

УДК 594.3(262.5)

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

© 2017 г. **И. П. Бондарев**, канд. биол. наук, с. н. с., **Н. К. Ревков**, канд. биол. наук, вед. н. с.

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

Поступила в редакцию 23.06.2017 г. Принята к публикации 01.08.2017 г.

Исследование моллюсков-симбионтов хищной гастроподы *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) является продолжением работы по описанию таксономического состава комплекса эпибионтов, формирующегося на раковине рапаны. Современные исследования инвазивной гастроподы *R. venosa* показывают, что экологическая роль этого вида не сводится только к хищничеству. На довольно крупной раковине рапаны может формироваться специфический комплекс организмов-эпибионтов, рассматриваемый как консорция, ядром которой является *R. venosa*. Консорция брюхоногого моллюска-вселенца *R. venosa* является малоизученным и неучтённым звеном бентосных сообществ и экосистемы шельфа Чёрного моря. Для изучения консортного сообщества рапаны были осуществлены сборы в 7 районах северной части Чёрного моря: 1 — Мамайя, Румыния; 2 — северо-западная часть Чёрного моря (СЗЧМ), Крымский сектор; 3 — Севастополь; 4 — Алушка; 5 — Ялта — Алушта; 6 — Карадаг; 7 — Керченский пролив. Сбор рапаны в прибрежной зоне до глубины 15 м проводили totally с использованием легководолазного оборудования, в более глубоководной зоне (до 40 м) — дночерпателем «Океан-50» с борта НИС «Профессор Водяницкий». Каждый экземпляр помещали в отдельный пластиковый пакет с указанием района, глубины и биотопа. Параллельно со сбором моллюсков проводили визуальные наблюдения и фотофиксацию гидробионтов *in situ*. Всего проанализировано 890 экземпляров *R. venosa*. По сравнению с предыдущими исследованиями существенно расширен таксономический список консортных моллюсков *R. venosa*, относящихся к трём классам: Polyplacophora (Loricata), Bivalvia, Gastropoda. В этой части работы рассмотрены Polyplacophora, представленные в консорции 3 видами 2 родов 2 семейств, и Bivalvia — 7 видами 7 родов 5 семейств. Установлено, что моллюски являются важным компонентом консорции рапаны. На скальной рапане хитоны встречаются с частотой до 25 %, на песчаной рапане — до 10 %, в целом в консорции рапаны — около 12 %. Более 80 % численности всех хитонов на рапане приходится на *Lepidochitona cinerea*. Встречаемость бивальвий в большинстве обследованных районов составляет 50–75 %. Площадь покрытия раковины рапаны двустворками обычно составляет 2–20 %, иногда достигая 85 %. Наиболее распространённым видом бивальвий и моллюсков в целом в консорции черноморской рапаны является *Mytilaster lineatus*. Большинство Bivalvia имеют тесную связь с ядром консорции, прикрепляясь биссусом к поверхности раковины рапаны, а на самых ранних стадиях — и к поверхности эপিфитов. Представители Polyplacophora приурочены преимущественно к скальной форме рапаны, а Bivalvia представлены большим количеством видов в консорции рапаны рыхлых грунтов, чем скальных (6 против 3 видов, соответственно). Различия в таксономическом составе эпибионтов и проценте покрытия раковины двух экоформ *R. venosa* преимущественно определяются спецификой динамического воздействия водной массы в зонах развития скальных и рыхлых грунтов.

Ключевые слова: консорция, экология, эпибионты, Mollusca, Polyplacophora, Bivalvia, Чёрное море

Исследование моллюсков-симбионтов хищной гастроподы *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) является продолжением работы по описанию таксономического состава комплекса эпибионтов, форми-

рующего на её раковине [6]. Довольно крупный хищник *R. venosa* представляет потенциальную угрозу биоценозам моллюсков-фильтраторов [2, 3, 16, 17, 21]. С другой стороны, раковина рапаны выполняет функцию твёрдого субстрата для ряда эпибионтов, позволяя им значительно (на обширные пространства, покрытые рыхлыми грунтами) увеличить зону обитания [5, 6]. На её раковине может формироваться специфический комплекс симбионтов [6, 8, 20], который рассматривается как консорция [6, 8]. Многие моллюски-консорты являются объектами питания *R. venosa* [3, 4, 16] и находятся в различной степени и характере экологических взаимоотношений с ядром консорции.

До настоящего времени консорция организмов-эпибионтов *R. venosa* остаётся малоизученным и неучтённым звеном бентосных сообществ и экосистемы шельфа Чёрного моря в целом. Это определяет актуальность исследований её вклада в общую структуру биологического разнообразия экосистемы Чёрного моря. Основной задачей данного раздела работы является составление аннотированного списка таксонов моллюсков-консорт *R. venosa*, относящихся к двум классам — Polyplacophora и Bivalvia.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор образцов и натурные исследования эпибионтов раковин *R. venosa* проведены в 7 различных районах северной части Чёрного моря (рис. 1).



Рис. 1. Карта районов исследований: 1 — пляж Мамайя; 2 — СЗЧМ, Крымский сектор; 3 — Севастопольский район; 4 — Алупка; 5 — Ялта — Алушта; 6 — Карадаг; 7 — район Керченского пролива

Fig. 1. Sampling map with indication of investigated regions: 1 — Mamaia Beach; 2 — NWBS, Crimean sector; 3 — Sevastopol region; 4 — Alupka; 5 — Yalta — Alushta; 6 — Karadag; 7 — Kerch Strait region

Дополнительно к материалу, указанному в части I исследования по консортам рапаны [6], использованы имеющиеся в распоряжении авторов раковины моллюсков (33 экз.), собранные в керченском регионе (район 7) в 60–70-е гг. XX века, а также материалы В. А. Гринцова (2007 г.) по рапане из района 6. Таким образом, всего была проанализирована консортная структура 890 экз. рапаны (табл. 1).

Линейные размеры моллюсков измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. У хитонов определяли длину (l) от переднего края первого (головного) до заднего края последнего щитка. Методика измерения морфометрических параметров рапаны изложена в работе [6]. У двустворчатых моллюсков измеряли длину (L) от переднего до заднего края раковин. Взвешивание моллюсков выполняли на электронных весах: особей рапаны — с точностью до 0,1 г, других моллюсков-консорт — до 0,0001 г.

Покровление эпибионтами раковины рапаны (интенсивность обрастания) оценивали в процентах от общей площади внешней поверхности раковины по методике, изложенной в работе [6].

Встречаемость (экстенсивность обрастания) по отдельным районам и биотопам оценивали в % к количеству собранных в районе (биотопе) проб (экз.) рапаны. Обобщённая характеристика встречаемости таксонов в сводной таблице дана по следующей шкале: «→» — таксон в выборке моллюсков не

Таблица 1. Районы исследований в северной части Чёрного моря и показатели суммарной площади покрытия зооконсортиями поверхности раковин *R. venosa* в % (мин. – макс. / среднее)

Table 1. Investigated regions in the northern part of the Black Sea and indices of the *R. venosa* shell surface total coverage with zoo-consorts in % (min – max / average)

Районы	Кол-во проб	Глубина, м	Месяц, год	Грунт	Покрывание, % поверхности
1. Пляж Мамайя	12	0,0–1,5	XI, 2008	песок	2 – 35 / 5
2. СЗЧМ	11	19,5–25,0	X–XI, 2010	ил с ракушей	0 – 5 / 2
3. Севастополь	630	2,0–10,0	VI–IX, 2015, 2016	песок	0 – 100 / 35
	120	1,5–4,0	VI–IX, 2015, 2016	скала	0 – 60 / 25
4. Алушка	25	0,5–5,5	IX, 2016	скала	0 – 30 / 10
5. Ялта — Алушта	2	34,0, 40,0	X–XI, 2010	ил	20, 25
	3	3,0	VI, 2007	скала	–
6. Карадаг	14	21,8–23,0	X–XI, 2010	песчаный ил	5 – 85 / 30
	40	8,0–15,0	VII, 2012	илистый песок	5 – 90 / 20
7. Керчь	33	10,0–12,0	1960–1970	ил с ракушей	5 – 25 / 15

обнаружен, «+» — встречается редко (до 1 % выборки), «++» — не часто (2–10 %), «+++» — часто (11–30 %), «++++» — очень часто (> 30 %).

Названия таксонов приведены в соответствии с современной редакцией WoRMS (2017). Для некоторых видов указаны синонимы или базонимы, наиболее часто используемые в литературе в качестве основного наименования таксона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тип Mollusca в качестве консортов *R. venosa* в наших сборах представлен тремя классами: хитоны или панцирные (Polyplacophora), двустворчатые (Bivalvia) и брюхоногие (Gastropoda). В данной публикации рассмотрены первые два класса моллюсков (табл. 2).

Класс Polyplacophora представлен всеми тремя видами, упомянутыми для малакофауны Чёрного моря [7], относящимися к двум родам двух семейств. Это *Lepidochitona cinerea* (Linnaeus, 1767), *Lepidochitona caprearum* (Scacchi, 1836) и *Acanthochitona fascicularis* (Linnaeus, 1767). Первый вид является наиболее распространённым, в том числе и у берегов Крыма, второй и третий — более редкие [12]. Хитоны — одни из наиболее характерных моллюсков-консортов *R. venosa*. Частота их встречаемости как на раковинах рапаны, так и на её эпифитах в совокупности составляет около 12 %. На скальной рапане хитоны встречаются с частотой до 25 %, на песчаной рапане — до 10 %. В исследовании [8] приводится встречаемость Polyplacophora (без указания родовых и видовых таксонов) на раковинах рапаны от 1 до 10 % для 6 из 12 исследованных районов северной части Чёрного моря.

В индивидуальных консорциях рапаны обычно присутствуют по 1–2 экземпляра хитонов, редко встречаются группы до 5 особей одного-двух видов. Их преимущественная локализация — на поверхности раковины *R. venosa*, однако дважды хитоны обнаружены на крышечке рапаны (рис. 2 А) и в трёх случаях — на макроводорослях — обрастателях рапаны.

Семейство Lepidochitonidae. Размер обнаруженных особей хитонов варьирует от 0,6 до 14,0 мм, масса — от < 0,0001 до 0,11 г. Значительно чаще других хитонов (более 80 % всех особей) на рапане присутствует *L. cinerea*, который встречается как на песчаной, так и на скальной рапане севастопольских бухт (район 3) на глубинах от 2 до 10 м.

Для *L. cinerea* характерно большое разнообразие окрасок (от однородно грязно-белой, зеленоватой или коричневатой до пёстрой с красными, фиолетовыми, розовыми, жёлтыми, бурыми и чёрными тона-

Таблица 2. Список таксонов Mollusca в консорции *R. venosa* и их встречаемость на раковинах рапаны рыхлых (1) и скальных (2) грунтов в северной части Чёрного моря

Table 2. List of Mollusca taxa in consortium of *R. venosa* and their occurrence on the shells of the soft (1) and rocky (2) grounds in the northern part of the Black Sea

Таксон	Встречаемость		Глубина, м
	1	2	
Polyplacophora			
<i>Acanthochitona fascicularis</i>	–	+	2,0–4,0
<i>Lepidochitona caprearum</i>	+	+	3,0–5,0
<i>Lepidochitona cinerea</i>	++	+++	2,0–10,0
Bivalvia			
<i>Mytilaster lineatus</i>	++++	++++	1,5–15,0
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	+	+	1,5–10,0
<i>Gibbomodiola adriatica</i>	+	–	3,0–4,0
<i>Anadara kagoshimensis</i>	+	–	6,0–10,0
<i>Parvicardium exiguum</i>	+	–	4,0–6,0
<i>Pholas dactylus</i>	–	+	2,0
<i>Ostrea edulis</i> *	+	–	8,0–12,0

Примечание: * — объяснение в тексте

ми) и рисунков на щитках и мантии моллюсков (рис. 2 А–К). При этом в разных бухтах одного района вариация окрасок различна. Например, в бухте Круглая (район 3) окраска хитонов более однородная (рис. 2 А, В, С) с преобладанием грязно-белой (рис. 2 А), тогда как в Голубой бухте (район 3) даже на одной особи рапаны можно обнаружить хитонов (до 5 экз.) различной окраски (рис. 2 D–K; на рис. 2 D два хитона длиной 3,2 и 9,2 мм один над другим). Такое различие окрасок *L. cinerea* связано, вероятно, с обеспеченностью пищи хитонов, как и других фитофагов, пигментами растительного происхождения — каротиноидами. Мы не располагаем прямыми данными учёта каротиноидов в теле хитонов, однако можем воспользоваться косвенными данными концентрации каротиноидов в теле рапаны, получающей их по трофической цепи из фитофагов. У *R. venosa* концентрация каротиноидов в гонадах увеличивается с возрастом и составляет для 3–6-летних особей в бухте Круглой 2,18–14,29, а в бухте Голубой — 9,07–57,04 мг·10⁻² г [18]. Более чем четырёхкратное превышение концентрации каротиноидов в тканях рапаны Голубой бухты является, очевидно, отражением различия концентраций этих пигментов в продуцентах бухт. Хитоны, являющиеся фитофагами, демонстрируют, соответственно, более широкий полиморфизм в окраске щитков и перинотума именно в Голубой бухте.

Несмотря на сомнения в наличии в фауне Чёрного моря третьего вида хитонов — *Lepidochitona caprearum* (= *Middendorffia caprearum* (Scacchi, 1836)) [12], его присутствие на раковинах рапаны подтверждено д. б. н. Б. И. Сиренко (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) по нашим пробам, собранным в 2015 г. (район 3, глубина 3–5 м). В одной пробе (Голубая бухта) оказалась самка *L. caprearum* с недавно отложенными яйцами в жаберной борозде.

Семейство Acanthochitonidae. *Acanthochitona fascicularis* (рис. 2 L) встречен единично в районах 3 (бухты Голубая и Стрелецкая) и 4 (Алупка) исключительно на раковинах скальной формы рапаны на глубинах 2–4 м. На *R. venosa* обнаружены 16 экземпляров только взрослых особей *A. fascicularis* размером (l) 7,0–14,0 мм и средней массой 0,0125 г.

Bivalvia. Моллюски этого класса наиболее часто встречаются в консорции *R. venosa*. По нашим данным, здесь они представлены 7 видами, относящимися к 7 родам 5 семейств: Mytilidae, Arcidae, Cardiidae, Pholadidae и Ostreidae.

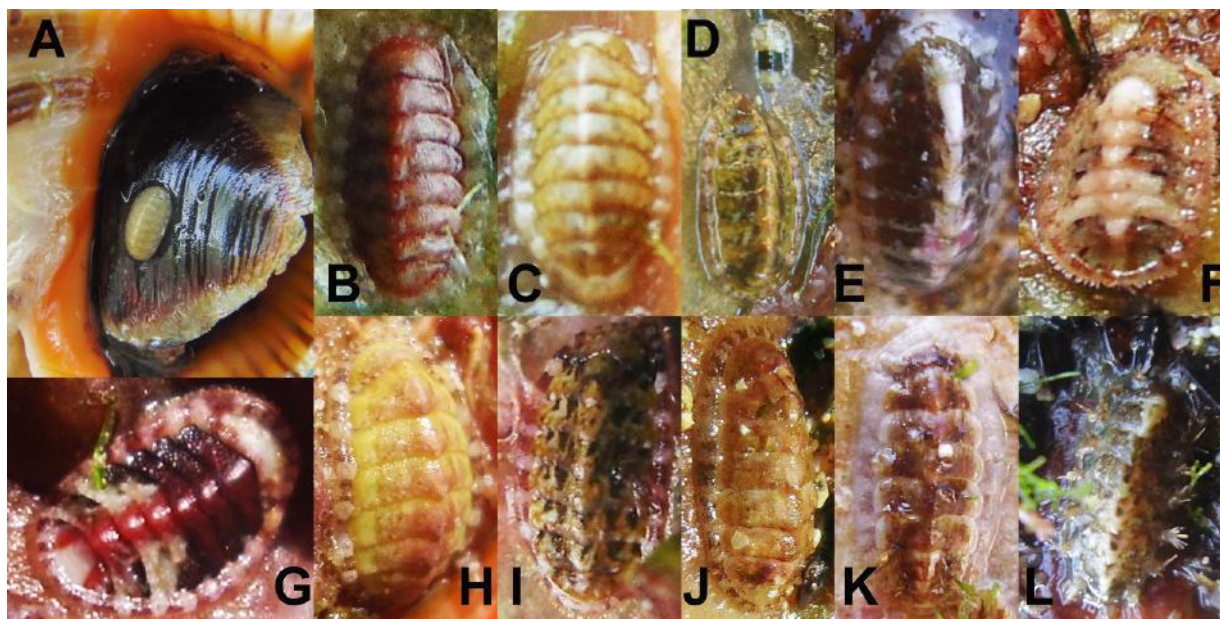


Рис. 2. Polyplacophora на поверхности крышечки (A) и раковин (B–L) *R. venosa* (без масштаба), район 3: A–K — разнообразие форм окрасок и рисунков у *L. cinerea* (A–C — бухта Круглая с глубины 2,0–3,0 м; D–K — бухта Голубая с глубины 2,0–4,5 м); L — *A. fascicularis* с характерной окраской, бухта Голубая, глубина 2,5 м

Fig. 2. Polyplacophora on the surface of *R. venosa* operculum (A) and shell (B–L) (without scale), region 3: A–K — diversity of color and patterns of *L. cinerea* (A–C — Kruglaya Bay at a depth of 2.0–3.0 m; D–K — Golubaya Bay at a depth of 2.0–4.5 m); L — *A. fascicularis* typical color, Golubaya Bay, depth of 2.5 m

Семейство Mytilidae. Среди моллюсков представители данного семейства — *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) и *Gibbomodiola adriatica* (Lamarck, 1819) — являются наиболее часто встречающимися консортами рапаны. Все три вида в Чёрном море относятся к ценозообразующим [10], однако первые два могут формировать поселения как на твёрдых, так и рыхлых грунтах, а третий является фактически облигатным обитателем рыхлых грунтов [9]. В обрастании рапаны одиночные митилиды располагаются преимущественно в швах оборотов, в зоне пупка и в неровностях, создаваемых сессильными эпибионтами с известковым скелетом (белянусы, полихеты). Молодь митилид в незначительном количестве присутствует и на водорослевом обрастании рапаны.

Митилястер (*Mytilaster lineatus*). По нашим данным и по [8] этот вид доминирует среди митилид (как и двустворчатых моллюсков в целом) в консорции черноморской *R. venosa*, однако отсутствует в списке видов-эпибионтов рапаны в Средиземном море [20].

В районах 1 и 2 митилястер в консорции рапаны нами не обнаружен. В остальных районах его встречаемость на глубинах до 15 м составляет 50–75 %, что соответствует таковой по результатам предшествующих исследований [8].

Площадь покрытия раковины рапаны митилястером обычно составляет 2–20 %, иногда достигая 85 % с формированием плотных щёток (рис. 3). На *R. venosa* обычно преобладают (82 %) мелкоразмерные (до 3 мм) особи *M. lineatus*, особи с L до 1,0 мм составляют более 50 % всех моллюсков (рис. 4). При этом средняя масса митилястера — 0,05 г, а его общая масса в обрастании обычно не превышает 1,0–3,0 г (до 2–5 % массы рапаны). Возможно, что более крупные митилястеры выедаются рапаной при контакте с другими особями, поскольку являются одним из объектов её питания [4].

В популяции (район 7), где рапана имеет возможность питаться более крупными жертвами (анадара, мидия), *M. lineatus* достигает зрелого возраста и размера до 19,6 мм. Общая масса (134,2 г) обрастаний митилястером одного из экземпляров рапаны в этой популяции при 85 % покрытия (рис. 3)



Рис. 3. Экземпляр *R. venosa* (высота раковины — 89 мм), покрытый на 85 % щёткой *M. lineatus* (район 7, глубина 8 м)

Fig. 3. *R. venosa* specimen (shell height is 89 mm), covered 85 % by fetlock of *M. lineatus* (region 7, depth 8 m)

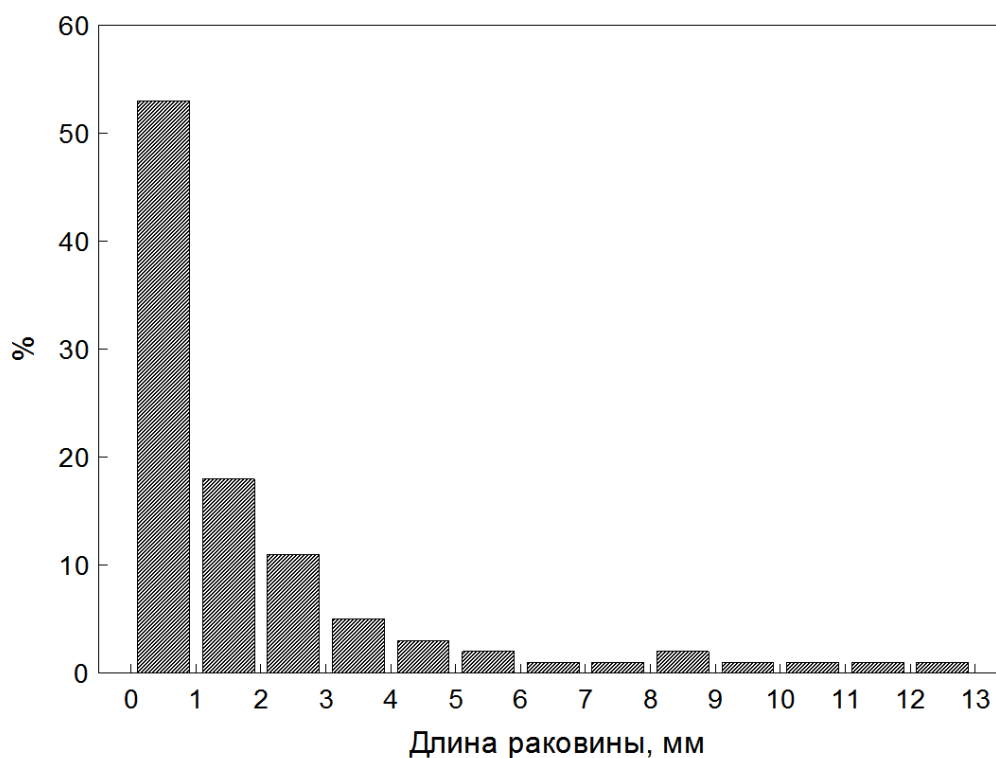


Рис. 4. Размерный ряд *M. lineatus* на раковинах *R. venosa* в районе 3

Fig. 4. Size range of *M. lineatus* on *R. venosa* shells in the investigated region 3

сопоставима с массой самой рапаны (155,1 г).

Мидия (*Mytilus galloprovincialis*) встречается, по нашим данным, в консорции черноморской рапаны редко: около 5–6 % на скальной рапане, до 3 % на песчаной рапане и в основном в виде одиночной молодежи. На обеих морфах рапаны мидия обнаружена на глубинах до 10 м. В районе 3 размер мидий не превышает 10 мм (обычно до 3 мм), в районе 7 — до 18 мм. Более крупные мидии, вероятно, не удерживаются на рапане и перемещаются на грунт или выедаются хищником. В районах 1, 2, 4, 5 и 6

M. galloprovincialis в консорции рапаны не найдена.

По результатам предшествующих исследований [8], в Чёрном море *M. galloprovincialis* отмечена в 7 из 12 районов со встречаемостью в консорции рапаны 1–3 % (в шести районах) и 7 % (в районе о. Змеиный). В последнем районе мидия формирует промысловые запасы [21]. На рапане адриатической *M. galloprovincialis* является одним из самых распространённых видов-консортов, её встречаемость составляет 78 % на скальной форме и 4 % — на песчаной [20].

Преобладание митилястера в консорции рапаны над мидией соответствует аналогичному современному соотношению данных видов в обрастаниях скал у берегов Крыма [13].

Модиола адриатическая (*Gibbomodiola adriatica*) не является типичным обрастателем твёрдых субстратов. Наличие биссуса позволяет ей формировать систему закоривания для удержания на поверхности илистых грунтов. С помощью этого же биссуса молодь *G. adriatica* способна некоторое время удерживаться на поверхности раковины рапаны после оседания из планктона [1]. На песчаной форме рапаны на глубине 3–4 м в районе 3 мы обнаружили два экземпляра молоди массой 0,010 г и 0,014 г (L — 5,5 и 6,0 мм соответственно).

Семейство Arcidae. Представитель семейства — анадара (*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)) — является недавним (с 1968 г.) вселенцем в Чёрное море. Первоначально он ошибочно приводился в сводках по Средиземному и Чёрному морю как *Anadara cornea* (Reeve, 1844) (= *Scapharca cornea* (Reeve, 1844)) и *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1789) (= *Scapharca inaequalis* (Bruguiere, 1789)) [14]. В настоящее время на отдельных участках побережья Чёрного моря анадара стала массовым ценообразующим видом бентоса [14] и, наряду с известными видами двустворчатых моллюсков (мидия, модиола, венус, питар), новым объектом питания рапаны [3, 14]. В условиях массового развития анадары на рыхлых грунтах в Керченском регионе (район 7) на раковинах рапаны нами найдены 3 экз. (2 + 1) *A. kagoshimensis* массой 0,397, 0,509 и 3,953 г (L — 11,8, 12,5 и 23,6 мм соответственно).

Предшествующими исследованиями [8] этот моллюск в консорции черноморской *R. venosa* не обнаружен. Среди эпибионтов скальной рапаны Адриатического моря присутствует другой вид анадары — *Anadara transversa* (Say, 1822) (= *Anadara demiri* (Piani, 1981)) [20] со встречаемостью 3 %.

Семейство Cardiidae. Три экземпляра *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791) длиной до 5 мм и общей массой 0,014 г обнаружены на двух особях песчаной *R. venosa* в бухте Голубой (район 3) на глубине 4–6 м. В консорции рапаны этот вид отмечен впервые. В Чёрном море парвикардиум относится к типичным представителям фауны рыхлых грунтов, однако, при наличии относительно слабо развитого биссуса [1], [19], иногда встречается в составе эпифитона [11].

Семейство Pholadidae. Один экземпляр *Pholas dactylus* Linnaeus, 1758 длиной 8 мм обнаружен в раковине рапаны из района 6 (Карадаг, скала Золотые ворота) в 2007 г. (сборы Гринцова В. А.). Данный вид моллюсков, относящийся к камнеточцам, наряду с губкой клионой представляет паразитарную составляющую и для индивидуальной консорции черноморской рапаны указывается впервые.

Семейство Ostreidae. На раковинах черноморской рапаны из сборов от начала 1960-х до конца 1970-х гг. с глубин 10–12 м, имеющих в распоряжении авторов, присутствуют створки *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758 размером до 4,5 см. Встречаемость створок устриц составляет 30 %, площадь покрытия варьирует от 5 до 25 % (средняя 15 %). В современных обрастаниях черноморской рапаны устрицы не обнаружены [8], что подтверждено и нашими исследованиями. Данный факт связан с резким сокращением черноморской популяции *O. edulis* во второй половине XX века, в итоге определившим включение вида в Красные книги Украины, Крыма и Севастополя [15]. При условии восстановления популяций *O. edulis* и (или) при дальнейшем развитии марикультуры *S. gigas* эти устрицы могут занять место в консорции *R. venosa* Чёрного моря. В Адриатике устрицы *O. edulis* и *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (= *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793)) являются одними из характерных представителей двустворчатых моллюсков-эпибионтов рапаны. Устричный спат там присутствует на 49 % скальной и 8 % песчаной рапаны [20].

Заключение. По результатам исследований, в составе консорции, ядром которой является *R. venosa*, хитоны (Polyplacophora) представлены 3 видами 2 родов 2 семейств, двустворчатые моллюски (Bivalvia) — 7 видами 7 родов 5 семейств.

Консорция черноморской рапаны, обитающей на рыхлых и скальных грунтах, отличается по таксономическому составу и количеству моллюсков. Хитоны, приспособленные к жизни в прибойной зоне, чаще встречаются на рапане, обитающей на прибрежных скалах и камнях. Большинство двустворчатых моллюсков имеет достаточно прочную связь с ядром консорции, прикрепляясь биссусом к поверхности раковины рапаны. Среди двустворчатых моллюсков наиболее типичными представителями в консорции рапаны являются митилиды *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*, обладающие наиболее развитой системой биссусного прикрепления к твёрдому субстрату. Благодаря такой способности митилястер широко распространён на прибрежных скальных грунтах и наиболее часто встречается в консорции рапаны Чёрного моря. Мидии на настоящем этапе развития черноморской экосистемы на прибрежных скалах встречаются довольно редко, чем объясняется их незначительное участие в консорции *R. venosa*. Остальные двустворки, обнаруженные в консорции рапаны, имеют более слабый (*G. adriatica*), чем у мидии и митилястера, или менее развитый (*A. kagoshimensis*, *P. exiguum*), чем у митилид, биссусный аппарат. В отличие от биотопа скал прибойной зоны, на рыхлых грунтах, где гидродинамика ослаблена, такие моллюски способны лучше удерживаться на раковине рапаны, что определяет большее видовое разнообразие Bivalvia в консорции соответствующей экоформы *R. venosa*.

Степень и длительность взаимодействия моллюсков-консо́ртов с ядром сообщества различна. Для панцирных моллюсков раковина рапаны является едва ли ни единственным субстратом для существования в зоне развития рыхлых грунтов. Наличие на раковинах *R. venosa* как взрослых особей хитонов с отложенными яйцами, так и их молоди позволяет предположить, что в пределах консорции рапаны они способны осуществлять почти полный жизненный цикл за исключением стадии личинки. В отдельных случаях двустворки (*M. lineatus*) могут достигать половой зрелости и участвовать в процессе размножения вида.

Из рассмотренных моллюсков только один редко встречающийся вид *P. dactylus* является паразитом рапаны, повреждающим её раковину. В большинстве случаев влияние моллюсков-консо́ртов на её жизнедеятельность незначительно. Обычно их общая масса не превышает 10 % живой массы рапаны. Только в редких случаях масса моллюсков-обрастателей сопоставима с массой самой рапаны, что должно, несомненно, создавать трудности для полноценного осуществления жизненных функций последней.

По мере развития марикультуры и улучшения экологической обстановки в бассейне Чёрного моря есть перспектива появления в консорции рапаны *C. gigas* и восстановления присутствия в ней *O. edulis*.

Таксономическое разнообразие видов-консо́ртов, разнообразие связей внутри консорции *R. venosa* и широкое распространение вида — ядра консорции определяют необходимость дальнейшего изучения этого элемента морской экосистемы.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Мониторинг биологического разнообразия гидробионтов Черноморско-Азовского бассейна и разработка эффективных мер по его сохранению» (гос. рег. № 115081110013).

Благодарность. Авторы признательны д. б. н. Б. И. Сиренко (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) за идентификацию панцирного моллюска *L. caprearum* и к. б. н. Гринцову В. А. (ФГБУН ИМБИ, г. Севастополь) за предоставленный материал по *P. dactylus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Багдасарян К. Г., Татишвили К. Г., Казахашвили Ж. Р., Мусхелишвили Л. В., Бадзошвили Ц. И., Ахвелидиани Е. Г., Жгенти Е. М.,

Тактакишвили И. Г., Квалиашвили Г. А. *Справочник по экологии морских двустворок. Образ жизни двустворчатых моллюсков, принадлежащих к родам, представленным в морских и солоноватоводных отложениях*

- юга СССР / отв. ред.: Л. Ш. Давиташвили, Р. Л. Мерклин. Академия Наук Грузинской ССР, Институт палеобиологии. Москва: Наука, 1966, 350 с. [Bagdasaryan K. G., Tatishvili K. G., Kazahashvili Zh. R., Mushelishvili L. V., Badzoshvili Ts. I., Ahvelidiani E. G., Zhgenti E. M., Taktakishvili I. G., Kvaliashvili G. A. *Spravochnik po ekologii morskikh dvustvorok. Obraz zhizni dvustvorchatykh mollyuskov, prinaldlezhashchikh k rodam, predstavlenym v morskikh i solonovatovodnykh otlozheniyakh yuga SSSR* / L. Sh. Davitashvili, R. L. Merklin (Eds.). Akademiya Nauk Gruzinskoi SSR, Institut paleobiologii. Moscow: Nauka, 1966, 350 p. (in Russ.)].
2. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica*. 2010. Т. 20, № 2. С. 69–90. [Bondarev I. P. Shell morphogenesis and intraspecific differentiation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *Ruthenica*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 69–90. (in Russ.)].
 3. Бондарев И. П. Особенности питания и перспективы развития рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в Чёрном море // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: материалы Междунар. конф. (Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г.)*. Ростов-н/Д.: ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. С. 44–48. [Bondarev I. P. Feeding habits and development prospects of rapa – whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Black Sea. In: *Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob'ektov: materialy Mezhdunar. konf., (Rostov-on-Don, 27 Nov. 2015)*. Rostov-n/D.: FGBNU “AzNIIRKH”, 2015, pp. 44–48. (in Russ.)].
 4. 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). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 14–21. (in Russ.)]. doi: [10.21072/mbj.2016.01.3.02](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.02).
 5. Бондарев И. П. Экологические связи рапаны (*Rapana venosa* Valenciennes, 1846) с представителями ихтиофауны в Чёрном море // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 4. С. 76–77. [Bondarev I. P. Environmental relations *Rapana* (*Rapana venosa* Valenciennes, 1846) with the ichthyofauna in the Black Sea. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 4, pp. 76–77. (in Russ.)]. doi: [10.21072/mbj.2016.01.4.10](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.4.10).
 6. 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.)]. doi: [10.21072/mbj.2017.02.2.02](https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.02).
 7. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И., Скарлато О. А. Тип моллюски – Mollusca // *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 60–249. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I. Tip mollyuski — Mollusca. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1972, vol. 3, pp. 60–249 (in Russ.)].
 8. Емельянов И. Г., Комиссарова М. С., Марченко В. С. Консортивные связи инвазионного вида гастропод *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на шельфе Чёрного моря. (Консортивные зв'язки інвазійного виду гастропод *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на шельфі Чорного моря) // *Екологія та ноосферологія*. 2010. Т. 21, № 3-4. С. 92–97. [Emel'yanov 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 i Noosferologiya*, 2010, vol. 21, no. 3–4, pp. 92–97. (in Ukrainian)].
 9. Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. *Митилиды Чёрного моря*. Киев: Наукова думка, 1990, 208 с. [Zaika V. E., Valovaya N. A., Povchun A. S., Revkov N. K. *Mitilidy Chernogo morya (Mussels of the Black*

- Sea). Kiev: Naukova dumka, 1990, 208 p. (in Russ.)). doi: [10.13140/RG.2.1.1765.6804](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1765.6804).
10. Киселёва М. И. *Бентос рыхлых грунтов Черного моря*. Киев: Наукова думка, 1981. 168 с. [Kiselyova M. I. *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1981, 168 p. (in Russ.)].
 11. Маккавеева Е. Б. *Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1979. 228 с. [Makkaveeva E. V. *Bespozvonochnyye zaroslei makrofitov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1979, 228 p. (in Russ.)].
 12. Ревков Н. К. Макрозообентос. Таксономический состав донной фауны Крымского побережья Черного моря // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор)*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 209–218, 326–338. [Revkov N. K. Macrozoobenthos. Taxonomical composition of the bottom fauna at the Black Sea Crimean coast. In: *Sovremennoe sostoyanie bioraznoobraziya prirodnikh vod Kryma (Chernomorskii sektor)*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 209–218, 326–338. (in Russ.)].
 13. Ревков Н. К. Макрозообентос Украинского шельфа Чёрного моря. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 140–162. [Revkov N. K. Makrozoobentos Ukrainского shelfa Chernogo morya. Sovremennoe sostoyanie zooresursov bentali Azovo-Chernomorskogo basseina. In: *Promyslovye resursy Chernogo i Azovskogo morei*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 140–162. (in Russ.)]. doi: [10.13140/RG.2.1.4583.7280](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4583.7280).
 14. Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 3–17. [Revkov N. K. Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. doi: [10.21072/mbj.2016.01.2.01](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01).
 15. Ревков Н. К., Пиркова А. В. Устрица европейская. *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758 // *Красная книга Республики Крым. Животные*. Симферополь : ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. С. 38. [Revkov N. K., Pirkova A. V. Ustritsa evropeiskaya. *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758. In: *Red book of the Republic of Crimea. Animals*. Simferopol: PP “ARIALB” LLC, 2015, p. 38. (in Russ.)].
 16. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Черного моря*. Киев: Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh mollyuskov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.)].
 17. 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. doi: [10.5376/ijms.2014.04.0003](https://doi.org/10.5376/ijms.2014.04.0003).
 18. Bondarev I. P., Malakhova L. V. The total concentration of carotenoids in *Rapana venosa* gonad. *International Journal of Marine Science*, 2016, vol. 6, no. 11, pp. 1–7. doi: [10.5376/ijms.2016.06.0011](https://doi.org/10.5376/ijms.2016.06.0011).
 19. Petersen G. H., Russell P. J. C. *Cardium hauniense* compared with *C. exiguum* and *C. glaucum*. *Journal of Molluscan Studies*, 1971, vol. 39, iss. 6, pp. 409–420 doi: [10.1093/oxfordjournals.mollus.a065123](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a065123).
 20. 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, no. 20, pp. 411–424. doi: [10.1080/02757540310001629242](https://doi.org/10.1080/02757540310001629242).
 21. Snigirov S., Medinets V., Chichkin V., Sylantyev S. Rapa whelk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea. *Aquatic Invasions*, 2013, vol. 8, iss. 3, pp. 289–297. doi: [10.3391/ai.2013.8.3.05](https://doi.org/10.3391/ai.2013.8.3.05).

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

I. P. Bondarev, N. K. Revkov

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

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

The study of mollusks-symbionts of the predatory gastropod *Rapana venosa* is a continuation of the work on the description of the taxonomic composition of the epibiont complex formed on the shell of the rapana. Modern studies of invasive gastropods *R. venosa* show that the ecological role of this species is not reduced only to predation. On a fairly large rapana shell a specific complex of organisms-epibionts considered as a consortium can be formed, the core of which is *R. venosa*. The consort of the gastropod mollusk-invader *R. venosa* is poorly understood and unaccounted for link in benthic communities and the ecosystem of the Black Sea shelf. In order to study the rapana consortian community, sampling were conducted in 7 regions of the Northern part of the Black Sea: 1 – Mamaya, Romania; 2 – the north-western part of the Black Sea, Crimean sector; 3 – Sevastopol, 4 – Alupka, 5 – Yalta – Alushta, 6 – Karadag, 7 – Kerch Strait. The sampling of *R. venosa* in the coastal zone to a depth of 15 m was carried out with the use of light-diving equipment, while in the deeper zone (up to 40 m), the “Ocean-50” bottom grab was used on board of the RV “Professor Vodyanitsky”. The collection of specimens was carried out totally, each sample was placed in a separate plastic bag indicating the collection region, depth and biotope. Along with the collection of mollusks, visual observations and photographic fixation of hydrobionts *in situ* were carried out. A total 890 specimens of *R. venosa* were sampled and analyzed. Compared with previous studies, the taxonomic list of consonant mollusks of *R. venosa* has been significantly expanded. The mollusc-consorts found on rapana have been classified into three classes: Polyplacophora, Bivalvia, Gastropoda. In this part of the investigation Polyplacophora, presented in a consortium of 3 species of 2 genera of 2 families, and Bivalvia, 7 species of 7 genera of 5 families, were considered. It was found that mollusks are an important component of the consortium of rapana. On rocky rapana ecomorph chitons were observed at a frequency of up to 25 %, on sandy rapana — up to 10 %, in the consortium of rapans as a whole chitons were found in around 12 % frequency. More than 80 % of the all chitons total number on rapana is in *Lepidochitona cinerea*. The occurrence of Bivalvia in most of the investigated regions is 50–75 %. The area of covering the shell of rapana with bivalves is usually 2–20 %, sometimes reaching 85 %. The most common species of bivalves and mollusks as a whole in the consortium of the Black Sea rapana is the *Mytilaster lineatus*. Most Bivalvia have a close relationship with the core of the consortium attaching to the surface of the shell of the rapana, and at the earliest stages and to the surface of the epiphytes. Representatives of Polyplacophora are confined mainly to the rocky form of rapana, while Bivalvia show a greater species diversity in the consociation of the ecomorph *R. venosa* of loose grounds (6 species) than the rocky form (3 species). Differences in the taxonomic composition of epibionts and the percent coverage of the shell of the two ecoforms of *R. venosa* are predominantly determined by specific dynamic impact of the water mass in the zones of development of rocky and loose grounds.

Keywords: consortium, ecology, epibionts, Mollusca, Polyplacophora, Bivalvia, Black Sea