

УДК 594.3(262.5)

КОНСОРТЫ БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ. ЧАСТЬ IV: ARTHROPODA

© 2019 г. И. П. Бондарев, Л. В. Бондаренко

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

Поступила в редакцию 16.07.2018; после доработки 06.11.2018;
принята к публикации 22.05.2019; опубликована онлайн 24.06.2019.

Статья посвящена изучению таксоцены Arthropoda и является продолжением цикла по описанию состава консорции брюхоногого моллюска — вселенца *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). Консорция *R. venosa* остаётся неучтённой компонентой в структуре биоценозов шельфа Чёрного моря. Использованный материал и методы исследования детально рассмотрены в предыдущих работах цикла. Цель данной статьи — описание комплекса эписимбиотных организмов и составление аннотированного списка таксонов Arthropoda консорции *R. venosa*. Найденные в консорции рапаны 27 видов типа Arthropoda относятся к двум подтипам — Chelicerata (класс Arachnida) и Crustacea (классы Malacostraca и Hexanauplia). Единственный представитель класса паукообразных (Arachnida; Acari) — клещ *Rhombognathus notops* (Gosse, 1855) — обнаружен лишь дважды (по одному экземпляру в сборах 2016 и 2017 гг.). *Rapana venosa* служит субстратом для развития разнообразных водорослей — благоприятного местообитания для эпифитона, что обуславливает высокую численность и разнообразие ракообразных в этом биотопе. Наибольшее таксономическое разнообразие отмечено для класса Malacostraca — 25 видов, относящихся к 22 родам 19 семейств. Членистоногие представлены двумя основными экологическими группами (седентарные и подвижные эписимбиоты). Наибольшее видовое разнообразие Arthropoda присуще свободноживущим подвижным формам (23 вида). Седентарные формы, явно уступая по количеству видов (4), доминируют по численности (86 %) и биомассе (94 %). Единственный представитель Cirripedia — *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) — является самым распространённым (53 % общей численности) и массовым ракообразным и вносит наиболее существенный вклад в биомассу (91,8 %) в консорции Arthropoda. Более 50 % видов Arthropoda в консорции рапаны — полифаги; фитофаги составляют 21 %, а детритофаги — 29 % общего числа видов членистоногих. Единственный взрослый экземпляр эктопаразита рыб — изоподы *Elaphognathia bacescoi* (Kussakin, 1969) — найден в консорции песчаной рапаны на глубине 8 м в бухте Голубая (г. Севастополь). Все обнаруженные 27 видов Arthropoda присутствуют в консорции песчаной экоморфы *R. venosa*, и только 3 вида отмечены на скальной рапане. Различия в составе консорции двух экоморф *R. venosa* можно объяснить преимущественно большим развитием эпифитов и пониженной динамикой водных масс в зонах обитания песчаной рапаны в районе Севастополя. Благодаря своему таксономическому разнообразию, численности и биомассе Arthropoda являются важным элементом донного биоценоза, ассоциированного пространственно и трофически с особями самой крупной гастроподы Чёрного моря — *R. venosa*.

Ключевые слова: Arthropoda, консорция, *Rapana venosa*, Чёрное море, экология, эписимбиоты

Консорция *R. venosa* (Valenciennes, 1846) до сих пор является неучтённой компонентой в структуре биоценозов шельфа Чёрного моря. Первые исследования консортного сообщества черноморской рапаны позволили установить наличие всего 7 видов, представляющих 4 типа

зообентоса (Mollusca, Annelida, Bryozoa, Arthropoda). Для типа Arthropoda приводили только 1 вид — *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) [7]. Наличие баянусов без указания видовой принадлежности отмечено и на рапане из Адриатического моря [18]. В публикациях цикла, основанных на материале из северной части Чёрного моря, таксономический состав консорции *R. venosa* существенно расширен для типов Bryozoa (5 видов) и Mollusca (23 вида), добавлены типы Porifera, Cnidaria, Chordata [3, 4, 5]. Такие результаты достигнуты во многом за счёт методики сбора материала в застёгивающиеся пластиковые пакеты (это позволяло сохранить подвижные формы эпибионтов консорции).

Наличие подвижных организмов в консорции во многом обеспечивается развитием на раковине *R. venosa* водорослевых обрастаний. В состав эпифитона членистоногие входят как одна из основных систематических групп беспозвоночных [13]. На современном этапе исследований выявлено 65 видов макроводорослей — обрастателей рапаны; плотность их покрытия может достигать 100 % поверхности раковины [16]. Ранее показано, что обилие водорослей и беспозвоночных вдоль градиента глубин в значительной мере определяется динамическими характеристиками водной среды [3, 4, 5, 16]. Установлено, что наибольшее видовое разнообразие водорослей и максимальная степень покрытия ими раковин присущи песчаной рапане. На ней обнаружены 65 видов макроводорослей, а на скальной рапане — только 21 [16].

Наибольшее число видов и максимальное количество особей беспозвоночных — консортов рапаны приходится на глубины 4,0–10,0 м [3, 4, 5]. Эти данные находятся в соответствии с обобщённой информацией по распределению эпифитона, численность которого от глубины 1,0 м к 5,0 м увеличивается почти в 10 раз, а биомасса возрастает более чем в 30 раз за счёт снижения прибойности, препятствующей оседанию личинок [13]. Этот же фактор лимитирует возможность удерживания взрослых особей на водорослях-обрастателях и на раковине рапаны. Динамическое воздействие водной среды и минеральной взвеси частиц грунта — главный фактор, определяющий различие в таксономическом составе двух основных экологических разновидностей *R. venosa* — песчаной и скальной [3, 4, 5, 16].

Цель работы — описание комплекса эпибионтных организмов, представляющих тип Arthropoda в консорции *R. venosa*.

Задачи данного этапа — изучение таксономического состава и подготовка аннотированного списка таксонов Arthropoda — консортов *R. venosa*, а также исследование особенностей консортивных связей представителей членистоногих с ядром консорции — с рапаной, обитающей на рыхлых и твёрдых грунтах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения консортного сообщества рапаны осуществлены сборы в семи районах северной части Чёрного моря: 1 — Мамайя, Румыния; 2 — северо-западная часть Чёрного моря, Крымский сектор; 3 — Севастополь; 4 — Алушка; 5 — Ялта — Алушта; 6 — Карадаг; 7 — Керченский пролив. Используемые материал и методика детально рассмотрены в предыдущих работах цикла исследований консорции *R. venosa* [3, 4, 5].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Обнаруженные в консорции *R. venosa* представители типа Arthropoda относятся к двум подтипам — Chelicerata (класс Arachnida) и Crustacea (классы Malacostraca и Hexanauplia). В консорции *R. venosa* обнаружены 27 видов членистоногих (табл. 1); 26 из них приведены впервые.

Подтип Chelicerata, класс Arachnida.

Единственный представитель класса паукообразных — *Rhombognathus notops* (Gosse, 1855) — относится к подклассу Acari отряда Trombidiformes семейства Halacaridae. Клещ *R. notops* — наиболее часто встречающийся представитель Halacaridae для биотопов песчаных грунтов верхней

сублиторали Чёрного моря [20]. В большинстве биотопов галакариды достаточно редки и обычно не входят в число доминирующих групп. В сообществах фитали их участие более заметно. Довольно обычны галакариды и на «вторичных» субстратах: они регулярно встречаются среди щёток мидий, в щелях между домиками баянусов, на губках [14]. В наших исследованиях *R. notops* найден в консорции песчаной рапаны лишь дважды — по одному экземпляру в сборах 2016 и 2017 гг. на водорослевых обрастаниях рапаны на глубинах 4 и 3,5 м соответственно, в районе 3 (Севастополь).

Таблица 1. Список таксонов Arthropoda консорции *R. venosa* и их встречаемость на раковинах моллюсков, обитающих на рыхлых (1) и скальных (2) грунтах по глубинам

Table 1. List of Arthropoda taxa in *R. venosa* consortium and their occurrence on the shells of mollusks inhabiting the soft (1) and rocky (2) ground by the depth

| Таксон | Встречаемость | | Глубина, м |
|--|---------------|-----|------------|
| | 1 | 2 | |
| Chelicerata: | | | |
| <i>Rhombognathus notops</i> (Gosse, 1855) | + | – | 3,5–4 |
| Crustacea, Malacostraca, Amphipoda: | | | |
| <i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826 | ++ | – | 3,5–12 |
| <i>Ampithoe helleri</i> Karaman, 1975 | ++ | – | 3,5–10 |
| <i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857) | + | – | 4–8 |
| <i>Caprella acanthifera</i> (Leach, 1814) | + | – | 4–8 |
| <i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813) | + | – | 4–12 |
| <i>Echinogammarus olivii</i> (Milne-Edwards, 1830) | + | + | 2–4 |
| <i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966 | + | – | 3,5–6 |
| <i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804) | + | – | 4,0 |
| <i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853 | + | + | 3–5 |
| <i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857) | + | – | 8–12 |
| <i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853 | + | – | 4–8 |
| <i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769 | + | – | 3–6 |
| Isopoda: | | | |
| <i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800) | + | + | 2–3,5 |
| <i>Elaphognathia bacescoi</i> (Kussakin, 1969) | + | – | 8 |
| <i>Idotea baltica</i> Pallas, 1772 | + | – | 3,5–6 |
| <i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1837) | + | – | 3,5–12 |
| Tanaidacea: | | | |
| <i>Chondrochelia savignyi</i> (Krøyer, 1842) | ++ | – | 4–10 |
| Decapoda: | | | |
| <i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1813 [in Leach, 1813–1814]) | + | – | 3,5 |
| <i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829) | + | – | 3,5–8,0 |
| <i>Eriphia verrucosa</i> (Forskål, 1775) | + | – | 4,0 |
| <i>Liocarcinus navigator</i> (Herbst, 1794) | + | – | 4,0 |
| <i>Liocarcinus vernalis</i> (Risso, 1827) | + | – | 5,0 |
| <i>Macropodia czernjawska</i> (Brandt, 1880) | + | – | 4,0–4,5 |
| <i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1761) | + | – | 3,5–5,0 |
| <i>Xantho poressa</i> (Olivi, 1792) | + | – | 3,0–4,5 |
| Hexanauplia, Cirripedia: | | | |
| <i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854) | +++ | +++ | 0–40 |

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

Note: the frequency of occurrence of Arthropoda species on the *R. venosa* shells was estimated by the following scale: “–” – taxon is not found; “+” – rarely found (up to 1 % of the total sample); “++” – uncommon (2–10 %); “+++” – common (11–30 %)

Подтип Crustacea, класс Malacostraca.

Отряд Amphipoda.

Семейство Ampithoidae. Одни из наиболее многочисленных видов ракообразных в консорции *R. venosa* — представители рода *Ampithoe* Leach, 1814, которые строят трубкообразные домики, прочно прикреплённые к таллону водорослей [6, 13].

Ampithoe ramondi Audouin, 1826 — фитофаг, самый многочисленный из видов амфипод и подвижных форм ракообразных в консорции рапаны вообще. Нами обнаружены 186 экз. этого вида размером до 8 мм на водорослевых обрастаниях песчаной экоморфы *R. venosa* в диапазоне глубин 3,5–12 м в бухтах Севастополя.

Ampithoe helleri Karaman, 1975 — фитофаг, второй по численности вид среди амфипод. На водорослевых обрастаниях песчаной морфы *R. venosa* в бухте Голубая (г. Севастополь) в диапазоне глубин 3,5–10 м найдены 80 экз. *A. helleri* размером до 8 мм.

Семейство Calliopriidae. *Apherusa bispinosa* (Spence Bate, 1857) — детритофаг. Особи размером до 4 мм в количестве 25 экз. обнаружены среди эпифитов песчаной морфы рапаны на глубине 4–8 м в бухтах Севастополя.

Семейство Caprellidae. *Caprella acanthifera* (Leach, 1814) — полифаг. На эпифитах песчаной *R. venosa* на глубине 4–8 м в бухтах Севастополя найдены 8 экз. этого вида размером до 14 мм.

Phtisica marina Slabber, 1769 — детритофаг. Четыре особи размером до 14 мм обнаружены на водорослевых обрастаниях песчаной морфы *R. venosa* в бухтах Голубая и Казачья (г. Севастополь) в диапазоне глубин 3–6 м.

Семейство Dexaminiidae. *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813) — фитофаг. Особи размером до 8 мм в количестве 21 экз. найдены в бухтах Севастополя среди эпифитов песчаной морфы рапаны на глубине 4–12 м.

Семейство Gammaridae. *Echinogammarus olivii* (H. Milne-Edwards, 1830) — фитофаг. Два экземпляра (размером 6,5 и 9,0 мм) обнаружены на раковинах скальной экоморфы, один экземпляр — на песчаной морфе *R. venosa* на глубинах 2–4 м в бухте Голубая (Севастополь).

Gammarus insensibilis Stock, 1966 — полифаг. Особи размером до 2 мм в количестве 5 экз. найдены на раковинах песчаной *R. venosa* на глубинах 3,5–6 м в бухте Голубая.

Семейство Melitidae. Один экземпляр детритофага *Melita palmata* (Montagu, 1804) размером 8 мм обнаружен среди водорослевых обрастаний песчаной рапаны на глубине 4 м в бухте Голубая.

Семейство Aoridae. *Microdeutopus gryllotalpa* Costa, 1853 — детритофаг, один из наиболее многочисленных (24 экз.) видов амфипод в консорции *R. venosa*. Особи размером до 7 мм найдены среди водорослевых обрастаний раковин как песчаной (14 экз.), так и скальной (10 экз.) экоморфы рапаны на глубинах 3–5 м в бухтах Севастополя.

Microdeutopus versiculatus (Spence Bate, 1857) — детритофаг. Обнаружен в количестве 4 экз. размером до 5 мм среди эпифитов раковины песчаной экоморфы *R. venosa* на глубинах 8–12 м в бухте Голубая.

Семейство Atylidae. *Nototropis guttatus* Costa, 1853 — детритофаг. Найден в количестве 3 экз. размером до 6 мм среди эпифитов раковины песчаной экоморфы *R. venosa* на глубинах 4–8 м в бухтах Севастополя.

Отряд Isopoda.

Семейство Sphaeromatidae. *Dynamene bidentata* (Adams, 1800) — единственный представитель рода в Чёрном море. Фитофаг, обитающий в прибрежной зоне в трещинах скал или в пустых домиках баянусов [11]. Три особи размером до 3 мм (рис. 1) обнаружены на поверхности раковин скальной (1 экз.) и песчаной (2 экз.) экоморфы *R. venosa* на глубинах 2 м и 3–3,5 м в бухтах Голубая и Круглая соответственно.

Семейство Idoteidae. *Idotea baltica* Pallas, 1772 — полифаг, самый массовый вид изопод в консорции *R. venosa*. В бухтах Севастополя на глубинах 3,5–6 м на раковинах песчаной рапаны найдены

25 экз. *I. baltica* размером 4–19 мм. Покровительственная окраска и специфическая удлинённая форма позволяют *I. baltica* скрываться от хищников даже на участках раковин рапаны, лишённых обрастаний (рис. 2).



Рис. 1. Экземпляр *Dynamene bidentata* (L = 3,0 мм) на поверхности раковины песчаной *R. venosa* с глубины 3,0 м, бухта Круглая (район 3)

Fig. 1. *Dynamene bidentata* specimen (L = 3.0 mm) on the shell surface of sandy *R. venosa* from the depth of 3.0 m, Kruglaya Bay (region 3)

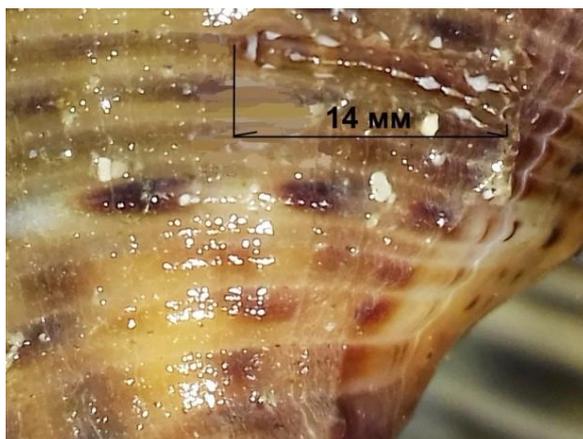


Рис. 2. *Idotea baltica* (L = 14 мм), мимикрирующая под спиральное ребро раковины *R. venosa*. Бухта Голубая, г. Севастополь (район 3), глубина 3,5 м

Fig. 2. *Idotea baltica* (L = 14 mm) mimicking the spiral rib of the conch of *R. venosa*. Golubaya Bay, Sevastopol (region 3), the depth of 3.5 m

Stenosoma capito (Rathke, 1837) — полифаг, второй по численности вид изопод в консорции рапаны. Обнаружен в количестве 19 экз. размером 4–17 мм в районе Севастополя в диапазоне глубин 3,5–12 м на поверхности раковин песчаной экоморфы *R. venosa* среди водорослевых обрастаний.

Семейство Gnathiidae. Один взрослый экземпляр *Elaphognathia bacescoi* (Kussakin, 1969) размером 4 мм найден в консорции песчаной рапаны на глубине 8 м в бухте Голубая (Севастополь). Эктопаразит рыб *E. bacescoi* (рис. 3) в прибрежных водах Крыма отмечен ранее для района Тарханкута [10]. Вид был описан по сборам в прибосфорском секторе Чёрного моря [11]; длительное время его обнаруживали только в этом районе [21]. Молодые особи *E. bacescoi* хорошо плавают и существуют за счёт периодического паразитирования на морских костистых и хрящевых рыбах. Взрослые раки не питаются и ведут донный образ жизни в убежищах, образованных, например, пустыми раковинами морских желудей или губками [17]. Можно предположить, что этот вид является также эктопаразитом *R. venosa*.



Рис. 3. Эктопаразит *Elaphognathia bacescoi*, взрослый экземпляр, 4 мм, из бухты Голубая (г. Севастополь), глубина 8 м (фото А. А. Надольного)

Fig. 3. Ectoparasite *Elaphognathia bacescoi*, adult specimen, 4 mm, from Golubaya Bay (Sevastopol), depth 8 m (photo taken by A. A. Nadolny)

Отряд Tanaidacea.

Семейство Leptoheliidae. Танаидовый рак *Chondrochelia savignyi* (Krøyer, 1842) — детритофаг, строит трубкообразные домики, прочно прикрепленные к таллосу водорослей. *C. savignyi* находят в районах с густыми многолетними зарослями и малоподвижной водой [6, 13]. *C. savignyi* — один из наиболее распространенных представителей ракообразных в консорции *R. venosa*. На водорослевых обрастаниях песчаной рапаны обнаружены 92 особи *C. savignyi* в диапазоне глубин 4–10 м.

Отряд Decapoda — все нижеперечисленные виды десятиногих раков являются полифагами.

Инфраотряд Caridea — каридные.

Семейство Alpheidae. Один экземпляр (8 мм) *Athanas nitescens* (Leach, 1813 [in Leach, 1813–1814]) найден среди водорослевых обрастаний песчаной экоморфы *R. venosa* на глубине 3,5 м в районе 3 (Севастополь). Частое присутствие *A. nitescens* в районе Севастополя отмечено ещё С. А. Зерновым [8].

Инфраотряд Anomura — бесхвостые.

Семейство Diogenidae. Наиболее распространенный и многочисленный (7 экз.) вид декапод в консорции рапаны — рак-отшельник *Diogenes pugilator* (Roux, 1829). Он обычен в прибрежной зоне, предпочитает песчаный грунт с ракушей. Эти раки растут всю жизнь, и их размеры находятся в прямой зависимости от размеров раковины брюхоногого моллюска, которую они выбирают в качестве жилища. Наиболее крупные особи поселяются в раковинах мелкой рапаны [9, 12]. *D. pugilator* в наших сборах преимущественно найден в раковинах гастроподы *Tritia (Cyclope) pelucida* (Risso, 1826), которая обнаружена в консорции песчаной рапаны [5] и в больших количествах присутствует в биотопе песка в районе 3 (Севастополь) на глубинах 3,5–8 м.

Инфраотряд Brachyura — настоящие крабы.

Семейство Inachidae. Две взрослые особи, принадлежащие роду *Macropodia* Leach, 1814 обнаружены в бухте Казачья (район 3, Севастополь) на глубинах 4–4,5 м среди водорослевых обрастаний песчаной рапаны. Особи соответствуют фенотипу вида *Macropodia longirostris* (Fabricius, 1798) — одного из двух длинноногов, приводимых в базовых монографиях по фауне Чёрного моря [9, 12]. Изучение коллекции черноморских макроподий в Зоологическом музее РАН (г. Санкт-Петербург) показало, что экземпляры, этикетированные *M. longirostris*, фактически являются *M. czernjawska* (Brandt, 1880) [19]. Возможно, в Чёрном море обитает только один вид длиннонога — *M. czernjawska*, не приведённый в [9, 12], и *Macropodia* Чёрного моря требует всеобъемлющей ревизии [19].

Семейство Eriphiidae. Ювенильная особь «каменного краба» *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775) с шириной карапакса 6 мм найдена в 2016 г. в районе 3 среди водорослевых обрастаний на поверхности раковины песчаной экоморфы *R. venosa* на глубине 4 м. Среди водорослевых обрастаний

раковины *R. venosa* молодёжь *E. verrucosa* находит укрытие от хищников и питание. Взаимоотношения *E. verrucosa* и *R. venosa* чаще всего сводятся к формуле хищник — жертва. Объектами охоты краба являются преимущественно мелкие молодые тонкостенные рапаны, раковину которых крупный краб способен раздавить [15]. Толстостенные раковины зрелой рапаны, даже карликовой морфы, хорошо защищают мягкое тело моллюска от хищника: краб способен лишь обломать край устья раковины [15] или продавить небольшое отверстие выступами на дактилусах мощных клешней. Трупы *E. verrucosa* могут, в свою очередь, служить пищей для рапаны [1, 2].

Семейство Pilumnidae. Две особи молодёжи *Pilumnus hirtellus* (Linnaeus, 1761) с карапаксом шириной до 7,0 мм обнаружены в консорции песчаной *R. venosa* на глубинах 3,5 и 5 м в районе Севастополя.

Семейство Polybiidae. *Liocarcinus navigator* (Herbst, 1794) — 1 экз. молодёжи с шириной карапакса 4 мм найден на водорослевых обрастаниях песчаной рапаны в бухте Голубая (район 3) на глубине 4 м.

Liocarcinus vernalis (Risso, 1827) — 1 экз. молодёжи с шириной карапакса 4,8 мм обнаружен на глубине 5 м в бухте Голубая (район 3) на раковине песчаной экоморфы рапаны среди водорослевых обрастаний. Краб *L. vernalis* широко распространён в прибрежной зоне Чёрного моря, но встречается в единичных экземплярах [12].

Семейство Xanthidae представлено в консорции рапаны широко распространённым и часто встречающимся в прибрежной зоне Чёрного моря крабом *Xantho poressa* (Olivi, 1792). Две ювенильные особи (с шириной карапакса 4,1 мм и 6,0 мм) (рис. 4) найдены в консорции песчаной рапаны на глубине 4,5 м (бухта Голубая) и 3,0 м (бухта Казачья) соответственно.

Консорция *R. venosa* создаёт дополнительные возможности для выживания молодёжи *Brachyura*.



Рис. 4. Экземпляр молодёжи *Xantho poressa* с шириной карапакса 6,0 мм на раковине песчаной *R. venosa* в бухте Голубая (район 3, г. Севастополь), глубина 3,0 м

Fig. 4. A specimen of juveniles *Xantho poressa* with a carapace width of 6.0 mm on the shell of sandy *R. venosa* in the Golubaya Bay (region 3, Sevastopol), depth 3.0 m

Класс Hexanauplia, инфракласс Cirripedia.

Семейство Balanidae. В консорции рапаны обнаружен только один вид баянусов — *Ampribalanus improvisus* (Darwin, 1854). Его общая численность составила 578 экз.; встречаемость по районам — от 0 до 75 % (средняя — 17 %); их общий вес — 17,344 г. Таким образом, полифаг *A. improvisus* вносит самый большой вклад в численность и биомассу ракообразных консорции (53 % и 91,8 % соответственно).

Из семи обследованных нами районов баянусы не были обнаружены только в двух (1 — Мамайя, Румыния; 2 — северо-западная часть Чёрного моря, Крымский сектор). В этих районах зарегистрировано минимальное количество эпибионтов и эпифитов рапаны [3, 4, 5, 16]. На песчаной рапане в районах 3 (г. Севастополь) и 7 (г. Керчь) частота встречаемости баянусов составляла 40 и 35 % соответственно, а площадь покрытия достигала 40 % (рис. 5). Наибольшая встречаемость (75 %) отмечена нами для района Карадага на глубинах 21,8–23,0 м на рапане, обитающей на песчаном иле. Здесь же зафиксированы и максимальные значения площади покрытия (до 60 %) раковин рапаны домиками баянусов. Таким образом, и отсутствие, и наибольшие значения встречаемости *A. improvisus* отмечены нами для рыхлых грунтов.



Рис. 5. Экземпляр *R. venosa* с 40%-ным покрытием раковины домиками *A. improvisus*, район 3 (Севастополь), глубина 4 м

Fig. 5. Specimen of *R. venosa* with 40 % shell surface coverage by *A. improvisus* houses, region 3 (Sevastopol), depth 4 m

На скальной *R. venosa* частота встречаемости *A. improvisus* варьировала в пределах 15–45 %, а покрытие поверхности раковин рапаны домиками баянусов достигало 30 %.

Домики *A. improvisus* обнаружены на раковинах рапаны в пределах всего диапазона исследованных нами глубин от 0 до 40 м. После гибели баянуса его раковины могут быть использованы в качестве укрытия как подвижными ракообразными, так и другими бентосными беспозвоночными. Чаще всего в их пустых раковинах можно обнаружить молодь двустворчатого моллюска *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791).

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди консортных рапане Arthropoda наибольшее таксономическое разнообразие зафиксировано для представителей класса Malacostraca (табл. 1). В составе консорции обнаружены 25 видов, относящихся к 22 родам 19 семейств Malacostraca. При этом по разнообразию среди высших ракообразных доминируют амфиподы (12 видов), далее следуют декаподы (8 видов) и изоподы (4 вида). По количеству также доминируют амфиподы (362 экз.). Изоподы, уступая декаподам по количеству видов почти вдвое, превосходят их по численности более чем в два раза.

Более половины (52 %) видов Arthropoda в консорции рапаны — полифаги; большинство видов полифагов обнаружены в единичных экземплярах. Исключение составляют изоподы *Idotea baltica* и *Stenosoma capito*, численность которых составила 25 и 19 экз. соответственно. *Amphibalanus improvisus* — самый массовый вид (53 % общей численности и почти 92 % биомассы Arthropoda), что позволяет говорить о доминировании полифагов среди других трофических

групп по всем показателям развития (численность, биомасса, присутствие в районах изучения, частота встречаемости в них). Ранее проведёнными исследованиями в Чёрном море присутствие *A. improvisus* подтверждено для 10 из 12 обследованных районов. Частота встречаемости баянусов в районах обнаружения варьировала от 4 до 98 % [7]. Фитофаги и детритофаги составляют 20 и 28 % общего числа видов соответственно, что объясняет их приуроченность к макроводорослевым обрастаниям раковин *R. venosa*, которые являются непосредственно пищей, субстратом для развития микроводорослей и «сетью» для концентрации и удерживания частиц детрита.

Членистоногие в консорции *R. venosa* представлены двумя экологическими группами — седентарными и подвижными формами. Представители второй группы таксономически более разнообразны (23 вида), но преимущественно имеют невысокую численность (4 %). Абсолютное большинство их видов — представители сообществ макрофитов, приуроченные к зонам развития рыхлых грунтов, где гидродинамические условия способствуют развитию эпифитов на раковинах рапаны и позволяют им удерживаться в пределах консорции. Этим объясняется присутствие подвижных форм макробентоса в подавляющем большинстве в консорции песчаной экоморфы рапаны на глубинах 3,5–12 м (табл. 1), где макрофиты-обрастатели наиболее разнообразны и имеют самые высокие показатели развития [16]. Такие условия из районов наших исследований присущи прибрежной зоне окрестностей Севастополя (район 3). Только два вида свободноживущих подвижных ракообразных, обычно встречающиеся в прибойной зоне, найдены и на скальной рапане — *D. bidentata* (изопода) и *M. gryllotalpa* (амфипода).

Некоторые виды ракообразных с высокой численностью ведут малоподвижный образ жизни и также обнаружены только на макрофитах — обрастателях песчаной рапаны. Амфиподы *Ampithoe ramondi* и *Ampithoe helleri* и танаидовый рак *Leptochelia savignyi*, типичные представители сообществ эпифитона, строят трубкообразные домики, прочно прикреплённые к таллусу водорослей.

Седентарный вид (усоногий рак *A. improvisus*) обычно прикрепляется к раковине *R. venosa* и значительно реже — к таллусам макроводорослей — эпифитов рапаны. *A. improvisus* адаптирован к обитанию в прибойной зоне, что определяет его присутствие как на скальной, так и на песчаной рапане. По данным [18], в Эгейском море встречаемость баянусов на раковинах скальной рапаны (48 %) значительно превышала этот показатель для рапаны, обитающей на песке (7 %).

Районы проведения работ отличаются по комплексу абиотических и биотических характеристик среды обитания *R. venosa*, что определяет различия исследованных нами консортных сообществ рапаны [3, 4, 5, 16]. Это утверждение в полной мере относится и к Arthropoda. Следует отметить, что консорция песчаной рапаны характеризуется гораздо бóльшим таксономическим разнообразием членистоногих (27 видов), чем консорция скальной рапаны (3 вида) (табл. 1). Как и в случае с уже исследованными консортными рапане организмами, динамическое воздействие водной среды лимитирует возможность удерживания личинок и взрослых особей Arthropoda на раковине рапаны и на её эпифитах. Этот фактор, очевидно, определяет различие в таксономическом составе консорции *R. venosa* рыхлых и скальных грунтов.

При этом на песчаной рапане районов 1 (Мамайя, Румыния) и 2 (северо-западная часть Чёрного моря, Крымский сектор) представители Arthropoda не обнаружены, а для района 3 (Севастополь) характерно максимальное разнообразие членистоногих. На песчаном мелководье (0–1,5 м) района пляжа Мамайя причиной отсутствия Arthropoda является, очевидно, активное воздействие песка, перемещаемого волновым воздействием. В обследованном нами секторе северо-западной части Чёрного моря на глубинах 19,5–25,0 м на ракушечных илах членистоногие на рапане также не отмечены. Очевидно, причина этому — ограниченность по свету условий для развития водорослевых обрастаний брюхоногого моллюска и отсутствие гидрологических условий, благоприятных для привноса личинок. В районе 3, где рапана обитает на песке на глубинах 2–12 м, комплекс условий на её раковинах позволяет формироваться «микрооазисам» обрастателей и связанных с ними

разнообразных подвижных форм. Здесь важную роль играют как ослабленное гидродинамическое воздействие, так и хорошая освещённость, необходимая для развития водорослей. На более глубоководных участках районов, где исследованы консорции рапаны рыхлых грунтов (районы 5–7), фотические условия неблагоприятны для развития фитообрастателей, поэтому альгофильные организмы отсутствуют.

Заключение. В консорции *R. venosa* обнаружены 27 видов Arthropoda, представляющих два подтипа — Chelicerata (класс Arachnida) и Crustacea (классы Malacostraca и Hexanauplia). Наибольшее таксономическое разнообразие отмечено для класса Malacostraca — 25 видов, относящихся к 22 родам 19 семейств.

В консорции рапаны 52 % общего числа видов Arthropoda относятся к полифагам, 20 % — к фитофагам, 28 % — к детритофагам.

Наибольшее видовое разнообразие Arthropoda в консорции рапаны присуще свободноживущим подвижным формам (23 вида). Седентарные формы, явно уступая по количеству видов (4), доминируют по численности (86 %) и биомассе (94 %).

Все обнаруженные 27 видов членистоногих присутствуют в консорции песчаной экоморфы *R. venosa*; только 3 вида обнаружены на скальной рапане.

Различия в таксономическом составе Arthropoda консорции песчаной и скальной экоморф *R. venosa* можно объяснить преимущественно разной возможностью развития макрофитов-обрастателей и различной динамикой водных масс в соответствующих биотопах обитания рапаны.

Консорция *R. venosa* создаёт дополнительные возможности для выживания и распространения различных видов Arthropoda.

Таксономическое разнообразие и высокие показатели развития отдельных видов позволяют считать, что членистоногие — это важный элемент части донного биоценоза, пространственно и трофически ассоциированного с особями самой крупной гастроподы Чёрного моря — *R. venosa*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

Благодарности. Авторы выражают признательность двум анонимным рецензентам, замечания и рекомендации которых позволили улучшить качество работы. Авторы также благодарят сотрудников отдела экологии бентоса: к. б. н. Тимофеева В. А. — за помощь в определении некоторых видов Brachiura; к. б. н. Надольного А. А. — за фото *E. bacescoi*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутри-видовая 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.)]
2. 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-на-Дону : 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.)]
3. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata // *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2, № 2. С. 20–33. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Part I: Porifera, Cnidaria,

- Bryozoa, Chordata. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2017, vol.2, no.2, pp.20–33. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.02>
4. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть 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. Part II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2017, vol. 2, no. 3, pp. 12–22. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.3.02>
 5. Бондарев И. П., Ревков Н. К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Чёрного моря. Часть III: Mollusca (Gastropoda) // *Морской биологический журнал*. 2018. Т.3, №1. С.23–34. [Bondarev I. P., Revkov N. K. Consorts of gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Northern Black Sea. Part III: Mollusca (Gastropoda). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 23–34. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.03>
 6. Грезе И. И. *Амфиподы Чёрного моря и их биология*. Киев : Наукова думка, 1977. 156 с. [Greze I. I. *Amfipody Chernogo morya i ikh biologiya*. Kiev: Naukova dumka, 1977, 156 p. (in Russ.)]
 7. 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. *Ecologiya ta noosferologiya*, 2010, vol. 21, no. 3–4, pp. 92–97. (in Ukr.)]
 8. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // *Записки Императорской Академии наук*. 1913. Т. 32, № 1. 299 с. [Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya. *Zapiski Imperatorskoj Akademii nauk*, 1913, vol. 32, no. 1, 299 p. (in Russ.)]
 9. Кобякова З. И., Долгопольская М. А. Отряд десятиногие – Decapoda // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. С.270–307. [Kobyakova Z. I., Dolgopol'skaya M. A. Otryad desyatinogie – Decapoda. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 270–307. (in Russ.)]
 10. Ковалева М. А., Болтачева Н. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В. Макрозообентос скал верхней сублиторали Тарханкутского полуострова (Крым, Чёрное море) // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*. 2016. Т.261, вып.1. С.35–42. [Kovalyova M. A., Boltacheva N. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V. The macrozoobenthos of rocks of the upper sublittoral of the Tarkhankut peninsular (Crimea, the Black Sea) // *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdelenie biologii*. 2016, vol. 261, iss. 1, pp. 35–42. (in Russ.)]
 11. Кусакин О. Г. Отряд равноногие – Isopoda // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. С. 408–439. [Kussakin O. G. Otryad ravnonogie – Isopoda. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 408–439. (in Russ.)]
 12. Макаров Ю. Н. Десятиногие ракообразные // *Фауна Украины*. Т. 26. *Высшие ракообразные*. Киев : Наукова думка, 2004. Вып. 1–2. 429 с. [Makarov Yu. N. Desyatinogie rakoobraznye. *Fauna Ukrainy*. Vol. 26. *Vysshie rakoobraznye*. Kiev: Naukova dumka, 2004, iss. 1–2, 429 p. (in Russ.)]
 13. 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.)]
 14. Мокиевский В. О. *Экология морского мейобентоса*. Москва : Т-во науч. изд. КМК, 2009. 286 с. [Mokievsky V. O. *Ecology of Marine Meiobenthos*. Moscow: KMK Scientific Press, 2009, 286 p. (in Russ.)]
 15. Bondarev I. P. Ecomorphological analyses of marine mollusks' shell thickness of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae). *International Journal of Marine Science*, 2013, vol. 3, no. 45, pp. 368–388. <http://dx.doi.org/10.5376/ijms.2013.03.0045>
 16. Bondarev I. P., Milchakova N. A. Macroalgal fouling of shells of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Northern Black Sea. *International Journal of Marine*

- Science*, 2018, vol. 8, no. 15, pp. 127–137. <http://dx.doi.org/10.5376/ijms.2018.08.0015>
17. Lester R. J. G. Isopoda (isopods). In: *Marine Parasitology* / K. Rohde (Ed.). Wallingford, UK: CSIRO Publishing, 2005, ch. 4, pp. 138–144.
 18. 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. *Chemical Ecology*, 2004, vol. 20, suppl. 1, pp. 411–424. <https://doi.org/10.1080/02757540310001629242>
 19. Spiridonov V. A., Petryashov V. V. Type specimens of the Crustacea Decapoda taxa described by Alexander Brandt and Vladimir Czerniavsky from the Black Sea in the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg (with notes on type specimens of decapods species described by Heinrich Rathke from Crimea). In: D. Pessani, T. Tirelli, C. Frogliani (Eds). *Atti IX Colloquium Crustacea Mediterranea*, Torino, 2–6 Sept., 2008. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 2011, pp. 265–298.
 20. Zaitsev Yu., Mamaev V. *Marine Biological Diversity in the Black Sea: A Study of Change and Decline*. New York: United Nations Publications, 1997, 208 p. (Black Sea Environmental Series ; vol. 3).
 21. Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G. *Biological diversity. Ukraine*. New York: United Nations Publications, 1998, 351 p. (Black Sea Environmental Series ; vol. 7).

**CONSORTS OF GASTROPOD *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846)
IN THE NORTHERN BLACK SEA.
PART IV: ARTHROPODA**

I. P. Bondarev and L. V. Bondarenko

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

This article containing information about study of the taxocene Arthropoda is a continuation of the cycle describing the composition of the consortium of the invasive gastropod mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). The consortium of *R. venosa* is still an unaccounted component in the biocenosis structure of the Black Sea shelf. The material used and the research methods are discussed in detail in previous articles of the cycle. The purpose of this work is to describe the complex of epibiontic organisms and to compile an annotated list of Arthropoda taxa of the consortium of *R. venosa*. The 27 species of phylum Arthropoda found in the consortium belong to two subphyla: Chelicerata (class Arachnida) and Crustacea (classes Malacostraca and Hexanauplia). The only representative of the arachnids class (Arachnida; Acari) – *Rhombognathus notops* (Gosse, 1855) – was found just twice (in a single specimen in samplings of 2016 and 2017). The shell of *R. venosa* serves as a substrate for the development of a variety of algae – favorable habitat for the epiphyton, which causes a high number and diversity of crustaceans in this biotope. The greatest taxonomic diversity was noted for the Malacostraca class – 25 species belonging to 22 genera of 19 families. Arthropods are represented in consortium of *R. venosa* by two main ecological groups – sedentary and mobile epibionts. The largest species diversity of Arthropoda is inherent in free-living mobile forms (23 species). Sedentary forms, which inferior in number of species (4), dominate by quantity (86 %) and biomass (94 %). The only representative of Cirripedia – *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) – is the most common (53 % of the total quantity) and massive crustacean, which contributes the most significant amount to the biomass (91.8 %) of Arthropoda in the consortium. More than 50 % of the Arthropoda species in the consortium are polyphages; phytophages are 20 %; detritophages are 28 % of the total number of arthropod species. The only adult specimen of fish ectoparasites is the isopod *Elaphognathia bacescoi* (Kussakin, 1969) found in a consortium of sandy rapa-whelk at a depth of 8 m in the Golubaya Bay of Sevastopol. All of the 27 species of Arthropoda found are present in the consortium of the sandy *R. venosa*, and only 3 species are noted on the rocky rapa-whelks. The differences in the composition of the consortium of the two ecomorphs of *R. venosa* are mainly due to the great development of the epiphytes and the reduced dynamics of the water masses in the sandy rapa-whelk habitats in Sevastopol region. Due to their taxonomic diversity, quantity and biomass, Arthropoda are an important element of the bottom biocenosis spatially and trophically associated with individuals of the largest gastropod of the Black Sea – *R. venosa*.

Keywords: Arthropoda, consortium, *Rapana venosa*, Black Sea, ecology, epibionts