20, № 2. С. 69–90. [Bondarev I. P. Shell morphogenesis and intraspecific differentiation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *Ruthenica*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 69–90. (in Russ.)].

3. Бондарев И. П. Особенности питания и перспективы развития рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в Чёрном море // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов* : материалы Междунар. конф. (Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г.). Ростов-н/Д. : ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. С. 44–48. [Bondarev I. P. Feeding habits and development prospects of rapa-whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Black Sea. In: *Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob"ektov: materialy Mezhdunar. konf.* (Rostov-on-Don, 27 Nov. 2015). Rostov-on-Don: FGBNU "AzNIIRKh", 2015, pp. 44–48. (in Russ.)].
4. Бондарев И. П. Экологические связи рапаны (*Rapana venosa* Valenciennes, 1846) с представителями ихтиофауны в Черном море // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 4. С. 76–77. [Bondarev I. P. Ecological interrelations of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) with ichthyofauna in the Black Sea. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 4, pp. 76–77. (in Russ.)]. doi: [10.21072/mbj.2016.01.4.10](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.4.10).
5. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Ч. I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 2. С. 21–34. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of Gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Pt. I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 21–34. (in Russ.)]. doi: [10.21072/mbj.2017.02.2.02](https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.02).
6. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Ч. II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia) // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 3. С. 12–22. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of Gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Pt. II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 3, pp. 12–
22. (in Russ.)]. doi: [10.21072/mbj.2017.02.3.02](https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.3.02).
7. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И., Скарлато О. А. Тип моллюски – Mollusca // *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 60–249. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I., Skarlato O. A. Typ molluski — Mollusca. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1972, vol. 3, pp. 60–249. (in Russ.)].
8. Емельянов И. Г., Комиссарова М. С., Марченко В. С. Консортивные связи инвазионного вида гастропод *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на шельфе Черного моря. (Консортивні зв'язки інвазійного виду гастропод *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на шельфі Чорного моря) // *Екологія та ноосферологія*. 2010. Т. 21, № 3–4. С. 92–97. [Emelyanov I. G., Komisarova M. S., Marchenko V. S. Consorting correlation of the invasive species *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the shelf area of the Black Sea. *Ekologiya i Noosferologiya*. 2010, vol. 21, no. 3–4, pp. 92–97. (in Ukrainian)].
9. Кантор Ю. И., Сысоев А. В. *Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог*. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 371 с. [Kantor Yu. I., Sysoev A. V. *Marine and brackish water Gastropoda of Russia and adjacent countries: an illustrated catalogue*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2006, 371 p. (in Russ.)].
10. Киселева М. И., Валовая Н. А., Новоселов С. Ю. Видовой состав и количественное развитие бентоса в биотопе песка района Карадагского заповедника // *Экология моря*. 1984. Вып. 17. С. 70–75. [Kiseleva M. I., Valovaya N. A., Novoselov S. Yu. Species composition and quantitative development of benthos in the sand biotope of the Karadag reservation. *Ekologiya morya*, 1984, iss. 17, pp. 70–75. (in Russ.)].
11. Макаров М. В., Бондаренко Л. В., Копий В. Г. Эпифитон макрофитов бухты Круглая (Юго-Западный Крым, Черное море) // *Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах* : матеріали VI Міжнар. наук.

- конф. Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2011. С. 97–99. [Makarov M. V., Bondarenko L. V., Kopyi V. G. Epiphyton of macrophytes of Kruglaya Bay (the South-Western Crimea, Black Sea). In: *Biodiversity and the role of animals in ecosystems: Proc. VI Intern. Conf. Dnepropetrovsk: DNU, 2011, pp. 97–99. (in Russ.)*].
12. Маккавеева Е. Б. *Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1979. 228 с. [Makaveeva E. B. *Invertebrates of the Black Sea macrophytes*. Kiev: Naukova dumka, 1979, 228 p. (in Russ.)].
13. Ревков Н. К. Таксономический состав донной фауны Крымского побережья Черного моря // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор)*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 209–218, 326–338. [Revkov N. K. Taxonomical composition of the bottom fauna at the Black Sea Crimean coast. In: *Modern condition of biological diversity in near-shore zone of Crimea (the Black Sea sector)*. Sevastopol: Ekosi-Gidrofizika, 2003, pp. 209–218, 326–338. (in Russ.)].
14. Ревков Н. К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Черное море) // *Карадаг – 2009 : сб. науч. тр., посвящ. 95-летию Карадагской науч. станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины* / ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. С. 251–261. [Revkov N. K. Some remarks on the structure and long-term dynamics of mollusks on soft bottoms at southeast Crimea (the Black Sea). In: *Karadag – 2009: sb. nauch. tr., posvjash. 95-letiju Karadagskoj nauch. stancii i 30-letiju Karadagского prirodnogo zapovednika Nacional'noj akademii nauk Ukrainy* / A. V. Gaevskaja, A. L. Morozova (Eds.). Sevastopol: Ekosi-Gidrofizika, 2009, pp. 251–261. (in Russ.)].
15. Ревков Н. К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 140–162. [Revkov N. K. Macrozoobenthos of the Ukrainian zone of the Black Sea shelf. In: *The modern state the bottom zooresources of the Azov-Black sea basin. Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov*. Sevastopol: Ekosi-Gidrofizika, 2011, pp. 140–162. (in Russ.)]. doi: 10.13140/RG.2.1.4583.7280.
16. Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 3–17. [Revkov N. K. Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. doi: 10.21072/mbj.2016.01.2.01.
17. Ревков Н. К., Костенко Н. С., Киселева Г. А., Анистратенко В. В. Тип Моллюски Mollusca Cuvier, 1797 // *Карадаг. Гидробиологические исследования : сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины*. Симферополь : Соната, 2004. Кн. 2. С. 399–435. [Revkov N. K., Kostenko N. S., Kiseleva G. A., Anistratenko V. V. Тип Molljuski Mollusca Cuvier, 1797. *Karadag. Gidrobiologicheskie issledovanija: sb. nauch. tr., posvjash. 90-letiju Karadagской nauchnoj stancii im. T. I. Vjazemского i 25-letiju Karadagского prirodnogo zapovednika NAN Ukrainy*. Simferopol: Sonata, 2004, book. 2, pp. 399–435. (in Russ.)].
18. Смирнова Ю. Д. Адаптация вселенца *Rapana venosa* в северной части Черного моря (на примере акватории Карадагского заповедника) // *Universum: Химия и биология*. 2016. № 12 (30). Режим доступа: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/3950>. [Smirnova Yu. D. Invader *Rapana venosa*'s adaptation in the northern part of the Black Sea (on the example of water areas of the Karadag reserve). *Universum: Himija i biologija*, 2016, no. 12 (30). (in Russ.)]. Available at: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/3950>.

19. Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961. Т. 14. С. 178–187. [Chukhchin V. D. *Rapana (Rapana bezoar* L.) на Gudautskoj ustrichnoj banke. *Trudy Sevastopol'skoj biologicheskoy stancii*, 1961, vol. 14, pp. 178–187. (in Russ.)].
20. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Черного моря*. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh molluskov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.)].
21. Chikina M. V., Kucheruk N. V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the northeastern part of the Black Sea: influence of alien species. *Oceanology*, 2005, vol. 45, suppl. 1, pp. 176–182.
22. Galindo L. A., Puillandre N., Utge J., Lozouet P., Bouchet P. The phylogeny and systematics of the Nassariidae revisited (Gastropoda, Buccinoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2016, vol. 99, pp. 337–353. doi: 10.1016/j.ympev.2016.03.019.
23. Savini D., Castellazzi M., Favruzzo M., Occhipinti-Ambrogi A. The alien mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology. *Chemistry and Ecology*, 2004, vol. 20, suppl. 1, pp. 411–424. doi: 10.1080/02757540310001629242.
24. Snigirov S., Medinets V., Chichkin V., and Sylantyev S. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2013, vol. 8, iss. 3, pp. 289–297. doi: 10.3391/ai.2013.8.3.05.
25. Wilke T. Annotated check-list of the marine gastropods of the Bulgarian Black Sea coast. *Proceedings of the Institute of Fisheries – Varna*, 1996, vol. 24, pp. 144–166.

**CONSORTS OF GASTROPOD *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846)
IN THE NORTHERN BLACK SEA.
PART III: MOLLUSCA (GASTROPODA)**

I. P. Bondarev, N. K. Revkov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

This work is a continuation of a series of descriptions of the taxonomic composition of the consort community of *Rapana venosa*. The shell of the large invasive gastropod *R. venosa*, which occupies the ecological niche of the terminal predator in benthic community, is simultaneously an attractive substrate for various hydrobionts – fouling and associated mobile forms, one of which is small gastropod mollusks. The latter are poorly explored and accounted for in the *R. venosa* consortium. The study of this group of hydrobionts in the composition of epibionts of rapana was carried out on the material obtained in 7 regions of the northern part of the Black Sea: 1 – Mamaya, coast of Romania; 2 – NW Crimean coast, Tarkhankut area; 3 – SW coast of Crimea, Sevastopol; 4 – Southern coast of Crimea, Alupka; 5 – Southern coast of Crimea, Yalta – Alushta; 6 – SE coast of Crimea, Karadag; 7 – Kerch Strait. Sampling of rapa-whelk in the coastal zone up to a depth of 15 m was carried out using light water diving equipment, in the deeper zone (up to 40 m), the “Ocean-50” bottom grabber was used from the board of the RV “Professor Vodyanitsky”. Gastropods as consorts of rapa-whelk were found predominantly in reg. 3, where in the summer – autumn season 2015–2017 the most detailed works were carried out and about 90 % of the material was sampled (1100 of 1216 *R. venosa* specimens). It was found that gastropods in the consortia of rapana were represented by 14 species of 9 genera of 6 families, 7 species of them with egg laying. The gastropods were observed in the consortium of *R. venosa* mainly in the epiphyton community of algal fouling of the shell, where the mollusc-consorts can form significant clusters – more than 60 individuals. Directly on the shell of the rapa-whelk, the gastropods were found singly or in small groups – from 2–5 to 10 individuals. The most numerous and often occurring (up to 25 %) gastropod species in the consortium of *R. venosa* was *Bittium reticulatum* (Cerithiidae). Less numerous were *Tricolia pullus* (Phasianellidae) (5–10 %, in Kazachya Bay – up to 25 %) and *Rissoa splendida* (Rissoidae)

(the occurrence on the average was about 10 %). The remaining species were observed singly. The highest species diversity and abundance of gastropods were recorded at the depth of 4–10 m in the consortium of loose soils *R. venosa* ecomorph – 14 species; on the rocky ecomorph of rapa-whelk inhabiting the zone of more intensive hydrodynamics – only 2 species. Our research demonstrates that the ecological role of the invasive species of the Black Sea fauna, *R. venosa*, is not limited to be a predation. In particular, it contributes to reproduction, development and resettlement of other gastropod species. In the biotope of loose soils, where there is a deficit of the solid substrate necessary for reproduction of many species of hydrobionts, including gastropods, *R. venosa* is “oasis” increasing the biological diversity of the benthos as a whole.

Keywords: consortium, *Rapana venosa*, Black Sea, ecology, epibionts, Mollusca, Gastropoda