

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 594.329.65-15(262.5.04)

**ОСОБЕННОСТИ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ
RAPANA VENOSA (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)
В ЗАЛИВЕ ДОНУЗЛАВ ЧЁРНОГО МОРЯ**

© 2024 г. **И. П. Бондарев**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

Поступила в редакцию 15.10.2021; после доработки 03.02.2022;
принята к публикации 19.02.2024; опубликована онлайн 20.05.2024.

Западно-тихоокеанский брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) отнесён к 100 наиболее опасным инвазионным видам Чёрного и Средиземного морей, а также признан опасным вселенцем в ряде районов прибрежных вод по обе стороны Атлантического океана. Это обстоятельство определяет актуальность изучения популяционных особенностей и биоценологических связей рапаны в районах вселения. Исследования ранее не проанализированной локальной популяции *R. venosa* в заливе Дузузлав (Северо-Западный Крым) Чёрного моря в 2020 г. показали, что при наличии обильной и разнообразной пищевой базы рапана не формирует массовых скоплений и, следовательно, не оказывает существенного влияния на донные биоценозы. Этот вывод подтверждается и соотношением биомассы хищного моллюска и его жертв. Средняя биомасса *R. venosa* в обследованном районе составляла $3,8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, а средняя биомасса объектов её питания (*Bivalvia*) — $162,8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Особенности популяционной структуры и биоценологические связи рапаны в заливе Дузузлав рассмотрены и обсуждены впервые. Прямые и косвенные данные свидетельствуют, что распространение вида-вселенца *R. venosa* контролируется аборигенными хищниками — крабами. Основным видом, ограничивающим численность рапаны в исследованном районе, является краб *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847.

Ключевые слова: биоценозы, водоросли, инвазионный вид, крабы, моллюски, хищник — жертва

Крупный хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), вселившийся из Японского моря в Чёрное в начале 1940-х гг., оказал значительное влияние на донные биоценозы [Переладов, 2013; Чухчин, 1961b, с; Bondarev, 2014; Snigirov et al., 2013] и экосистему моря в целом [Чухчин, 1984; Alien Species Alert, 2004; Katsanevakis et al., 2014; Zolotarev, 1996]. Основной пищей *R. venosa* служат двустворчатые моллюски [Бондарев, 2010, 2011, 2015a, 2016, 2020; Золотарёв, Евченко, 2010; Косьян, 2013; Чухчин, 1961с, 1984; Savini et al., 2004], комплекс которых играет важную роль биофильтра в экосистеме Чёрного моря [Зенкевич, 1963]. Черноморская рапана демонстрирует тенденцию к полному истреблению своих пищевых объектов в районе обитания [Чухчин, 1961b], что послужило основанием для включения *R. venosa* в топ-100 самых опасных инвазионных видов Чёрного [Фенёва, Косьян, 2018]

и Средиземного [Streftaris, Zenetos, 2006] морей. В США разрабатывают различные методы борьбы с нежелательным вселенцем, среди них — проведение массовых публичных образовательных программ и выплата вознаграждения за собранную рапану и её кладки [Alien Species Alert, 2004].

Считается, что успех колонизации Чёрного моря *R. venosa* связан не только с толерантностью к абиотическим факторам среды, но и с наличием богатой кормовой базы при отсутствии трофических конкурентов и хищников [Чухчин, 1984; Alien Species Alert, 2004; Katsanevakis et al., 2014; Zolotarev, 1996]. Рапана заняла свободную нишу среди гетеротрофов второго порядка [Чухчин, 1984], и основным фактором, ограничивающим её развитие, является пища [Чухчин, 1961b]. При этом на значительной части северо-запада Чёрного моря при наличии обильных пищевых ресурсов (моллюсков) *R. venosa* немногочисленна [Zolotarev, 1996]. Залив Донузлав является одним из районов, характеризующихся присутствием широкого спектра объектов питания, однако рапана здесь не имеет повсеместного распространения.

Первое исследование фауны Донузлава было проведено в 1981 г. — через 20 лет после его соединения с морем через прорытый канал. Было определено, что за это время фауна прежде гипергалинного озера приобрела характерный для Чёрного моря состав бентоса и там сформировались биоценозы, встречающиеся на соответствующих глубинах моря. Отмечено, что брюхоногие моллюски преимущественно обитают в биотопах песка и ракушечника на водорослях и грунте, где обнаружена и рапана [Чухчин, 1992]. Присутствие *R. venosa* в составе бентоса Донузлава установлено и в последующих исследованиях [Болтачева и др., 2002; Косьян, 2013; Переладов, 2013; Kosyan, 2016]. Указано, что распространение рапаны было ограничено районом близ пролива, соединяющего Донузлав с морем, а плотность её поселения на участке обнаружения составляла менее $0,01 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$; при этом разнообразие и количество объектов питания не лимитировали распространение *R. venosa* по всему заливу [Переладов, 2013].

По результатам наблюдений в аквариуме одним из возможных видов, способных контролировать распространение *R. venosa*, назван голубой краб-плавунец *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 [Harding, 2003]. Этот достаточно крупный (ширина карапакса до 230 мм) краб из Западной Атлантики уже широко распространён в Средиземном море; в Чёрном море он впервые найден в 1967 г., однако пока встречается редко [Макаров, 2004]. В заливе Донузлав вид не обнаружен. Высказано предположение, что ограничительную роль в распределении и численности рапаны играют местные виды крабов-плавунцов, которые могут выедать её молодь на мелководьях [Переладов, 2013]. Признано, что биологические методы борьбы с *R. venosa* на сегодняшний день исследованы мало [Фенёва, Косьян, 2018].

Изучение структуры и биоценологических связей *R. venosa* в локальных популяциях, где развитие моллюска лимитировано естественными факторами, может поспособствовать пониманию процессов равновесного взаимодействия вселенца и аборигенной фауны и дать представление о возможных способах ограничения распространения этого инвазионного вида. Получение такой информации на примере локальной популяции рапаны в заливе Донузлав является целью данного исследования. Для этого рассмотрена популяционная структура *R. venosa* — характер распределения, а также размерный, весовой, возрастной и половой состав особей в районе изучения. При анализе биоценологических связей была отмечена приуроченность *R. venosa* к конкретным биоценозам; внимание было сконцентрировано на спектре её питания и на взаимоотношениях с хищниками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Залив Донузлав расположен на западном побережье Крыма (рис. 1) и ограничивает с юга Тарханкутский полуостров. Длина залива — около 30 км, средняя ширина — 5 км. Самое широкое место (8,5 км) находится вблизи устья, исходно отделённого от Чёрного моря песчаной

пересыпью. В 1961 г. через пересыпь был прорыт канал шириной около 200 м, в результате образовались две песчаные косы. Северная часть бывшей пересыпи носит название коса Беляус, а южная именуется Южной косой. На большей части акватории современного залива солёность воды соответствует черноморской (17,5–18,2 ‰). Летом температура воды в заливе повышается до +24...+25 °С, а на мелководье — и до больших значений; зимой она опускается до 0 °С, залив частично либо полностью покрывается льдом. Водообмен между морем и заливом происходит практически по всей его акватории, захватывая водную толщу от поверхности до дна [Зуев, Болтачев, 1999].



Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием мест отбора проб и плотности поселения (А) *Rapana venosa* (экз.·м⁻²)

Fig. 1. Schematic map of the study area with indication of the sampling sites and population abundance (А) of *Rapana venosa* (ind.·m⁻²)

На большей части залива преобладают глубины менее 4–5 м, в районе центральной котловины глубина достигает 28 м. Донные отложения преимущественно представлены разнородными песками, в разной степени заиленными, на мелководных участках и в наиболее глубоководной части — илами. На различной глубине по периметру водоёма встречаются ракушечники и грядовые выходы твёрдых известковых песчаников в виде плит, отдельных обломков и каменных развалов.

В пределах залива распространено восемь основных биоценозов: песка с венусом, песка с харой, хары, зостеры на песчаных илах, мидийных и мидийно-устричных ракушечников, илистого песка и ила с аброй, глубоководного ила, что согласуется с данными предыдущих исследований [Чухчин, 1992].

Распределение *R. venosa*, её потенциальных жертв и хищников обследовано визуально *in situ* от устьевой до кутовой части залива. Пробы бентоса отобраны в летне-осенний период (28 июня — 28 сентября) 2020 г., моллюски собраны с использованием легководолазного снаряжения, тотально с площади 1000 м² на каждой станции. На семи станциях в заливе собрано 300 экз. *R. venosa*. Плотность поселения рапаны оценена по результатам сбора на каждой станции (рис. 1), в скоплениях — с помощью рамки размером 1 × 1 м. Для определения количественного и таксономического состава объектов питания *R. venosa* в биотопах одновременно

отобраны пробы макробентоса с помощью рамки размером 1 × 1 м с поверхности твёрдого субстрата и водорослей и с поверхностного слоя рыхлого грунта (толщина слоя 5 см), с последующей промывкой через сито с диаметром отверстий 5 мм. На каждой станции на характерном участке акватории отобрано по одной рамочной пробе.

Спектр питания рапаны и крабов исследован по объектам-жертвам, изъятым непосредственно у питающихся особей. Обнаружено 59 экз. питающейся *R. venosa* и 72 экз. питающихся крабов. В процессе питания рапана удерживает жертву мускулами ноги, а крабы поедают жертву, зажав её в клешне. В отдельных случаях у *R. venosa* (20 особей) изучено пищевое содержимое желудочно-кишечного тракта (с использованием стереомикроскопа МБС-10).

При исследовании каждой особи *R. venosa* определяли высоту раковины (SH) от апекса до окончания сифонального канала, сырую массу моллюска с раковиной (TW), пол (F — женский, M — мужской) и возраст. В наших выборках учтены только половозрелые особи, пол установлен по наличию/отсутствию пениса и цвету гонад, возраст — по нерестовым меткам [Чухчин, 1961a, с; Bondarev, 2015b]. Параллельно проведён сбор потенциальных хищников рапаны — крабов; их размер оценён по ширине карапакса (CW). У основных объектов питания *R. venosa* — двустворчатых моллюсков — измерена длина створок (L) (у особей, изъятых непосредственно у питающихся рапан). Мягкие ткани этих жертв были частично либо полностью выедены, поэтому данные по их массе являются нерепрезентативными. Оценена количественная доля каждого из видов-жертв *R. venosa* (Q_1 , %) в общем объёме зарегистрированных пищевых объектов. Для сравнения определено среднее значение количественного вклада (Q_2 , %) двустворчатых моллюсков — пищевых объектов рапаны в таксоценах *Bivalvia* залива Донузлав по данным пробоотбора. Проведена оценка средней биомассы *R. venosa* и двустворчатых моллюсков обследованной акватории.

Линейные размеры раковин моллюсков и карапаксов крабов измерены штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Определение сырой массы особей выполнено 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, v. 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура популяции *Rapana venosa*. Значения высоты раковин половозрелых особей рапаны в заливе Донузлав характеризуются широким диапазоном (32,1–135,0 мм), как и показатели индивидуальной массы особей (4,0–365,2 г). В выборке преобладают самцы (57,7 %), их размерно-массовые характеристики имеют более высокие максимальные и средние значения (табл. 1).

Таблица 1. Размерно-весовые характеристики *Rapana venosa* в заливе Донузлав с разделением по половой принадлежности: F — самки; M — самцы; N — количество особей; SH — высота раковины; TW — индивидуальный сырой вес; min–max — минимальное и максимальное значения; M — среднее значение; σ — стандартное отклонение

Table 1. Size and weight characteristics of *Rapana venosa* in the Donuzlav Bay divided by sex: F, females; M, males; N, number of individuals; SH, shell height; TW, individual wet weight; min–max, minimum and maximum values; M , mean value; σ , standard deviation

Пол	N (%)	SH, мм			TW, г		
		Min–max	M	σ	Min–max	M	σ
F	127 (42,3)	32,1–126,0	82,8	18,6	4,0–335,1	107,5	76,7
M	173 (57,7)	34,4–135,0	89,7	20,1	6,1–365,2	140,8	96,9
F + M	300 (100)	32,1–135,0	86,6	19,8	4,0–365,2	126,8	90,3

Размерная (определяемая по высоте раковины), возрастная (устанавливаемая по нерестовым меткам) и весовая составляющие структуры популяции с учётом половой принадлежности представлены на рис. 2. В размерной группе 30–40 мм преобладают самки (90 %), в группе 41–50 мм количество самцов и самок равно, а в группах с более крупными размерами, за исключением группы 61–70 мм (F — 65 %, M — 35 %), преобладают самцы. По мере увеличения размера раковины доля самцов растёт, а в размерной группе 130 мм и более (1 % выборки) самки отсутствуют (рис. 2А).

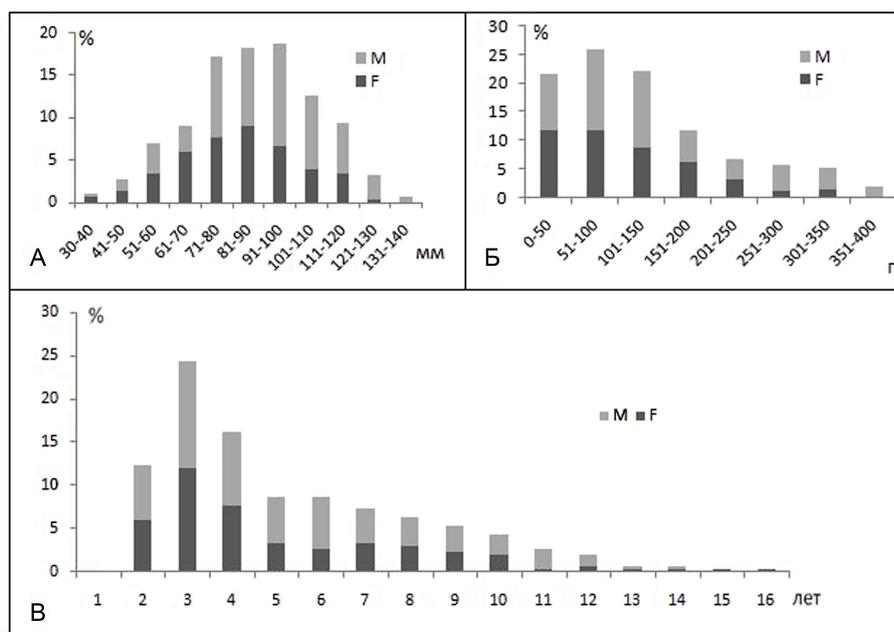


Рис. 2. Структура популяции *Rapana venosa* залива Донузлав с разделением групп по полу (F — самки, M — самцы): А — размерная; Б — весовая; В — возрастная

Fig. 2. Population structure of *Rapana venosa* in the Donuzlav Bay divided by sex (F, females, M, males): A, size; Б, weight; В, age

В группе с индивидуальной массой до 50 г преобладают самки (54 %), во всех остальных — самцы. В группе с наибольшей индивидуальной массой (> 350 г, 1,7 % выборки) самки отсутствуют (рис. 2Б), как и в группе с максимальными размерами раковины. Средняя биомасса рапаны в обследованном районе — 3,8 г·м⁻².

В возрастных группах от 2 до 12 лет преобладают самцы (56 %), при этом в группах 2–4 года соотношение полов близко к паритетному (F — 49 %, M — 51 %), а по мере увеличения возраста доля самцов растёт. Отметим, что в группах 13 и 14 лет (1,4 % выборки) доля самцов и самок равна, а среди особей в возрасте 15 и 16 лет (по 0,35 % выборки) обнаружены только самки.

Биоценологические связи *Rapana venosa*. В заливе Донузлав моллюск обнаружен в диапазоне глубины 1,0–5,0 м в биоценозах песка с венусом, песка с харой, ракушечников, хары и зостеры. Особи рапаны замечены в процессе совокупления, формирования кладок, питания и перемещения по грунту.

Распределение рапаны — неравномерно пятнистое. Максимальные её концентрации с июня по сентябрь связаны с нерестом, поэтому бóльшая часть особей *R. venosa* собрана в местах, где находится твёрдый субстрат (выходы скальных пород или отдельные камни), на котором самки прикрепляют кладки. В качестве субстрата для прикрепления кладок иногда служат другие особи рапаны, водоросли или предметы антропогенного происхождения.

В кутовой части залива рапана и её кладки не обнаружены, несмотря на обилие и разнообразие потенциальных пищевых объектов *Bivalvia* (устриц, мидий, гребешков, венусов, кардиумов и анадары), а также наличие скального грунта. Наибольшая плотность *R. venosa* характерна для участков залива, где мозаичное сочетание разных биоценозов предоставляет возможность для развития рапаны на всех стадиях онтогенеза после оседания личинок на субстрат. Здесь присутствуют особи всех размеров, плотность распределения максимальна — до 0,1 экз. \cdot м⁻² (рис. 1). Как при совокуплении, так и при питании *R. venosa* может формировать группы по несколько особей (до 10 экз. \cdot м⁻²).

Спектр питания. Обнаружено 43 экз. (14,3 % общего количества) *R. venosa*, питающихся *Bivalvia*. Объекты питания моллюска, установленные для района исследований, приведены в табл. 2.

Установленный спектр питания рапаны в районе исследований охватывает 12 видов *Bivalvia*, их размер (L) варьирует от 5,2 мм (*Lucinella divaricata*) до 40,2 мм (*Cerastoderma glaucum*). Среди жертв *R. venosa* первое место занимает *Chamelea gallina*: она обнаружена у 34,8 % питающихся *Bivalvia* особей. На втором месте по частоте захвата рапаной *Modiolus adriaticus* (25,5 %), далее следует *Polititapes aureus* (9,4 %). Остальные виды обнаружены в качестве жертв *R. venosa* по одному (2,3 %) или два (4,7 %) раза (табл. 2).

Таблица 2. Список видов моллюсков — объектов питания *Rapana venosa* в заливе Донузлав, их размер (L), доля в качестве жертв (Q₁) и среднее значение их количественного вклада в таксоцен *Bivalvia* (Q₂)

Table 2. Species list of molluscs – food objects of *Rapana venosa* in the Donuzlav Bay, their size (L), proportion as prey (Q₁), and mean value of their quantitative input to the *Bivalvia* taxocene (Q₂)

Таксон	L, мм	Q ₁ , %	L, мм	Q ₂ , %
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguière, 1789)	28,0–40,2	4,7	6,1–42,6	3,9
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	11,6–27,8	34,8	5,0–27,6	20,4
<i>Flexopecten glaber</i> (Linnaeus, 1758)	37,7	2,3	9,1–60,2	5,1
<i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	26,3	2,3	12,2–26,8	0,1
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	7,2	2,3	5,5–10,6	2,0
<i>Irus irus</i> (Linnaeus, 1758)	14,4	2,3	10,2–15,2	0,2
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	5,2–6,7	4,7	5,0–7,9	4,0
<i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819	25,2–38,0	25,5	6,5–35,2	10,2
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	15,0–23,7	4,7	5,0–24,1	22,1
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	12,0–12,5	4,7	5,0–14,1	17,7
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	12,0	2,3	5,5–12,7	3,3
<i>Polititapes aureus</i> (Gmelin, 1791)	14,5–25,0	9,4	6,0–27,0	5,1
Другие <i>Bivalvia</i>	–	–	5,4–84,2	5,9

Средняя биомасса *Bivalvia* — объектов питания в районе обитания рапаны составляет $162,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$.

В заливе Донузлав, кроме двустворчатых моллюсков, *R. venosa* использует в пищу зелёные водоросли *Chara* sp. (рис. 3). Их фрагменты обнаружены в пищеводе и желудке у 16 особей рапаны, что превышает количество *R. venosa*, питавшихся *Ch. gallina*. Таким образом, доля питающихся рапан в заливе составляла около 20 % всей выборки.



Рис. 3. *Rapana venosa*, питающаяся двустворчатым моллюском *Flexopecten glaber* (А) и водорослью *Chara* sp. (Б)

Fig. 3. *Rapana venosa* feeding on the bivalve *Flexopecten glaber* (A) and the green alga *Chara* sp. (B)

Хищник — жертва. По наблюдениям *in situ*, травяной, зелёный, или эстуарный, краб *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 (рис. 4А) питается рапаной. По нашим данным, самцы эстуарного краба в заливе Донузлав достигают массы 168 г при ширине карапакса (CW) 86,2 мм. Плотность распределения *C. aestuarii*, по визуальной оценке в светлое время суток, в среднем составляет $0,05 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$.

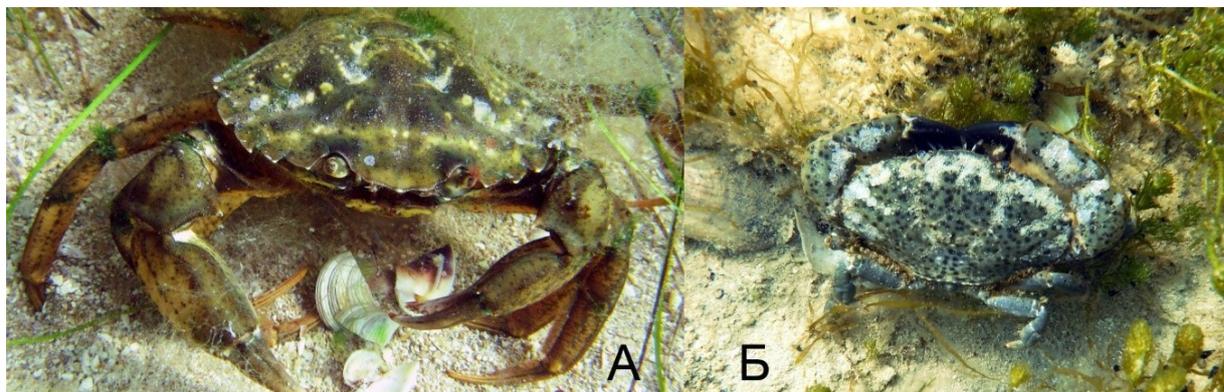


Рис. 4. Крабы — хищники рапаны: А — *Carcinus aestuarii* (CW 78,2 мм), разломавший раковину *Chamelea gallina* и питающийся её мясом, залив Донузлав, глубина 2,8 м; Б — *Xantho poressa* (CW 46 мм), питающийся *Mytilaster lineatus*

Fig. 4. Crabs – predators of the rapa whelk: A, *Carcinus aestuarii* (CW of 78.2 mm) broke *Chamelea gallina* shell and feeds on its meat, the Donuzlav Bay, depth of 2.8 m; Б, *Xantho poressa* (CW of 46 mm) feeds on *Mytilaster lineatus*

В Донузлаве травяной краб является объектом активного любительского лова, сохраняя при этом высокую численность благодаря богатой пищевой базе, которая включает двустворчатых и брюхоногих моллюсков, в том числе *R. venosa*. Наблюдения *in situ* (5 случаев) показали, что *C. aestuarii* питается молодью рапаны (SH до 22 мм), предварительно разрушая клешнями раковину. Это не единственный моллюск среди пищевых объектов краба. Мощные клешни *C. aestuarii* способны раздавить и относительно тонкостенную раковину *M. adriaticus* (3 наблюдения), и более толстостенную раковину *Ch. gallina* (14 наблюдений) (рис. 4А). Эти два вида *Bivalvia*, как и рапана, являются пищевыми объектами эстуарного краба.

Относительно небольшие (SH до 65 мм) особи *R. venosa* неоднократно (6 наблюдений) были атакованы *C. aestuarii*, при этом краб не отпускал свою жертву, рапану, волоча её по дну даже в случае тревоги (при непосредственном приближении ныряльщика). Более крупные *R. venosa* залива Донузлав нередко имеют следы нападения крабов — характерные следы повреждений базального и палатального краёв устья (рис. 5) [Bondarev, 2013]. Высота наиболее крупной травмированной раковины на момент повреждения составляла 122 мм, что означает, что даже крупные рапаны могут подвергаться нападению крабов. Более половины (52 %) особей *R. venosa* в районе исследований имеют на раковине хотя бы один шрам от повреждений, сделанных клешнями крабов в разных местах, от макушки до последнего оборота.

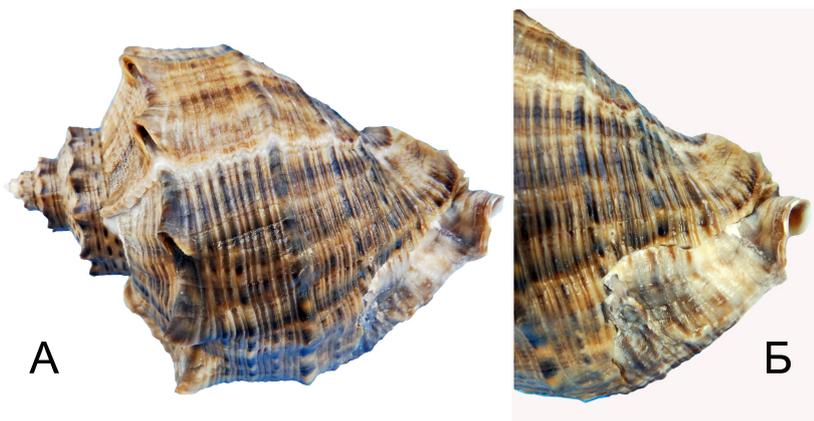


Рис. 5. А — дорсальная сторона раковины *Rapana venosa* (SH 90,0 мм) с регенерированным участком; Б — базальная часть раковины (× 1,5)

Fig. 5. А, dorsal side of *Rapana venosa* shell (SH of 90.0 mm) with a regenerated area; Б, the basal part of the shell (× 1.5)

В целом спектр питания *C. aestuarii* близок к таковому *R. venosa*, поскольку в него входят все виды *Bivalvia*, которыми питается рапана. Также в него входят рыбы, водоросли и сама *R. venosa*.

Потенциальным хищником для молоди рапаны, вероятно, является краб-водолюб *Xantho poressa* (Olivi, 1792) (рис. 4Б). Этот небольшой по размерам краб с шириной карапакса (CW) до 42,3 [Кобякова, Долгопольская, 1969], возможно и до 47 мм [Макаров, 2004], характеризуется наличием относительно крупных клешней и способен разломать раковину *Mytilaster lineatus* (рис. 4Б) и ювенильной рапаны. Самый крупный для исследованного района экземпляр этого краба (рис. 4Б), CW 46 мм, вес 24,7 г, обнаружен нами в камнях среди зарослей *Chara* sp. В заливе Донузлав вид часто встречается среди камней, на друзах мидий и среди водорослей.

Одиночные и спаривающиеся особи краба-плавунца *Liocarcinus vernalis* (Risso, 1827) отмечены в акватории залива на песчаных грунтах. Этот небольшой (CW до 39 мм) краб [Макаров, 2004] уступает по численности и размерам двум вышеупомянутым видам, и пока нет прямых доказательств, что он питается рапаной. Однако, судя по размеру клешней, *L. vernalis* способен разрушать раковины ювенильных особей *R. venosa*.

ОБСУЖДЕНИЕ

В материале первого исследования бентоса залива Донузлав, проведённого в 1981 г. [Чухчин, 1992], размер обнаруженных особей рапаны не указан. Средняя высота раковин единично зарегистрированных экземпляров данного вида в 2007 г. составляла 86 мм, при этом отмечено отсутствие кладок, молоди и пустых раковин *R. venosa* [Переладов, 2013]. В 2009–2012 гг. в заливе Донузлав на песчаном грунте отобраны 60 особей *R. venosa* (SH 30–79,9 мм, возраст 3–5 лет) [Косьян, 2013; Kosyan, 2016]. Средний размер раковин рапаны в нашей выборке (SH 86,6 мм) близок к размеру особей, найденных в 2007 г. М. В. Переладовым [2013]. В сборах 2007 г. не зафиксированы значительно более мелкие и крупные особи, поэтому можно предположить, что вышеуказанный средний размер не существенно отличается от крайних значений.

В половозрелой части популяции рапаны залива Донузлав присутствуют особи с широким диапазоном высоты раковины — от 32,1 до 135,0 мм. Наличие довольно большого количества молодых, 2–3-летних *R. venosa* (52,8 %) и наличие крупных старых, 14–16-летних особей (1,4 %) (рис. 2) свидетельствуют о достаточном обеспечении рапаны пищевыми ресурсами.

В настоящее время у берегов Крыма наиболее распространены *R. venosa* с размером раковины 40–90 мм, но этот показатель может существенно отличаться в различных популяциях. Большинство современных популяций рапаны у побережья Крыма состоят из «карликовых» особей, размер (SH) которых в зрелом и старом возрасте не превышает 50–60 мм [Бондарев, 2010, 2011, 2016]. Снижение темпов роста и явная тенденция к уменьшению размеров *R. venosa* в Чёрном море, по сравнению с таковыми на начальном этапе вселения, были отмечены ещё в конце 1950-х гг., что связывалось с уменьшением кормовой базы [Чухчин, 1961b, c]. В Керченском районе до начала 1990-х гг. модальный размер (SH) *R. venosa* составлял 90–110 мм; в 1990–1994 гг. — 80–100 мм; в 1997–2000 гг. — 55–85 мм; в 2001–2006 гг. — 50–90 мм [Евченко, 2010]. По данным исследования 1581 *R. venosa* в юго-восточной части Чёрного моря у побережья Турции в период с января по август 2000 г., максимальный размер особей (SH) составлял 90,0 мм, а средний — $(53,82 \pm 0,410)$ мм [Sağlam, Düzgüneş, 2014].

В заливе Донузлав сохраняется широкий диапазон размерно-весовых показателей *R. venosa*. Питание водорослью *Chara* sp. создаёт дополнительные возможности для выживания рапаны, поскольку расширяет кормовую базу. Вероятно, такое дополнение к пищевому рациону *R. venosa* в заливе Донузлав способствует формированию крупных раковин (SH до 135 мм) и выживанию старых (16 лет) особей на фоне общей противоположной тенденции, наблюдаемой в акватории Чёрного моря. Установленное наличие половозрелых *R. venosa* с SH 30–50 мм соответствует ранее выявленным фактам сосуществования в локальных черноморских популяциях особей, значительно различающихся по размеру [Бондарев, 2010, 2011, 2016; Переладов, 2013].

Соотношение полов $F : M = 1 : 1,36$ (F — 42,3 %, M — 57,7 %) в исследованной популяции также говорит о достаточно благоприятных условиях её существования. Соотношение полов в «идеальной» популяции — $1 : 1$; такое соотношение было зарегистрировано у рапаны в Севастопольской бухте в конце 1950-х гг. [Чухчин, 1961a]. В современных популяциях *R. venosa* в Чёрном и Средиземном морях доля самцов обычно превышает долю самок [Бондарев, 2010, 2011, 2016; Bondarev, 2014; Sağlam et al., 2009; Savini et al., 2004]. В среднем $F : M$ для популяций побережья Крымского полуострова составляет $1 : 1,85$ (F — 35 %, M — 65 %), иногда достигает $1 : 4,5$ (F — 18 %, M — 82 %) (в 2002 г. в Керченском регионе) [Бондарев, 2011]. О диспропорции $F : M = 1 : 1,6$ сообщается для *R. venosa* турецкого побережья Чёрного моря [Sağlam et al., 2009]. Сходные с нашими данные соотношения полов приведены для *R. venosa* Адриатического моря, где самки составляют 47 % популяции, обитающей на песчаном грунте, и 43 % — на скальном [Savini et al., 2004].

Преобладание самцов в популяциях рапаны может быть вызвано тем, что самки несут большие энергетические затраты на воспроизведение потомства, формируя кластер коконов, заполненных яйцами [Чухчин, 1970]. Компенсация повышенных энергозатрат 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* [Бондарев, 2010, 2016]. Особенности изученной популяции залива Донузлав являются паритет полов среди особей 13 и 14 лет и обнаружение только самок в самых старших возрастных группах, 15 и 16 лет. Одним из факторов, способствующих выживаемости самок старшего возраста, являются, вероятно, их меньшие, чем у самцов, размеры, при которых моллюску не требуется большого количества пищи для поддержания жизнедеятельности.

Биоценотические связи *Rapana venosa*. При первом изучении бентоса залива Донузлав в 1981 г. отмечено, что рапана часто встречается в южной его части в биоценозе ракушечника и не обнаруживается в пределах других биоценозов [Чухчин, 1992]. Нашими исследованиями подтверждено наличие скоплений *R. venosa* на ракушечниках, которые преимущественно сформированы вокруг скальных грунтов. Приуроченность моллюска к этому биоценозу в летне-осенний период связана с наличием субстрата для крепления кладок и с обилием потенциальных жертв, которые в основном обитают в песчаном грунте, окружающем скальные выходы. Широко распространённые в Чёрном море объекты питания рапаны: *Ch. gallina*, *C. glaucum*, *Gastrana fragilis*, *Gouldia minima*, *L. divaricata*, *Parvicardium exiguum*, *P. aureus* и *Pitar rudis* — относятся к типичным представителям инфауны рыхлых грунтов. *Flexopecten glaber*, *M. adriaticus*, *M. lineatus* и *P. exiguum* встречаются как на рыхлых грунтах, так и на твёрдых субстратах (ракушечники и камни), а также на водорослях. По нашим данным, наибольшая плотность и количество *R. venosa* характерны для участков залива Донузлав, где соседствуют различные биоценозы; их мозаичность создаёт условия для развития всех стадий онтогенеза рапаны от момента оседания личинок на дно. На твёрдом субстрате и на водорослях моллюск прикрепляет кладку, в водорослях укрывается и находит пищу молодь, на рыхлых грунтах большая часть рапаны находит своих жертв.

Летом 2007 г. в акватории залива Донузлав рапана была единично отмечена в точке, расположенной на расстоянии около 2 км от открытого моря. Плотность поселения *R. venosa* на этом участке составила менее 0,01 экз.·м⁻². На участке, отстоящем от открытого моря примерно на 4 км, рапана вообще не встречена, несмотря на обилие мидийных банок, живых реликтовых устричников и скоплений морского гребешка. В средней и кутовой части Донузлава *R. venosa* также не была зарегистрирована; по сообщению местных водолазов, в значительных количествах рапана встречается только в акватории, которая прилегает к каналу, соединяющему залив с открытым морем [Переладов, 2013]. В 2009–2012 гг. моллюск был собран в биотопе песка на глубинах 5–8 м [Косьян, 2013; Kosyan, 2016].

По нашим данным, *R. venosa* в заливе Донузлав найдена в диапазоне глубины 1,0–5,0 м в биоценозах песка с венусом, песка с харой, ракушечников, хары и зостеры. Плотность поселения рапаны на большей части станций составляла менее 0,01 экз.·м⁻², но на отдельных участках повышалась на порядок, до 0,1 экз.·м⁻² (рис. 1), а иногда достигала 10 экз.·м⁻².

Обнаружение нами более широкого распространения рапаны и участков с большей плотностью поселения, по сравнению с таковыми в предыдущих исследованиях, объясняется характером распределения моллюска (агрегированность и пятнистость) и целенаправленными поисками объекта. В кутовой части залива Донузлав *R. venosa* нами также не найдена, несмотря на наличие ракушечников и скальных грунтов с живыми моллюсками. Здесь на песке обитает ряд видов двустворок, входящих в спектр питания рапаны, включая мидию, которая присутствует

и на камнях (до 20 экз. \cdot м⁻²). На скальном грунте плотность только устриц местами достигает 5 экз. \cdot м⁻² [Переладов, 2016]. Возможно, распространению *R. venosa* в пределы кутовой части залива Донузлав препятствует массовое развитие эстуарного краба.

Спектр питания. Очевидно, что рапана проявляет избирательность по отношению к объектам питания (табл. 2). Особенно явно прослеживается предпочтение *Ch. gallina*, составляющей в исследованном районе 20,4 % общей численности *Bivalvia*, а среди жертв рапаны — 34,8 %. Особи *R. venosa*, отобранные в заливе Донузлав в 2012 г. на песчаном грунте, также преимущественно питались *Ch. gallina* [Косьян, 2013; Kosyan, 2016].

Рапана предпочитает этот вид моллюска другим видам в современных популяциях биотопов рыхлых грунтов в большинстве районов Чёрного моря [Бондарев, 2016, 2020; Золотарёв, Евченко, 2010; Kosyan, 2016]. В северо-восточной части Чёрного моря от мыса Чауда (Крым) до города Батуми в составе пищи *R. venosa* зарегистрированы только двустворчатые моллюски, среди которых доля *Ch. gallina* составляет 80 % [Золотарёв, Евченко, 2010]. Преимущественное питание хамелеей характерно для *R. venosa*, обитающей на песчаном грунте в бухтах Севастополя [Бондарев, 2016]. В спектре питания рапаны в Казачьей бухте (Севастополь, Крым) *Ch. gallina* составляла 80 % жертв, *M. adriaticus* — 5 %, *P. rudis* — 5 %, *P. exiguum* — 4 %, *P. aureus* — 3 %, *C. glaucum* — 2 %, *G. minima* — 1 % [Бондарев, 2020].

Такой набор моллюсков со сходной долей большинства видов-жертв характерен и для нашей выборки из залива Донузлав. Главные отличия заключаются в меньшей доле *Ch. gallina* (34,8 %) и существенно увеличенном вкладе *M. adriaticus* (25,5 %), который составляет в биоценозах залива в среднем 10,2 % общей численности *Bivalvia* (табл. 2). Среди жертв рапаны также чаще присутствует *P. aureus* (9,4 % против 5,1 % в биоценозах), в то время как *M. lineatus* и *P. exiguum* значительно шире представлены в биоценозах (22,1 и 17,7 % соответственно), чем среди жертв рапаны (4,7 % каждый). Одним из факторов выявленной избирательности является, возможно, размер особей *Bivalvia* (табл. 2). Соответствие размерных показателей *R. venosa* и её жертв, оценённое ранее [Бондарев, 2016; Косьян, 2013; Sağlam, Düzgüneş, 2014], показало, что в заливе Донузлав обитает довольно много крупной рапаны, поэтому мелкоразмерные виды *Bivalvia* реже избираются в качестве жертв.

Необходимо отметить, что крупные *Bivalvia*, которые ранее считались основными объектами питания *R. venosa* (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758), ни разу не были обнаружены нами в качестве её жертв в районе исследований, хотя оба эти вида присутствуют в бентосе Донузлава. Добавим, что поедание морского гребешка *F. glaber*, который формирует в заливе скопления с плотностью поселения в отдельных пятнах свыше 10 экз. \cdot м⁻², зафиксировано лишь один раз. В непосредственной близости от многочисленных особей гребешка неоднократно обнаружены рапаны, питающиеся *Ch. gallina* и *M. adriaticus*.

Возможно, такая ситуация связана с тем, что самые крупные (SH > 110 мм) особи *R. venosa* в это время спаривались и не питались до конца сентября — месяца, которым был ограничен исследовательский сезон. Известно, что на Гудаутской банке в период деградации её биоценозов и исчезновения мидий и устриц из крупных *Bivalvia* остался только гребешок. Предположено, что крупные двустворки были уничтожены рапаной, а гребешок сохранился благодаря своей способности уплывать от хищников [Чухчин, 1961b]. Наши исследования показывают, что *F. glaber* реагирует на приближение потенциального хищника (аквалангиста), закрывая створки без изменения положения, а *R. venosa* не проявляет активного пищевого интереса к этому гребешку ни в естественных, ни в лабораторных условиях. В аквариуме пищевая реакция *R. venosa* на *O. edulis* была слабой либо отсутствовала [Переладов, 2013]. Вероятно, вклад рапаны в истребление черноморских устриц и гребешка переоценён. Ранее уже отмечено, что вопрос о её фатальном влиянии на поселения устриц в Чёрном море остаётся дискуссионным [Переладов, 2013].

Средняя биомасса рапаны в обследованном районе составляла $3,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, а средняя биомасса объектов её питания (*Bivalvia*) — $162,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, что свидетельствует о достаточной обеспеченности пищей и об отсутствии значимого негативного влияния хищника.

Фрагменты водорослей *Chara* sp. обнаружены в пищеводе и желудке крупных особей ($\text{SH} > 90 \text{ мм}$) рапаны. Ранее установлено питание её молоди ($\text{SH} 12\text{--}31 \text{ мм}$) перифитоном, образующимся на стенках аквариума [Переладов, 2013]. Собственно, отличие в механизме питания у растительноядных брюхоногих моллюсков состоит в том, что они радулой пищу скребут, а *R. venosa* радулой откусывает кусочки мяса жертвы [Чухчин, 1970] и, как выяснилось, фрагменты водорослей. Водоросли в пищевом тракте рапаны также частично перетёрты радулой. Стоит отметить, что *R. venosa* способна при помощи радулы сверлить раковины не только ювенильных особей, но и моллюсков зрелого возраста [Kosyan, 2016], что подтверждают наши данные. Возможно, рапана не является облигатным хищником, что расширяет её адаптационный потенциал, однако этот вопрос требует дополнительных исследований.

Поедание *Chara* sp. крабами и более мелкими плотоядными ракообразными (раки-отшельники и креветки) также зафиксировано нами в районе исследований. Известно, что харовые водоросли служат источником пищи для водоплавающих птиц, которые используют главным образом ооспоры, заполненные крахмалом и каплями жира. Благодаря обилию в харовых водорослях извести, их применяют в качестве удобрения тяжёлых почв [Голлербах, 1977]. Очевидно, что комплекс перечисленных выше важных компонентов *Chara* sp. активно используется многими плотоядными беспозвоночными.

Хищник — жертва. Повреждения крабами раковин *R. venosa* ранее описаны у особей из бухт Севастополя [Bondarev, 2013], где, помимо *S. aestuarii*, встречается *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775) — каменный краб, обитающий в Чёрном море, но не обнаруженный в заливе Донузлав. Этот краб (самый крупный из аборигенных видов, обладающий наиболее мощной первой парой переопод) неоднократно отмечен автором *in situ* с взрослой рапаной в клешнях. Зафиксировано и раздавливание в аквариуме каменным крабом небольшой ($\text{SH} 25 \text{ мм}$) раковины *R. venosa* с толщиной стенок около $1,0 \text{ мм}$ [Bondarev, 2013].

S. aestuarii является самым обычным и массовым крабом в Чёрном море, встречаясь до глубины 70 м ; он образует обычно большие скопления в литоральной и sublиторальной зоне, а также в лагунах. Обитает на песчаном или ракушечном грунте, среди водорослей, реже на гравии или под камнями. В XX в. (особенно до 1970-х гг.) *S. aestuarii* был наиболее распространён в северо-западной части Чёрного моря [Макаров, 2004], и этим обстоятельством можно объяснить ранее отмеченное парадоксально небольшое количество рапаны в данном районе при значительных запасах двустворчатых моллюсков [Zolotarev, 1996]. В настоящее время в результате разрушения местообитаний и чрезмерного любительского промысла в ряде районов частота встречаемости *S. aestuarii* снизилась; вид включён в региональную Красную книгу [Красная книга города Севастополя, 2018].

Залив Донузлав с обильной пищевой базой, включающей рапану, является, очевидно, зоной комфорта для развития популяции *S. aestuarii*, благодаря чему отдельные особи здесь имеют размеры, превышающие ранее известные максимальные. По литературным данным, в Чёрном море наибольшая ширина карапакса (CW) травяного краба составляет 80 мм при длине 63 мм [Кобякова, Долгопольская, 1969]. В Донузлаве эстуарные крабы с $\text{CW} > 80 \text{ мм}$ не являются редкими, а максимальная ширина карапакса составляет, по нашим сведениям, $86,2 \text{ мм}$. В популяции в Средиземном море и в других новообразованных популяциях (Япония, Австралия, Новая Зеландия и Северная Америка) европейский травяной краб *S. aestuarii* имеет существенно меньшую CW — до 65 мм [Yamada, Hauck, 2001]. Крупные размеры *S. aestuarii* в Чёрном море и в заливе Донузлав позволяют ему охотиться не только на достаточно крупных *Bivalvia* и на молодь *R. venosa*,

но и на зрелых особей. По нашим данным, эстуарный краб имеет спектр питания, сходный с таковым *R. venosa*, с преобладанием двустворчатых моллюсков. Таким образом, *S. aestuarii* является для рапаны и трофическим конкурентом, и хищником.

Необходимо иметь в виду, что после оседания на грунт наибольшие потери от бентосных хищников рапана несёт именно на ранних стадиях роста. Её молодь после оседания на грунт имеет размер около 1 мм; через две недели молодь вырастает до 1,5 мм, ещё через 6 дней — до 2 мм [Чухчин, 1970], а значит, даже мелкоразмерные виды крабов могут существенно влиять на численность *R. venosa*. Именно поэтому влияние таких крабов на популяцию рапаны нельзя недооценивать. Взрослая крупная *R. venosa* хотя и подвергается нападению крупноразмерных крабов, но значительно реже становится жертвой и способна регенерировать повреждённые и даже утраченные фрагменты раковины (рис. 5) [Bondarev, 2013]. Вполне вероятно, что культивирование крабов может способствовать регулированию численности и ограничению экспансии рапаны.

Выводы. В заливе Донузлав существует устойчивая популяция *Rapana venosa* — с полноценной структурой, активно размножающаяся и обеспеченная разнообразными объектами питания.

При наличии потенциальных объектов питания во всей акватории залива распространение рапаны ограничено центральной и юго-западной частью залива, где плотность её поселения составляет от $< 0,01$ до $0,1$ экз.·м⁻².

Пищевыми конкурентами и хищниками *R. venosa* являются аборигенные черноморские крабы, ограничивающие численность и, вероятно, распространение инвазионной гастроподы.

Обнаружение в желудках *R. venosa* харовых водорослей свидетельствует о расширении спектра питания рапаны и нуждается в дальнейшем изучении, поскольку, возможно, указывает на то, что данный вид обладает большим адаптационным потенциалом, чем было известно ранее.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4).

Благодарность. Автор признателен анонимным рецензентам за замечания и рекомендации, следование которым позволило повысить качество работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Ревков Н. К. Фауна макрозообентоса лимана Донузлав (Чёрное море) // *Экология моря*. 2002. Вып. 62. С. 10–13. [Boltacheva N. A., Kolesnikova E. A., Revkov N. K. Macrozoobenthos fauna of the Donuzlav Estuary (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 62, pp. 10–13. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4549>
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. The 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. Современное состояние популяций рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в крымской части ареала // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской, Г. Е. Шульмана, Ю. А. Загородней. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. Гл. 5. С. 177–189. [Bondarev I. P. Sovremennoe sostoyanie populyatsii rapany *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) v krymskoi chasti areala. In: *Biological Resources of the Black Sea and Sea of Azov* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya, G. E. Shulman, Yu. A. Zagorodnyaya (Eds). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2011, chap. 5, pp. 177–189. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1363>
4. Бондарев И. П. Особенности питания и перспективы развития рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в Чёрном море // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных*

- объектов : материалы международной конференции, Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2015а. 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 mezhdunarodnoi konferentsii, Rostov-on-Don, 27 November, 2015. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2015a, pp. 44–48. (in Russ.)]
5. Бондарев И. П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) севастопольских бухт (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 3. С. 14–21. [Bondarev I. P. Structure of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) population of Sevastopol bays (the Black Sea). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 14–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.02>
 6. Бондарев И. П. Особенности биоценологических связей *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) в бухте Казачьей Чёрного моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2020. Т. 13, № 2. С. 10–22. [Bondarev I. P. Features of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) biocenotic relations in the Kazachya Bay of the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2020, vol. 13, no. 2, pp. 10–22. (in Russ.)]
 7. Голлербах М. М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // *Жизнь растений*. Т. 3. *Водоросли. Лишайники*. Москва : Просвещение, 1977. 487 с. [Gollerbakh M. M. Otdel kharovye vodorosli (Charophyta). In: *Zhizn' rastenii*. vol. 3. *Vodorosli. Lishainiki*. Moscow : Prosveshchenie, 1977, 487 p. (in Russ.)]
 8. Евченко О. В. Биологические характеристики и запас рапаны *Rapana venosa* (Gastropoda: Murexidae) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ЮгНИРО*. 2010. Т. 48. С. 24–28. [Evchenko O. V. Biological features and stock of rapana *Rapana venosa* (Gastropoda: Murexidae) in the north-eastern Black Sea. *Trudy YugNIRO*, 2010, vol. 48, pp. 24–28. (in Russ.)]
 9. Зенкевич Л. А. *Биология морей СССР*. Москва : АН СССР, 1963. 739 с. [Zenkevich L. A. *Biologiya morei SSSR*. Moscow : AN SSSR, 1963, 739 p. (in Russ.)]
 10. Золотарёв П. Н., Евченко О. В. Некоторые черты биологии и оценка запаса рапаны *Rapana venosa* (Gastropoda: Murexidae) в северо-восточной части Чёрного моря в 1988–1994 гг. *Вопросы рыболовства*. 2010. Т. 11, № 3 (43). С. 442–452. [Zolotarev P. N., Yevchenko O. V. Some biology features and stock assessment of rapana *Rapana thomassiana thomassiana* (Gastropoda: Murexidae) in the north-eastern part of Black Sea in 1988–1994. *Voprosy rybolovstva*, 2010, vol. 11, no. 3 (43), pp. 442–452. (in Russ.)]
 11. Зуев Г. В., Болтачев А. Р. Влияние подводной добычи песка на экосистему лимана Донузлав // *Экология моря*. 1999. Вып. 48. С. 5–9. [Zuev G. V., Boltachev A. R. Influence of underwater quarrying of sand on the Donuzlav Estuary ecosystem. *Ekologiya morya*, 1999, iss. 48, pp. 5–9. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4199>
 12. 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. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 270–307. (in Russ.)]
 13. Косьян А. Р. Сравнительный анализ *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) из разных биотопов Чёрного моря по морфологическим признакам // *Океанология*. 2013. Т. 53, № 1. С. 53–59. [Kosyan A. R. Comparative analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from different biotopes of the Black Sea based on morphological characters. *Okeanologiya*, 2013, vol. 53, no. 1, pp. 53–59. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157413010085>
 14. *Красная книга города Севастополя* / Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград ; Севастополь : ИД «РОСТ-ДОАФК», 2018. 432 с. [*Krasnaya kniga goroda Sevastopolya* / Главное управление природных ресурсов и экологии города Sevastopolya. Kaliningrad ; Sevastopol : ID “ROST-DOAFK”, 2018, 432 p. (in Russ.)]
 15. Макаров Ю. Н. *Десятиногие ракообразные*. Киев : Наукова думка, 2004. 429 с. (Фауна Украины : в 40 т. Т. 26: Высшие ракообразные ; вып. 1–2). [Makarov Yu. N. *Desyatinogie rakoobraznye*. Kyiv : Naukova dumka, 2004, 429 p. (Fauna Ukrainy : in 40 vols. Vol. 26: Vysshie rakoobraznye ; iss. 1–2). (in Russ.)]
 16. Переладов М. В. Современное состояние

- популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ВНИРО*. 2013. Т. 150. С. 8–20. [Pereladov M. V. Modern status and biological aspects of veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in the North-East Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2013, vol. 150, pp. 8–20. (in Russ.)]
17. Переладов М. В. Структура биотопа и современное состояние поселений устриц (*Ostrea edulis*) в озере Донузлав п-ов Крым, Чёрное море // *Труды ВНИРО*. 2016. Т. 163. С. 36–47. [Pereladov M. V. Biotope structure and modern status of oyster (*Ostrea edulis*) settlement in Donuzlav Lake, Crimea Peninsula, the Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2016, vol. 163, pp. 36–47. (in Russ.)]
18. Фенёва И. Ю., Косьян А. Р. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) / венозная рапана / veined rapa whelk // *Самые опасные инвазионные виды России (топ-100)* / под ред. Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросяна, Л. А. Хляп. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 352–357. [Feneva I. Yu., Kosyan A. R. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) / venoznaya rapana / veined rapa whelk. In: *The Most Dangerous Invasive Species of Russia (Top 100)* / Yu. Yu. Dgebuadze, V. G. Petrosyan, L. A. Khlyar (Eds). Moscow : KMK Scientific Press, 2018, pp. 352–357. (in Russ.)]
19. Чухчин В. Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961a. Т. 14. С. 163–168. [Chukhchin V. D. Razmnozhenie rapany (*Rapana bezoar* L.) v Chernom more. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961a, vol. 14, pp. 163–168. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5502>
20. Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961b. Т. 14. С. 178–187. [Chukhchin V. D. Rapana (*Rapana bezoar* L.) na Gudautskoi us-trichnoi banke. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961b, vol. 14, pp. 178–187. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5504>
21. Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961c. Т. 14. С. 169–177. [Chukhchin V. D. Rost rapany (*Rapana bezoar* L.) v Sevastopol'skoi bukhte. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961c, vol. 14, pp. 169–177. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5503>
22. Чухчин В. Д. Функциональная морфология рапаны. Киев : Наукова думка, 1970. 139 с. [Chukhchin V. D. *Funktsional'naya morfologiya rapany*. Kyiv : Naukova dumka, 1970, 139 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1125>
23. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh mollyuskov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5646>
24. Чухчин В. Д. Формирование донных биоценозов в оз. Донузлав после соединения с морем // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / отв. ред. В. Е. Заика ; АН Украины, Ин-т биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1992. С. 217–225. [Chukhchin V. D. Formirovanie donnykh biotsenozov v oz. Donuzlav posle soedineniya s morem. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya* / V. E. Zaika (Ed.) ; Academy of Sciences of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 217–225. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
25. *Alien Species Alert: Rapana venosa (Veined Whelk)* / R. Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding (Eds). Copenhagen, Denmark : ICES, 2004, 14 p. (ICES Cooperative Research Report ; no. 264). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5471>
26. Bondarev I. P. Dynamics of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) population in the Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 2014, vol. 4, no. 3, pp. 42–56.
27. 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.
28. Bondarev I. P. Sexual differentiation and variations sexual characteristics *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *International Journal of Marine Science*, 2015b, vol. 5, no. 19, pp. 1–10.

29. Harding J. M. Predation by blue crabs, *Callinectes sapidus*, on rapa whelks, *Rapana venosa*: Possible natural controls for an invasive species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, vol. 297, iss. 2, pp. 161–177. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.07.005>
30. Kosyan A. Predation mechanisms of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in different biotopes along the Black Sea coast. *Marine Pollution Bulletin*, 2016, vol. 102, iss. 2, pp. 265–270. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.07.069>
31. Katsanevakis S., Wallentinus I., Zenetos A., Lepäkoski E., Cinar M. E., Öztürk B., Grabowski M., Golani D., Cardoso A. C. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: A pan-European review. *Aquatic Invasions*, 2014, vol. 9, iss. 4, pp. 391–423. <http://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.01>
32. Sağlam H., Düzgüneş E. 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*, 2014, vol. 2, no. 6, pp. 442–446.
33. Sağlam H., Düzgüneş E., Öğüt H. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae). *ICES Journal of Marine Science*, 2009, vol. 66, iss. 9, pp. 1865–1867. <http://doi.org/10.1093/icesjms/fsp184>
34. Savini D., Castellazzi M., Favruzzo M., Occhipinti-Ambrogi A. The alien mollusc *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. <https://doi.org/10.1080/02757540310001629242>
35. Snigirov S., Medinets V., Chichkin V., Sylyantsev S. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2013, vol. 8, iss. 3, pp. 289–297. <http://doi.org/10.3391/ai.2013.8.3.05>
36. Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘worst invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine Science*, 2006, vol. 7, no. 1, pp. 87–118. <https://doi.org/10.12681/mms.180>
37. Yamada S. B., Hauck L. Field identification of the European green crab species: *Carcinus maenas* and *Carcinus aestuarii*. *Journal of Shellfish Research*, 2001, vol. 20, iss. 3, pp. 905–912.
38. Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species. *Marine Ecology*, 1996, vol. 17, iss. 1–3, pp. 227–236. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1996.tb00504.x>

**PECULIARITIES
OF POPULATION STRUCTURE AND BIOCENOTIC RELATIONSHIPS
OF *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)
IN THE DONUZLAV BAY (THE BLACK SEA)**

I. Bondarev

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

The Western Pacific gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) is classified among the hundred most dangerous invasive species of the Black and Mediterranean seas. Moreover, it is recognized as a dangerous invader in a number of coastal water areas on both sides of the Atlantic Ocean that determines the relevance of the study of population characteristics and biocenotic relationships of the rapa whelk in the areas of its invasion. The analysis of a previously unexplored *R. venosa* population in the Donuzlav Bay (the Northwestern Crimea) of the Black Sea in 2020 showed as follows: in the occurrence of an abundant and diverse food base, the rapa whelk does not form mass aggregations and, consequently, does not significantly affect benthic biocenoses. This fact is also confirmed by the ratio of biomass of the predatory mollusc and its prey. *R. venosa* mean biomass in the study area was 3.8 g·m⁻², and the mean biomass of its food objects (*Bivalvia*) was 162.8 g·m⁻². The features of the population structure and biocenotic relationships of the rapa whelk in the Donuzlav Bay are considered and discussed for the first time. Direct underwater observations and indirect evidence indicate that the distribution of this invader is controlled by aboriginal predators, crabs. The main species limiting *R. venosa* abundance in the study area is the crab *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847.

Keywords: biocenoses, algae, invasive species, crabs, molluscs, predator–prey