
Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)

И.П. БОНДАРЕВ

Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) Академии наук Украины, просп. Нахимова 2, Севастополь, 99011, Крым, УКРАИНА, Igor.p.bondarev@rambler.ru

The shell morphogenesis and intraspecific differentiation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)

I.P. BONDAREV

Institute of Biology of the Southern Seas (IBSS) Ukrainian Academy of Science, Nakhimov Ave., 2, Sevastopol, 99011, Crimea, UKRAINE, Igor.p.bondarev@rambler.ru

ABSTRACT. A brief review of distribution of populations of *Rapana venosa* in the World Ocean is presented. Short information concerning the formation of metapopulation of *R. venosa* in the Black Sea and taxonomical history of the species are given. The ecophenotypes found off Crimean shores were examined with the emphasis to ecological conditions. It has been demonstrated that presently *Rapana* metapopulation in the Black Sea consists of numerous populations which differ primarily in conchological characters and size structure. Trophic specialization entails appearance of dwarf forms and influences formation of shell coloration. Studies of protoconchs allowed to conclude that colour pattern is determined on the earliest stages of shell development and later is influenced by environmental factors during the shell growth. The shell characters were compared in several *Rapana* populations and intrapopulation variability, age and sexual differences were demonstrated.

Starting in 2007 the relative shell growth has been increasing despite the normal tendency of slowing of the growth rate with age. This phenomenon is connected with improvement of ecological situation in general, and, the most important, with increasing of forage reserve of *Rapana*. The pathways of infraspecies forms formation are presented in relation to possible scenarios of environmental changes.

Rapana venosa, обнаруженная в Чёрном море в сороковых годах прошлого века, в настоящее время является самым известным представителем не только малакофауны, но и, пожалуй, всей фауны моря. Появившись в Чёрном море благодаря развитию морского судоходства, *R. venosa* продолжает демонстрировать уникальные адаптивные возможности. Из довольно малочислен-

ного обитателя эстуариев и прилегающих к ним зон распреснения окраинных морей северо-западной части Тихого океана, этот вид стал явлением глобального масштаба. Сейчас принято считать, что существует пять репродуктивных популяций [Кантор, 2003; ICES, 2004]: азиатская, черноморско-средиземноморская, Чесапикского залива (атлантическое побережье США), северо-французская (Бретань) и уругвайско-аргентинская (эстуарий Рио де ла Плата). Имеются сведения о наличии *R. venosa* в Нидерландском секторе Северного моря и в его центральной части (широкий эстуарий Темзы) [Kerckhof *et al.*, 2006], в штате Вашингтон (США) и даже у Новой Зеландии (единичные находки раковин) [ICES, 2004]. Исключительная толерантность *R. venosa* к изменениям солёности (7-32‰) [Mann, Harding, 2003] и температуре (4°-27°C) [ICES, 2004] позволяет этим животным переносить длительные путешествия и колонизировать новые ареалы. В исходном ареале *R. venosa* обитает от средней части Японского моря (Приморье) на севере [Голиков, Старобогатов, 1972; Алексеев, 2003] до южных провинций Китая, граничащих с Южно-Китайским морем [ICES, 2004]. Южнее *R. venosa* экологически замещается близкородственным и внешне похожим, но более теплолюбивым видом *R. bezoar* Linnaeus, 1758, который шире распространён в западной Пацифике.

Крупный и агрессивный хищник рапана в новых местах появления воспринимается как нежелательный вселенец, способный серьёзно ухудшить экологическую ситуацию. Для предотвращения дальнейшего расселения рапаны в рамках Global Ballast Water Management Program (GloBallast) готовится новая международная конвенция по контролю за балластными водами морских судов. К сожалению, пока не существует действенных мер по контролю численности рапаны. В США в районах присутствия и потенциального появления рапаны работает образовательная программа по информированию населения и рыбаков о внешнем виде моллюсков и их кладок с целью их обязательного изъятия из при-

родной среды [ICES, 2004]. В странах Черноморского бассейна, несмотря на работы учёных, однозначно показывающих крайне негативное воздействие рапаны на другие промысловые и экологически значимые виды (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758), вплоть до их полного уничтожения [Чухчин, 1961с, 1984], не существует специальных программ по ограничению её численности. Более того, в России и Украине *Rapana venosa* охраняется на государственном уровне и занесена в Красную Книгу. Это обстоятельство позволяет некоторым организациям заниматься культивированием рапаны. В настоящее время черноморская рапана является одним из объектов квотированного промысла и, судя по всему, ещё долго будет оставаться таковым. Добыча рапаны на сегодняшний день является единственным действенным средством сдерживания численности вида. С этой точки зрения необходимо всесторонне изучать этот вид, в том числе и для повышения эффективности промысла.

Для выработки адекватных мер по контролю численности рапаны в Чёрном море необходимо иметь представление о современном состоянии и перспективах развития метапопуляции. А поскольку эктосоматические органы прежде всего реагируют на внешние изменения, то именно по конхологическим характеристикам можно наиболее оперативно и достоверно оценивать состояние популяции рапаны и прогнозировать её изменения.

Изучение процесса формообразования рапаны и его результатов в различных популяциях дает ценную информацию для эволюционной морфологии, систематики, популяционной биологии и экологии брюхоногих моллюсков.

Задачей предлагаемой работы является получение максимально целостного и всестороннего представления о внутривидовой изменчивости *R. venosa*.

Материал и методы

Для изучения были выбраны несколько районов обитания рапаны у берегов Крыма в Чёрном море, различных по экологическим условиям: Межводнинская банка, центральная часть бухты Казачья (Севастополь), мыс Лермонтова (Фиолент, Севастополь), бухта Ласпи (ЮБК), Судакский залив и Карадаг.

Банка у п. Межводное, расположенная в южной части Каркинитского залива, сложена песчаными грунтами, где в течение многих десятилетий существует сообщество *Mytilus galloprovincialis*. Эта банка является единственным районом, где сохранилась промысловая популяция мидий, которая, в свою очередь, является

базисом для стабильного существования промысловой популяции рапаны.

Мыс Лермонтова сложен вулканическими породами, на которых присутствует обычный для скальных грунтов верхней сублиторали биоценоз, где доминантами являются водоросли рода *Cystoseira* и двустворчатые моллюски сем. Mytilidae. Часть популяции (меньшая) тяготеет именно к скальным грунтам мыса и обрамляющим подножие мыса развалам каменных глыб. Мористее (глубже 6-10 м) расположена песчаная аккумулятивная равнина, на которой доминантами являются двустворчатые моллюски, преимущественно Veneridae, которые служат основной пищей группировки рапаны, обитающей на рыхлых грунтах. У мыса Лермонтова популяция рапаны стабильно существует длительное время.

В центральной части бухты Казачья биоценоз под воздействием антропогенного воздействия находится в угнетённом состоянии и локальная популяция имеет все признаки вырождения.

В бухте Ласпи существуют две группировки, существующие на разных биотопах: гравийно-галечниковом с преобладанием Mytilidae и песчаном с доминированием Veneridae.

В Судакском заливе изучены две группировки рапаны из подрайонов, отличающихся экологическими характеристиками. Группировка м. Алчак (западная часть, обращенная к Судакской бухте) обитает на скальном грунте, где основным кормом являются Mytilidae. В бухте Капсель обследована популяция рапаны, обитающая на рыхлых, существенно песчаных, грунтах в окрестностях мыса Ржавый. Слои известняка, слагающие мыс, стоят субвертикально и образуют под водой структуру, подобную стиральной доске, состоящую из чередования гребней и впадин. Высота и ширина гребней и впадин приблизительно одинакова и составляет 20-30 см и 50-70 см, соответственно. Гребни густо покрыты водорослями, среди которых доминирует *Cystoseira*, и мелкими Mytilidae. На скальной поверхности между водорослями на глубине 3-4 метров обнаружена молодь рапаны, осевшая в прошлом году. На рыхлых грунтах обитает сообщество *Chamelea galina* (Linnaeus, 1758), моллюски именно этого вида являются основным источником питания локальной популяции рапаны.

Изверженные горные породы, слагающие древний вулканический массив Карадага, обладают высокой устойчивостью к абразии, что определяет слабую степень изрезанности береговой линии. Бухты Карадага имеют неглубокий врез, их валунно-галечные пляжи закономерным образом сменяются песчаными грунтами на глубинах 5-15 м; система бухт и мысов формируют специфические условия обитания для рапаны.

Анализ раковин рапаны, собранных в выше-

Табл. 1. Объем использованного материала.

Table 1. Total amount of studied material.

Район	Дата	Глубина (м)	Количество особей
Японское море (Посъет)	1980-1990-е гг.	5-15	25
Банка у п. Межводное	VIII. 2009	16-18	21
Мыс Лермонтова	VII. 2009	2-9	106
Бухта Ласпи	IX.2009	22-23	169
Судакский залив	VI.2009	0,5-8	67
Карадаг	VI-VII.2009	2-14	900
Другие районы	1960-2000-е гг.	3-20	250

описанных районах, является основой для изучения внутривидовой дифференциации. Для сравнения использовались морфометрические характеристики раковин из сборов в Чёрном море предыдущих лет, фотографические изображения и измерения рапаны из популяций других районов Мирового океана, полученные из литературных источников. В качестве «эталонной» была взята выборка раковин рапаны из исходного района обитания вида — Японского моря (залив Посъет). Экстремально aberrantные формы рапаны были собраны водолазами в окрестностях Севастополя (пос. Учкеевка) в начале 1990-х годов и на Межводнинской банке в 2009 г. Всего было проанализировано около 1500 экземпляров. Распределение объёма исследованного материала по районам и времени сбора показано в табл. 1.

Сбор рапаны производился в нерестовый период (июнь-август 2009 г.), когда она приостанавливает рост раковины, сформировав её утолщенный край и внутренний оранжевый слой устья, и в посленерестовый период (вторая половина сентября), когда раковина продолжает активный рост. Отбор проб проводился преимущественно в нерестовых скоплениях, поэтому годовики и сеголетки в сборах практически отсутствуют. Только в бухте Капсель (Судакский залив) у м. Ржавый были обнаружены неполовозрелые особи, составляющие обособленную группировку, в которой было отобрано для анализа 10 экземпляров.

Раковины рапаны измерялись по основным параметрам с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм: максимальный размер — высота раковины (H), максимальная ширина, или диаметр (D), высота устья (ha). Вес раковин (Wg) замерен с точностью до 0,1 г. Отношение ширины раковины к высоте (D/H) и высоты устья к высоте раковины (ha/H) характеризуют габитус, а отношение веса к высоте раковины (Wg/H)

показывают массивность раковины. В некоторых случаях измерялась толщина раковины, которая определялась в средней части внешней губы раковины в 5 мм от края. Возраст особей определялся по годовым нерестовым меткам на раковине [Чухчин, 1961b, 1970]. Суть метода состоит в подсчёте годовых нерестовых меток, определяемых по остановкам роста раковины с утолщением края и изменением окраски внешней стороны за счёт перерыва пигментации. Поскольку образование первой нерестовой метки происходит в возрасте 2+ лет [Чухчин, 1961a], то полный возраст особи вычисляется по формуле $n + 2+$ (для весеннего, летнего или зимнего периода), где n — количество нерестовых меток. В нашей работе используется показатель возраста округлённый до целого года. Для более точного определения возраста и темпов роста, а также для выявления деталей окраски и скульптуры, раковины тщательно препарировались. Препарирование заключалось в устранении обрастаний химическими препаратами (щелочь и кислота) и механически, при помощи скальпеля. У всех экземпляров, отобранных с мягким телом, определялся пол. Для определения темпов роста использован метод измерения прироста раковины между последовательными нерестовыми метками по образующей спирали внешней стороны раковины в средней части последнего оборота и соотношении каждого нового прироста к предыдущему (RG). Это позволяет добиться большей сопоставимости темпов роста между представителями особей различных по размеру, возрасту и габитусу, чем применяемый ранее метод [Чухчин, 1961b] вычисления темпов роста по соотношению годового прироста по высоте раковины к высоте самой раковины (H). Соотнесённый с определённым годом показатель относительного прироста может быть использован для сопоставления условий существования как конк-

ретной популяции, так и вида в пределах его ареала для всего бассейна.

Для выявления внутривидовых различий применялся метод кластерного анализа по сочетанию двух параметров: высоты раковины (H, мм) и возраста (годы), с вычислением связи “complete linkage” между особями [Clarke, Warwick, 2001]. Сходство по сочетанию параметров размера и возраста особей оценивалось путем определения евклидова расстояния. Расчеты выполнялись в пакете Primer.

Изображения раковин сопровождаются сокращённой легендой, включающей район отбора особи [Д.В. (F.E) — Дальний восток (Far East); Ч.м. (B.S) — Чёрное море (Black Sea): К — Карадаг (Karadag), Л(L.) — м. Лермонтова (Lermontov Cape), М — п. Межводное (Mezhvodnoe settlement)], H–D–h (mm); пол (sex) [m — самец (male), f — самка (female)], возраст (age).

Результаты

Краткая история изучения и формирования черноморской популяции рапаны

При первом упоминании о присутствии рапаны в Чёрном море [Драпкин, 1953] она была ошибочно определена как *Rapana bezoar* Linnaeus, 1758 и это название некоторое время использовалось в научной литературе [Чухчин, 1961a,b,c]. *R. bezoar* имеет более скульптурированную раковину с более светлой (от грязно-жёлтой до белой) окраской внешней поверхности раковины и устья. Видовая обособленность *R. venosa* и *R. bezoar* подтверждена исследованиями ДНК клеточных ядер и митохондрий [Gensler et al., 2001].

В 1964 г. ошибка в определении черноморской рапаны была устранена [Голиков, Старобогатов, 1964], но одновременно была заложена традиция использования в отечественной специальной литературе младшего синонима (*R. thomasiana* Crosse, 1861) [Голиков, Старобогатов, 1972, Чухчин, 1970, 1984] валидного названия, которая существует вплоть до последнего времени [Иванов, 2009]. Предлагалось даже изъять из номенклатурного оборота старейшее название *Rapana venosa* как забытое [Анистратенко, 1998, Ревков и др., 2004]. Название *R. venosa* (Valenciennes, 1846) имеет приоритет и не может считаться забытым (*nomen oblitum*) в соответствии со статьей 23.9 МКЗН (Четвертое издание), поскольку в 20-м веке употреблялось в специальной литературе как валидное.

Принадлежность рода *Rapana* Schumacher, 1817 к высшим таксонам также изменялась по мере развития таксономических представлений. Он относился к подсемейству Thaidinae Jousse-

ume, 1888 семейства Muricidae Rafinesque, 1815. Впоследствии Thaidinae повысили в статусе до ранга семейства, в основном на основании конхологических особенностей, при том, что существенных анатомических различий между Thaidinae и Muricidae нет. Это обстоятельство и послужило основанием для возвращения Thaidinae статуса подсемейства, а впоследствии С. Кул показал, что оно таксономически эквивалентно подсемейству Rapaninae Gray, 1853 и, фактически, является младшим синонимом последнего [Kool, 1993]. Современное систематическое положение *R. venosa* таково:

Семейство Muricidae Rafinesque, 1815

Подсемейство Rapaninae Gray, 1853
[= Thaidinae Jousseume, 1888]

Род *Rapana* Schumacher, 1817

Rapana venosa (Valenciennes, 1846)

[= *Purpura venosa* Valenciennes, 1846;
Purpura marginata Valenciennes, 1846;
Purpura bezoar sensu Reeve, 1847, non Linnaeus, 1767 (partim);
Rapana thomasiana Crosse, 1861;
Rapana bezoar japonica Dunker, 1882;
Rapana pechiliensis Grabau et King, 1928;
Rapana pontica F.Nordsieck, 1968]

Попад в весьма комфортные условия, как по абиотическим характеристикам, так и по наличию кормовой базы, *R. venosa* быстро колонизировала бенталь Чёрного моря, практически от уреза воды до глубины 70 м [Иванов, 2009]. По современным данным, её можно наблюдать на всех типах грунтов [Culcha et al., 2009], имеющих в указанном диапазоне. Важнейшим фактором, ограничивающим распространение рапаны, является пища [Чухчин, 1961c]. Уникальность формирования черноморской популяции состоит в том, что в исходном ареале и в других новых районах её расселение ограничено только эстуариями рек и прилегающими распреснёнными участками морей. В Чёрном море рапане оказался доступен весь набор экологических зон прибрежной зоны, верхней и средней части шельфа с различными по рельефу, грунтам, гидрохимии и гидрологии условиями. Разнообразны и потенциальные объекты питания, основу которого составляют двустворчатые моллюски семейств Cardiidae, Mytilidae, Ostreidae, Veneridae. Несмотря на практически полное исчезновение одного из наиболее предпочитаемых объектов питания — устриц (*Ostrea edulis*), в котором рапана сыграла значительную роль, к 1990 г. черноморская популяция *R. venosa* находилась в стадии стабилизации. Однако, в конце 1990-х — начале 2000-х годов экологическая си-

туация сложилась для рапаны неблагоприятно. По невыясненным пока причинам, очень существенно была подорвана её кормовая база, основу которой составляла мидия (*M. galloprovincialis*). Ранее широко распространённая в прибрежной зоне и на верхнем шельфе мидия исчезла на большей части прежнего ареала. Сохранились лишь некоторые поселения, в основном на банках на глубинах свыше 15 м. Есть соблазн объяснить столь катастрофическое сокращение численности мидий хищничеством рапаны, однако можно утверждать, что соотношение рапаны и мидии накануне массовой гибели последней, было на уровне прежних лет (1980-е — 1990-е годы) и не внушало опасений. Кроме того, исследования *M. galloprovincialis* в районе Карадага, макробентос которого изучается с 1930-х годов, показывают, что у этого вида существуют популяционные волны с существенным изменением численности вида. И.А.Синегуб [Синегуб, 2004], сравнивая результаты съёмов 1976–1978 гг. с данными И.В.Шаронова, полученными в 1938-1940 гг., отмечает, что за это время мидия увеличила численность в 110 раз, а биомассу в 66,4 раза и стала руководящим видом. С конца 1990-х и, особенно в начале 2000-х годов, количество мидий резко сократилось без предварительного увеличения численности рапаны. Более того, вследствие гибели мидий, численность рапаны у берегов Крыма и Кавказа также резко снизилась. В данном случае мы имеем дело с масштабной заморной ситуацией, напоминающей эпи- или даже панзоотию. Н.К.Ревков [Ревков, 2009] склонен связывать этот процесс с максимумом температур, отмеченным в 2001-2002 гг., превышающим физиологический оптимум для мидии (18-20°C). Однако заморы мидии отмечены и для глубин, превышающих 15-20 м, где температура не превышает оптимальную. Кроме того, есть основания утверждать, что массовая гибель мидии началась раньше — в конце 1990-х гг. Возможно, аномальное повышение летней температуры в начале 2000-х гг. стимулировало процессы, ингибирующие развитие мидии. В силу сложившихся обстоятельств *R. venosa* вынуждена была в значительной мере переключиться на другие объекты питания, частично сменив и биотоп. Это, в свою очередь, привело к определённым изменениям морфологии самой рапаны. Главные тенденции развития рапаны в Чёрном море — замедление роста, уменьшение размеров особей и размеров, при которых наступает половозрелость, были предсказаны В.Д.Чухчиным на основе изучения Гудаутской устричной банки, подвергшейся разорению рапаной ещё в 1950-е годы [Чухчин, 1961с]. Ниже показано, к каким результатам привело развитие этих и других тенденций морфогенеза рапаны и особенности их

реализации в пределах популяций, развивающихся в различных экологических условиях.

На протяжении последних двух-трёх лет (2007-2009 гг.) отмечается восстановление биоценоза мидий на прежних участках. Безусловно, рапана отреагировала на эти изменения изменением темпов роста в сторону стабилизации и даже увеличения, вопреки нормальной тенденции к снижению прироста с увеличением возраста. Дополнительным фактором улучшения состояния кормовой базы рапаны стало относительно недавнее (в конце 1990-х гг.) появление в биоценозе бентали Чёрного моря довольно крупного двустворчатого моллюска *Anadara cf. inaequivalvis* (Bruguère, 1789). Этот вид в юго-восточном Крыму стал ценозообразующим, а в последние годы даже доминантным видом [Ревков, 2009], который заменил мидию в рационе рапаны в этом регионе.

Разнообразие биотопов и изменения экологических условий в Чёрном море привели к возникновению нетипичных адаптивных форм рапаны, а также к ряду мутаций, имеющих различную эволюционную перспективу. Как показывают наши исследования, изменчивости у рапаны подвержены все систематически значимые признаки: общая форма и окраска раковины, толщина её стенок; наличие и степень выраженности осевых и спиральных рёбер и борозд, шипов и других скульптурных элементов поверхности.

Особенности морфогенеза

Наличие планктонной личинки у *R. venosa* способствует генному обмену между популяциями и, как следствие, обеспечению устойчивости морфологии раковины и низкой степени полиморфизма. Этот факт отмечают практически все исследователи. *R. venosa* в исходном ареале и в новых местах обитания демонстрирует стабильность основных конхологических характеристик, что позволяет легко диагностировать этот вид. Крупная (до 21 см, обычно 6-10 см) довольно толстостенная, прочная раковина с невысоким уступчатым завитком и сильно вздутым последним оборотом с выраженным плечом в сочетании с ярко окрашенным оранжево-красным устьем — основные диагностические признаки взрослой рапаны. Внешняя поверхность раковины у типичной формы не отличается разнообразием цвета и рисунка: обычно она окрашена в серо-бежевые и коричневые тона, часто с более тёмными спиральными штрих-пунктирными линиями (Рис. 1А, 5В). Более детальное описание типичной формы рапаны (Рис. 2В, 5В, 9А,В,С, 10А) и её варибельности неоднократно приводилось в литературе [Kira, 1965: 62, Pl. 24, fig. 13; Алексеев, 2003].

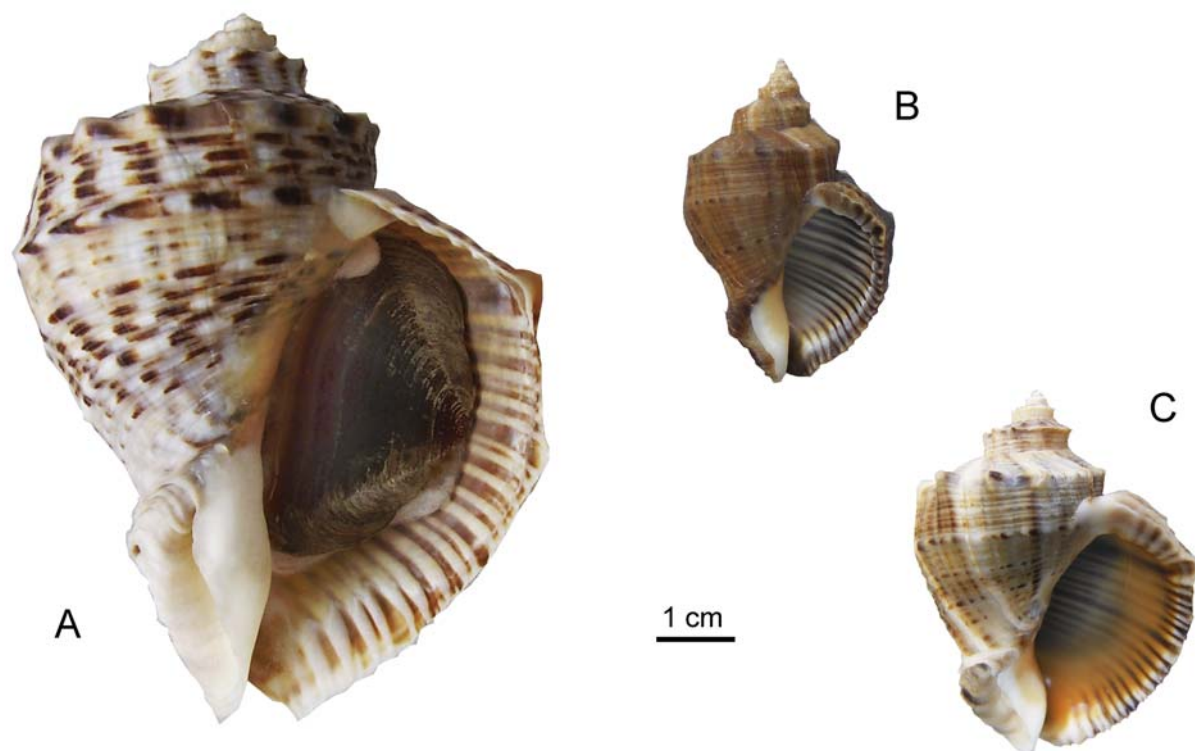


РИС. 1. Стадии формирования внутренней поверхности устья: А — ювенильная особь (Д.В., 127-94-96), В — половозрелая особь с полосатым устьем без оранжевого слоя (Ч.м: К, 43,5-29.2-29.0; f2), С — половозрелая особь с полосатым устьем с оранжевым слоем (Ч.м.: Л., 55-40-43,8, f5).

FIG. 1. Stages of formation of the inner surface of aperture: A — juvenile shell (F.E., 127-94-96), B — adult shell, spirally banded aperture without orange layer (B.S.; K, 43.5-29.2-29.0; f2), C — adult shell, spirally banded aperture with orange layer (B.S.: L, 55-40-43.8, f5).

Морфогенез раковины является процессом, в котором сочетаются формирование скульптурных элементов и пигментного рисунка. Раковина рапаны состоит из двух слоёв — наружного призматического, с перпендикулярным по отношению к поверхности раковины расположением кристаллов, и внутреннего — из аморфного углекислого кальция, или пластинчатого, с параллельно расположенными чешуйками. Наличие в веществе внутреннего слоя оранжевого пигмента определяет его яркую красно-оранжевую окраску (Рис. 9В) Интенсивность и тон окраски внутренней стороны устья могут варьировать от грязно-жёлтого до бордового, характеризую как индивидуальные черты особи так и половые и популяционные особенности рапаны. На стадии активного роста, особенно у молодых особей с тонкой раковиной, внутренний слой очень тонкий, полупрозрачный и устье серо-белое, спирально полосатое (Рис. 1А, В).

Внутренняя поверхность устья при этом имеет спиральную ребристость (Рис. 1 А,В,С), отражая скульптуру внешней стороны ракови-

ны. У зрелых особей первичная спиральная полосатость устья может сохраняться (Рис. 1В), обычно с последующей заменой белой окраски на жёлтую, а затем оранжевую (Рис. 1С).

Чередование спиральных рёбер и борозд наружного слоя раковины создаёт волнистый край устья, повторяя волнистое строение края первой зоны мантии. Иногда эта волнистость выражена довольно сильно, формируя зубчатую кромку устья (Рис. 2 А). Отложение в призматическом слое коричневого пигмента, концентрирующегося во втором слое мантии, формирует окраску внешней стороны раковины. Характерным элементом пигментного рисунка раковины рапаны являются расположенные на спиральных рёбрах тёмно-коричневые (прерывистые) линии. Распределение пигмента в раковине рапаны соответствует его распределению в клетках эпителия наружной поверхности мантии, на которой отчётливо видны пигментные полосы, идущие перпендикулярно краю мантии [Чухчин, 1970].

Между интенсивностью и стадийностью пигментации и ростом рапаны существует зависи-

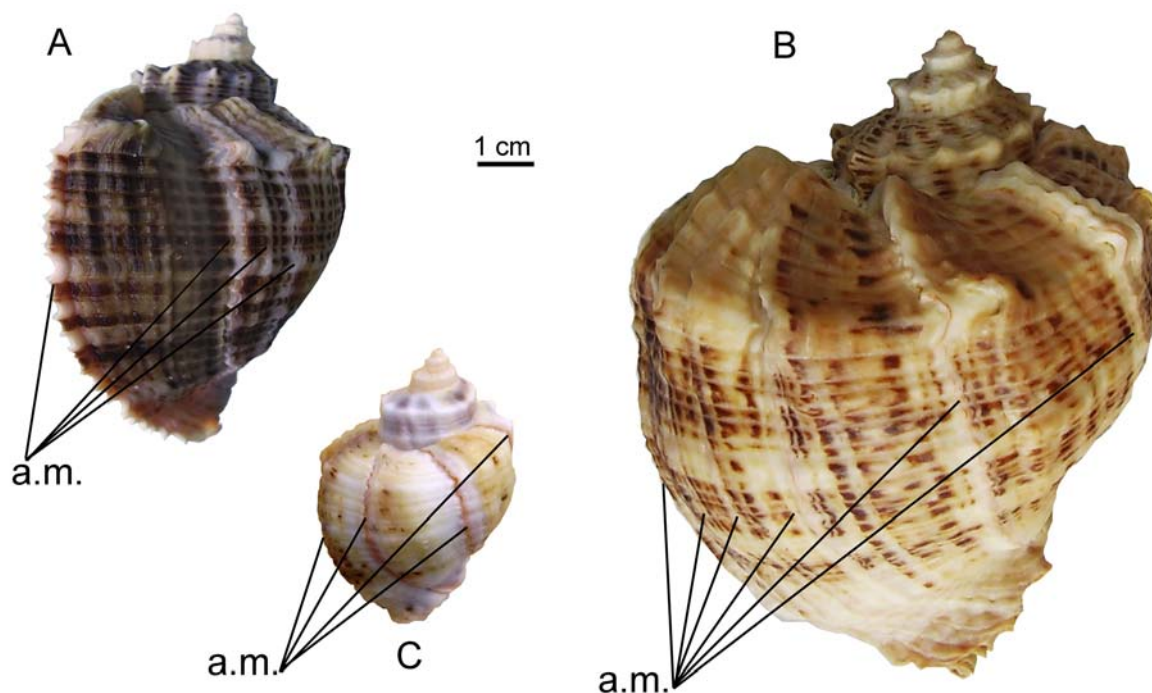


РИС. 2. Раковины рапаны с выраженными элементами скульптуры внешней поверхности: А — с зубчатым краем внешней губы (Ч.м.: Л., 65.5-49-51.5, m5), В — с осевыми гребнями (Ч.м., 135-109-115), С — с осевыми нерестовыми метками (Ч.м.: К, 45-32.2-33); a.m. — годовые (нерестовые) осевые линии.

FIG. 2. *Rapana* shells with prominent outer surface sculpture: A — with dentated outer aperture lip (B.S.: L, 65.5-49-51.5, m5), B — with axial ridges (B.S., 135-109-115), C — with axial spawning marks (B.S.: K, 45-32.2-33); a.m. — age (spawning) marks

мость, позволяющая устанавливать возраст моллюска. При активном росте происходит отложение коричневого пигмента в наружном призматическом слое раковины. Эти периоды чередуются с этапами замедления линейного роста, во время которых интенсифицируется отложение внутреннего оранжевого слоя.

Скульптура внешней поверхности. Особенно существенные, качественные изменения в обмене веществ и происходят накануне нереста. Рост раковины рапаны не прекращается на протяжении всей жизни, проходя периоды замедления и интенсификации. Особенно активный рост наблюдается в первые годы жизни до достижения половой зрелости. При наступлении половой зрелости происходит утолщение палатального края раковины, независимо от размера особи. В зимний период интенсивность роста снижается, но рост не останавливается, и рапана время от времени проявляет активность, связанную с необходимостью питания. Эти ритмы не изучены, но по наблюдениям водолазов активизация рапаны в зимний период происходит не реже одного раза в месяц. В весенний период рапана начинает активно питаться и интенсивно расти.

Непосредственно перед нерестом в организме рапаны происходят весьма существенные изменения, приводящие к торможению, вплоть до остановки линейного роста раковины и существенному её утолщению за счёт интенсивного образования внутреннего слоя. При этом край внешней губы часто отворачивается наружу, формируя гребень, верхний край которого поднимается иногда до уровня плеча предыдущего оборота (Рис. 2В). Даже при отсутствии заметного гребня на внешней стороне раковины, «нерестовая метка» маркируется светлой осевой полосой или линией, образующейся при остановке пигментации внешнего слоя. Эта линия может подчёркиваться розовым цветом, за счёт обнажения на поверхности внутреннего слоя (Рис. 2С). После очистки внешней поверхности раковины от обрастаний, нерестовые метки обычно хорошо заметны.

Основное назначение раковины брюхоногих моллюсков — защита жизненно важных органов и мягкого тела в целом от воздействия внешней среды. При этом раковина должна позволять максимально эффективно осуществлять жизнедеятельность организма. Крепкая и достаточно толстостенная раковина рапаны, закрытая со

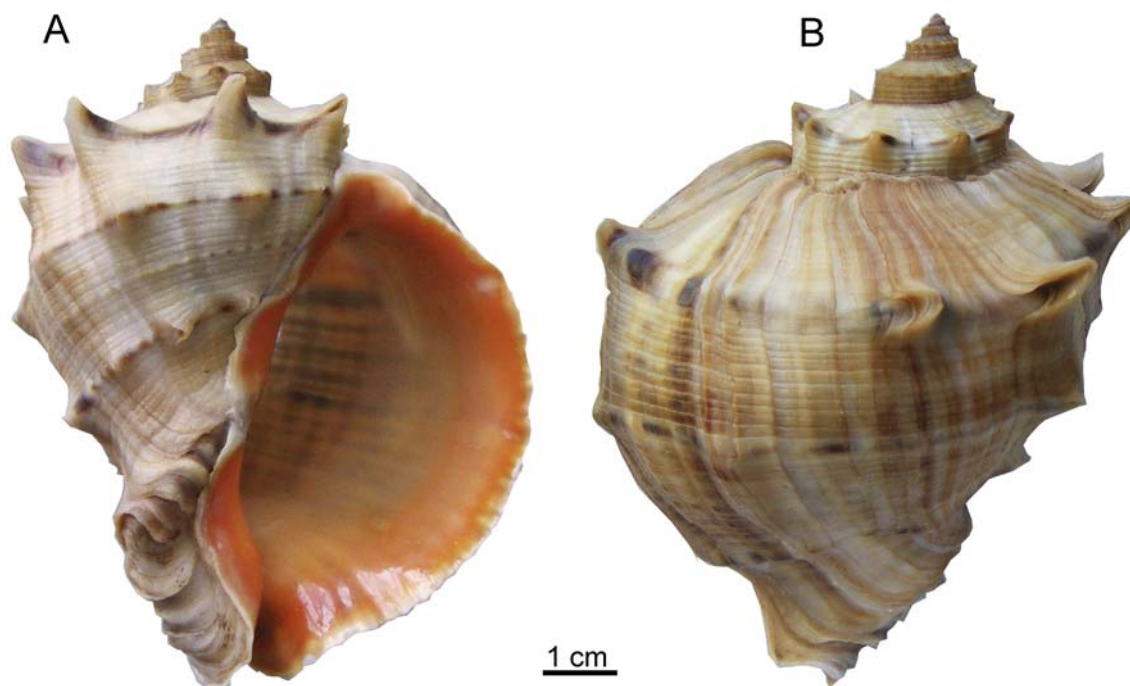


РИС. 3. Экземпляр с аномально развитыми шипами (Ч.м.: К, 78-59-62, м3): А — вентральная, В — дорсальная сторона.

FIG. 3. Specimen with abnormally developed spines (B.S.: К, 78-59-62, м3): А — ventral, В — dorsal view.

стороны устья плотной кожистой крышечкой, надёжно защищает мягкие части моллюска от возможных хищников. Раковина армирована бугорками и шипами, расположенными на плече и наиболее мощных спиральных рёбрах. У некоторых особей шипы могут быть аномально сильно развиты (Рис 3 А, В), что соответствует фенотипу «*Rapana pechiliensis*».

Образование шипов происходит без заметного замедления интенсивности роста раковины, о чём свидетельствует равномерное расположение линий нарастания. Но во время нереста образования очередного шипа не происходит, что хорошо заметно на дорсальной стороне экземпляра на рис. 3В. Развитие выраженных шипов отчасти функционально компенсирует сравнительно меньшую толщину раковины, по сравнению с обычной, и может являться специфической характеристикой как отдельных экземпляров, так и отдельных популяций. Например, у большинства особей карликовой популяции глубоководной части бух. Ласпи, характеризующейся тонкостенной раковинной, развиты не всегда длинные, но острые шипы на плече.

Толщина стенок раковины. Можно предположить, что кроме механической защиты, ра-

ковина выполняет функцию терморегулятора, и поэтому раковины особей, обитающих на небольшой глубине, где ход температур имеет значительные колебания, более толстостенны. В прибрежной зоне Чёрного моря колебания температуры воды могут достигать значений, близких к лимитирующим возможность жизнедеятельности рапаны. Причём в летний период за счёт подъёма холодных вод с глубины температура может упасть с $+25^{\circ}\text{C}$ до $+8^{\circ}\text{C}$ в течении нескольких часов. При таких температурных условиях рапане, обитающей в прибрежной зоне, очевидно, необходим дополнительный механизм терморегуляции. Одной из таких адаптаций может являться более толстостенная раковина. Из имеющихся черноморских особей самая большая толщина раковины — 6,5 мм зафиксирована для экземпляра размером 139 мм 12 летнего возраста, отловленного на глубине 6 м (начало 1990-х гг., р-н Херсонесского маяка). На глубине 4 м у Карадага нами был отобран 4-х летний экземпляр с раковинной, имеющей толщину 4 мм при высоте раковины 46 мм. Средняя толщина раковины в районе Карадага для диапазона глубин 0,5-10 м составляет 2-3,5 мм (для особей с высотой раковины до 55 мм). Особи тех же размерных и возрастных групп с глубины

Табл. 2. Относительный прирост (RG) рапаны в 2005-2009 гг. по районам.

Table 2. Relative growth (RG) of *Rapana* specimens from different regions in 2005-2009.

Район	Биотоп	Экоформы	RG по годам				
			2005	2006	2007	2008	2009
Межводное	песок	типичная	0,83±0,1	0,86±0,32	1,16±0,32	0,78±0,13	1,02±0,22
м. Лермонтова	скалы 1-8 м	карликовая		0,8±0,27	1,1±0,30	0,72±0,31	2,6±0,43
	песок 6-8 м	карликовая		0,8±0,15	0,7±0,16	2,5±0,68	1,3±0,43
бух. Ласпи	песок 22-23 м	карликовая		0,51±0,05	1,01±0,11	1,21±0,2	1,43±0,22
	гравий, галька 18-19 м	типичная + карликовая		0,81±0,08	1,04±0,1	1,52±0,38	1,22±0,37
Карадаг	все типы грунта	типичная	0,45±0,07	0,8±0,13	1,01±0,11	1,09±0,14	2,01±0,24
	все типы грунта	карликовая	0,64±0,08	1,0±0,12	1,57±0,2	0,8±0,06	1,6±0,17
	скалы, песок	таисная	0,63±0,08	0,83±0,06	2,31±0,34	1,04±0,15	1,19±0,18

22-23 м (бух. Ласпи) имеют сравнительно тонкую (1,0-1,5 мм), но крепкую раковину.

Общей тенденцией является утолщение раковины с возрастом и увеличение её размера. В соответствии с различиями по толщине и высоте раковины показатель массивности раковины (Wg/H) может отличаться более чем на порядок. Минимальные значения ($Wg/H = 0,15-0,24$) характерны для глубоководной части популяции бух. Ласпи. Максимальное значение $Wg/H = 2,59$ было зафиксировано для экземпляра из дальневосточных сборов с высотой раковины 152 мм и толщиной стенок 6,2 мм. В одинаковом размерном диапазоне типичная форма рапаны имеет близкие значения, как в исходном ареале, так и в других районах. Так, например, для размера 75-100 мм показатель Wg/H для дальневосточной популяции составлял 0,51-1,1, для популяции Межводнинской банки — 0,51-0,94, а для района Карадага — 0,54-0,91 (для 94,5 мм), соответственно размеру раковин. Аномально высокие для своей размерной группы значения ($Wg/H = 0,43-0,6$, при $H = 55$ мм) отмечены у карликовой экоформы, условно названной «таисной» (см. подраздел «Габитус»). Раковины того же размера, отобранные на аналогичных глубинах (до 10 м) имеют средние значения показателя $Wg/H = 0,39$ у типичной формы района Карадага, 0,38 — у карликовой популяции м. Лермонтова, и 0,24 — у глубоководной части популяции бух. Ласпи. Решающее значение в различиях показателя массивности раковины имеет толщина стенок и как функция глубины обитания, и как специфическая характеристика «таисной» экоформы.

Возрастные изменения и годичный прирост. В норме, вслед за бурным ростом первых лет жизни происходит постепенное замедление

интенсивности роста рапаны [Чухчин, 1961b]. У старых особей, когда темпы роста сильно снижаются и годовые линии располагаются очень близко друг к другу, с определением точного возраста возникают трудности. По той же причине, а также вследствие сильной степени корродированности раковины, сложно определить возраст у рапан, развивавшихся в неблагоприятной экологической обстановке. Не всегда явно нерестовые метки выражены у «карликовых» особей с тонкостенной раковинной, у которых внутренний слой утолщается не существенно. Тем не менее, метод определения возраста рапаны по нерестовым меткам является на сегодня единственным надёжным и доступным методом, позволяющим оценивать и интенсивность роста раковины по годам.

Сопоставление прироста раковин в различных популяциях по годам свидетельствует, что в 2009 г. зафиксированы максимальные его значения за последние четыре года (Рис. 2А), как в абсолютном выражении (до 55 мм у единичных особей), так и в относительном (до 5 раз). Особенно важно отметить, что значительная интенсификация роста относится не только к первым годам жизни, а и к критическому для современного состояния популяций рапаны возрасту 5-7 лет; к тому же самый большой прирост зафиксирован у особей из карликовой популяции (мыс Лермонтова). Индивидуальные показатели прироста могут существенно отличаться у рапан даже в пределах одной возрастной и размерной группы внутри одной и той же популяции, в среднем варьируя между 5 мм и 20 мм. Тенденции изменения роста у экземпляров рапаны, представляющих различные популяции, группировки и экоформы из различных районов показаны в таблице 2.



РИС. 4. Карликовая особь с отрицательным приростом раковины, Ч.м.: бух. Казачья, 46,3-35-37,8, f4.

FIG. 4. Dwarf specimen with negative shell growth, B.S.: Kazachia bay, 46.3-35-37.8, f4.

Из таблицы 2 следует, что у особей большинства группировок и популяций в последние 3 года прирост раковины увеличился, вопреки нормальной тенденции. Тенденцию обычного уменьшения прироста раковины моллюска можно проследить на экземпляре, развивавшемся в стабильных условиях обеспеченности пищей, отобранном в Чёрном море в начале 1990х годов (Рис. 2В). Даже у популяции, длительное время развивающейся в комфортных условиях (Межводнинская банка) в 2007 и 2009 гг. зафиксировано увеличение роста, свидетельствующее об улучшении обеспеченности пищей. Определённое снижение темпов роста в некоторых группах в 2008 г., вероятно, является следствием стабилизации на фоне аномального прироста предыдущего года. Тем не менее, в 2009 г. все группы, хотя и в разной степени, продемонстрировали стабильный прирост, позволяющий судить об улучшении состояния кормовой базы рапаны на фоне общего улучшения экологической ситуации во многих районах Крымской акватории. Противоположную тенденцию демонстрирует популяция центральной части б. Казачья (не приводятся в таблице), которая находится в угнетённом состоянии, как и весь локальный биоценоз. Последняя популяция состо-

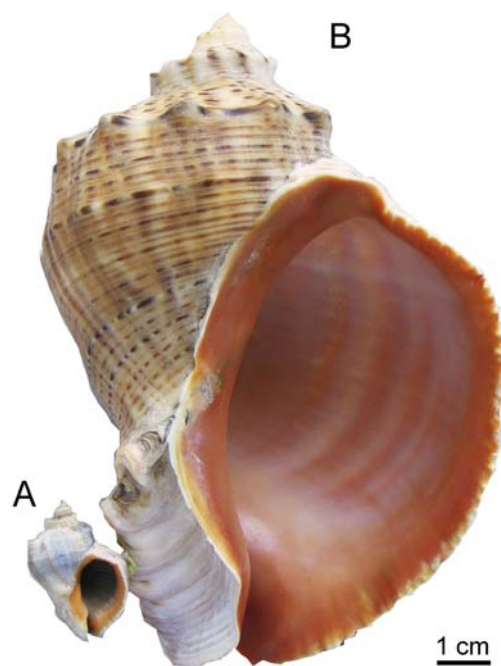


РИС. 5. Два половозрелых экземпляра из Карадага: А — ультракарликовый (29-19,5-20,5, м2), В — крупный типичный (135-95-108, ?14).

FIG. 5. Two adult specimens from Karadag: A — ultra dwarf (29-19.5-20.5, m2), B — typical, large one (135-95-108, ?14).

ит из карликовых особей, часть из которых имеют отрицательный рост раковины, когда новый край устья располагается внутри предыдущего, не достигая пределов последнего (Рис. 4).

При наличии двух группировок, как это имеет место в популяциях у мыса Лермонтова и бух. Ласпи, показатели прироста могут существенно отличаться, как по значениям, так и по годам. Различный прирост демонстрируют разные формы, сосуществующие в одной популяции (Карадаг).

Размер раковины. Максимальный для *R. venosa* размер раковины 212,3 мм зафиксирован для нативной части ареала обитания [Pisor, 2005]. Размерный диапазон раковин из Японского моря, имеющихся в нашем распоряжении — 75-168,7 мм для зрелых особей и 42-127 мм для неполовозрелых. В Чесапикском заливе в 1998-99 гг. большинство выловленных особей имело размер 120-160 мм, с незначительной долей экземпляров менее 120 мм; раковин мельче 67 мм обнаружено не было [ICES, 2003]. В эстуарии Рио де ла Плата рапана имеет размер 28-120 мм [Gilberto *et al.*, 2006]. В Средиземном море известны экземпляры размером 150 мм [Camus,

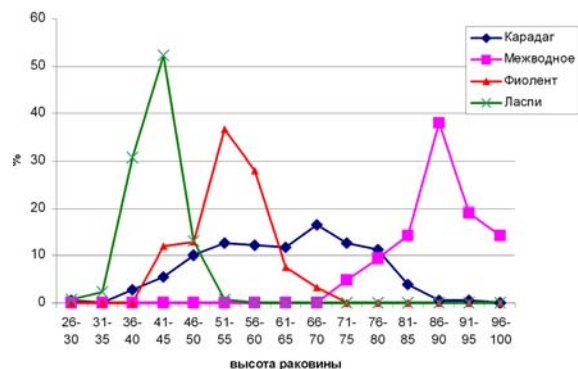


РИС. 6. Размерная структура популяций районов Карадаг, п. Межводное, м. Лермонтова и бухта Ласпи (песок).

FIG. 6. Size structure of regional populations: Karadag, Mezhvodnoe, Lermontov Cape, Laspi Bay (sand).

2001], но чаще встречаются особи 78-139 мм как, например, в районе Венеции [Cesari, Pellizzato, 1985]. У берегов Крыма в настоящее время рапана редко достигает 100 мм, а особи крупнее 120 мм встречаются единично. Самые крупные черноморские экземпляры, имеющиеся в распоряжении автора, добыты в прежние годы: 135 мм (Карадаг, 1987 г.) (Рис. 5В) и 139 мм (м. Херсонес, 1993 г.). В других районах Чёрного моря, например, у берегов Румынии [Mucu *et al.*, 2008] рапана может достигать 175 мм (единично) при среднем размере около 88 мм. По непроверенной информации у Крыма в 1950-1970 гг. также встречались особи размером около 170 мм, а среди промысловой рапаны в 1980-х годах особи размером около 100 мм составляли существенную часть. В настоящее время наиболее распространённый размер рапаны у берегов Крыма 40-90 мм, но может существенно отличаться в различных популяциях (Рис. 6).

Из всех имеющихся в распоряжении автора экземпляров, максимальный для Крымского региона возраст рапаны 14 лет был определён по раковине высотой 135 мм из района Карадага, выловленной в 1987 г. Такой же возраст имел и самый крупный (168,7 мм) экземпляр из Дальневосточной выборки (залив Посъет, Японское море, 1990-е годы). Вероятно этот возраст (как и размер) не является предельным для рапаны в обоих регионах. Хорошая обеспеченность кормовой базой и крупный размер пищевых объектов позволяют рапане в Японском море вырастать в первые 2 года до 127 мм (Рис. 1А), а возможно и более. В 1980-е годы, по нашим данным, средний размер достижения половой зрелости Приморской рапаны составлял 55-80 мм. В конце 1950-х – в 1960-е гг. в Чёрном море

рапана достигала половой зрелости при размерах 60-80 мм при интенсивном росте [Чухчин, 1961а], но уже в те годы было зафиксировано снижение размера достижения половозрелости у единичных особей до 35 мм (в популяции Северной стороны Севастопольской бухты) вследствие недостатка пищи [Чухчин, 1961б]. Наименьшие размеры половозрелой особи из наших сборов принадлежат самцам из района Карадага — 28 мм и 29 мм (Рис. 5В). Эти особи заслуживают отдельного упоминания ещё и потому, что обе имеют хорошо сформированную раковину с толстым краем и по две ростовые метки, соответствующие высоте раковины 17-19 мм, которые могут оказаться годовыми или даже нерестовыми. Если это так, то мы должны либо откорректировать наши данные о минимальном размере наступления половой зрелости у рапаны до 17-19 мм, либо предположить, что у этих «ультракарликовых» особей созревание наступает в более позднем возрасте (3-4 года). Малое количество «ультракарликов» в сборах может объясняться мелкими размерами, затрудняющими их обнаружение. Не исключено, что эта форма в зрелой стадии может сохранять стратегию питания, характерную только для ювенильных особей рапаны, а именно — сверление раковины жертвы [Чухчин, 1970]. Если это так, то рапаной может быть освоена ещё одна экологическая ниша с перспективой генетического обособления.

Габитус раковины. По морфологическим особенностям раковины моллюска можно судить об экологической нише вида. Рапана является хищником, который может поедать жертвы, сопоставимые с её размером. Этим определяется габитус раковины с обширным устьем, позволяющим удерживать и открывать двустворчатые моллюски большого размера.

Увеличение размера устья по мере роста позволяет рапане охотиться на всё более крупную жертву. У особей старших возрастных групп область примыкания внешней губы к последнему обороту раковины может подниматься, достигая уровня плеча; при этом устье может составлять до 90% высоты раковины ($h_a/H = 0,9$). Значения h_a/H для дальневосточной выборки варьируют от 0,63 до 0,76 — у молоди и от 0,77 до 0,9 у зрелых особей. Сходные данные получены для зрелых особей из популяции Межводнинской банки (0,76-0,84) и для типичной формы из р-на Карадага (0,73-0,84). Карликовая популяция бух. Ласпи также имеет близкий диапазон соотношения $h_a/H = 0,72-0,85$, несколько шире он у рапаны Фиолента (м. Лермонтова) — 0,71-0,87. В последнем случае минимальное значение h_a/H соответствует двухлетней особи, а максимальное

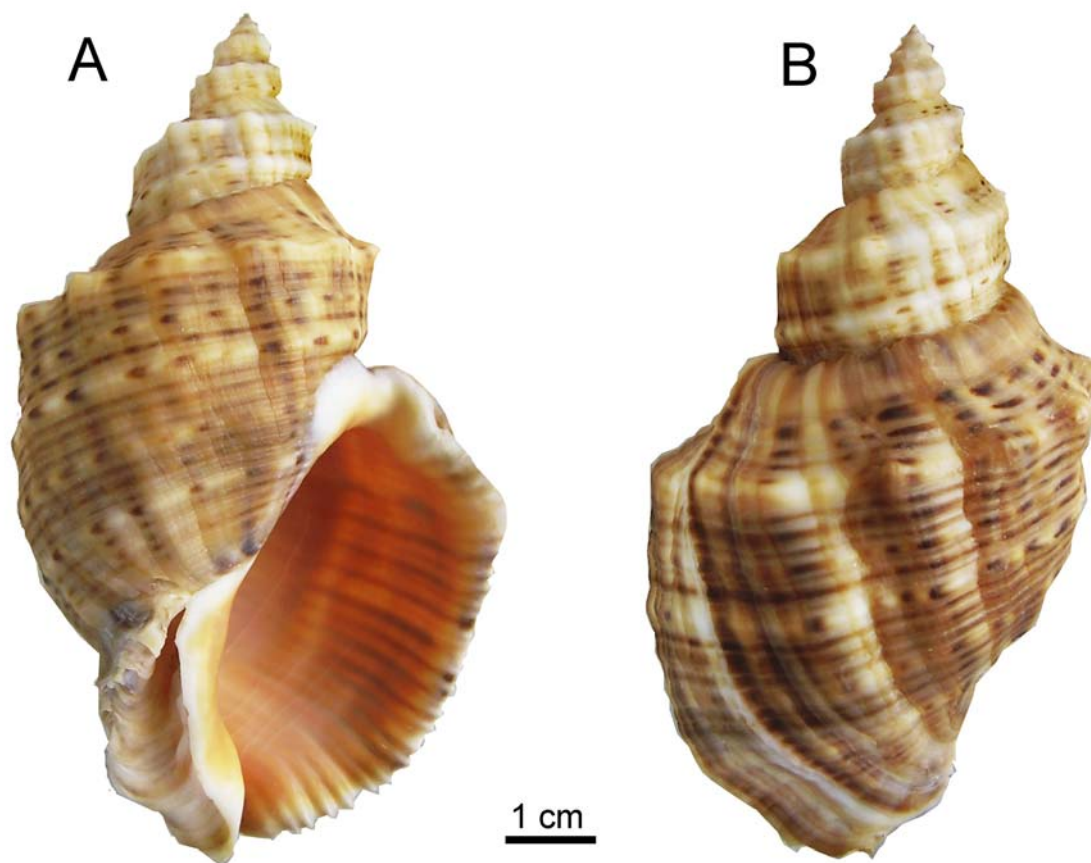


РИС. 7. Башневидная раковина, Ч.м., п. Учкueвка, 111,5-61,2-70,5, ?14: А — вид с вентральной, В — вид с дорсальной сторон.

FIG. 7. Turritated shell, B.S. Uchkuevka settlement, 111.5-61.2-70.5, ?14: A — ventral, B — dorsal views.

— шестилетней. Особи ювенильной группировки бух. Капсель характеризуются диапазоном $ha/H = 0,69-0,75$, что очень близко по значениям, полученным для молоди дальневосточной рапаны, при том, что размеры особей отличаются более чем в пять раз (14-29 мм против 42-127 мм). Часть карликовых особей в различных популяциях сохраняет соотношение ha/H , характерное для молоди на протяжении всей жизни (0,67-0,77).

Ширина последнего оборота раковины, или величина её максимального диаметра (D) определяется, в основном, шириной устья, и соотношение D/H , наряду с ha/H , является универсальной характеристикой габитуса для разновозрастных особей. У молоди устье относительно более узкое, чем у зрелых особей и, соответственно, диапазон показателя D/H ювенильных особей отличается от D/H взрослых рапан меньшими значениями. Для дальневосточной рапаны D/H неполовозрелых особей изменялся в диапазоне

0,59-0,74, у взрослых особей — 0,72 (2 года)-0,84 (5 лет); у 14-летней особи $D/H = 0,82$. Типичная форма рапаны в Крымском ареале имеет близкий диапазон значений: на Межводнинской банке $D/H = 0,73-0,86$, у Карадага — 0,73-0,81, в Судакском заливе (б.Капсель) — 0,73-0,82. У карликовых популяций Крыма отмечены близкие значения D/H : м. Лермонтова — 0,74-0,81, бух. Ласпи — 0,66-0,82. У ювенильной группировки бух. Капсель диапазон значений $D/H = 0,65-0,72$ более узкий, чем у молоди из Приморья, но не выходит за рамки последнего. Среди карликовых группировок популяций Крыма часть особей сохраняет соотношение D/H , характерное для молоди на протяжении всего жизненного цикла. Среди карликовых особей Карадага показатель $D/H = 0,67-0,77$ имеют более 50% экземпляров.

Как следует из приведенных данных, у молоди относительные размеры последнего оборота и устья раковины отличаются от аналогичных

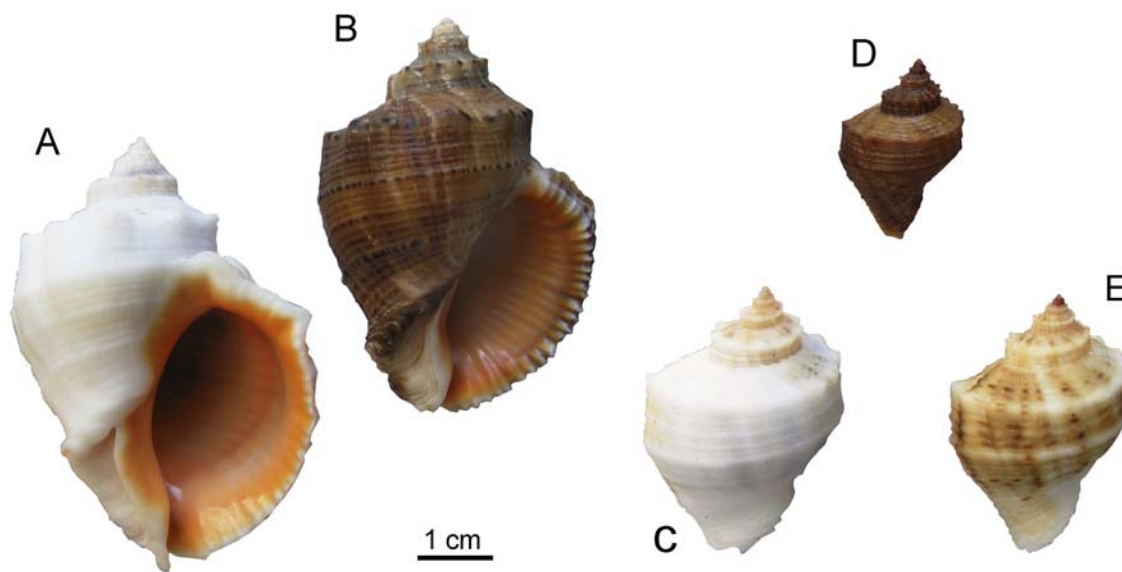


РИС. 8. Цветовые формы рапаны: А — альбиносная, Ч.м.: К, 56-41-42, м5, В — меланистичная, Ч.м., К, 53-38-36, м5; С-Е — Ч.м., Судакский з-в, ювенильные особи: С — альбиносная, 29.5-21-22, D — «негроидная», 20-13-15, E — нормальная, 27-19-20.

FIG. 8. *Rapana* color forms: A — albinistic, B.S.: К, 56-41-42, m5, B — melanistic, B.S.: К, 53-38-36, m5; C-E: B.S., Sudak Bay, juveniles: C — albinistic, 29.5-21-22, D — “negroid”, 20-13-15, E — normal, 27-19-20.

характеристик, присущих зрелым особям, в меньшую сторону. Видимо, относительно больший объём внутренних органов, располагающихся в завитке, по сравнению с объёмом мышечной массы ноги, расположенной в последнем обороте, способствует более интенсивному обмену веществ и обеспечивает быстрый рост рапаны в первые годы жизни. Относительно небольшие размеры устья более оправданы при охоте на жертвы мелкого размера, которые и составляют рацион молоди рапаны и её карликовых особей. Именно эти обстоятельства и определяют форму раковины, близкую к биконической у молоди и части карликовых особей. Зрелые карликовые особи с пропорциями молоди внешне больше напоминают представителей других родов подсемейства, а частота присутствия в популяциях Крыма позволяет выделить их в особую «таисную» экоформу (Рис. 1В, 2С, 8А,В). «Таисами» до сих пор называют представителей разных родов *Rapana*, а некоторые экоморфы «красноустого таиса» *Stramonium haemostoma* (Linnaeus, 1767) ближе по конхологическим характеристикам к «таисной» форме рапаны, чем её же типичная морфа. Характерным признаком таисной формы рапаны являются также карликовый размер и более толстостенная (2,5-4,0 мм) раковина по сравнению с симпатрическими экземплярами типичной формы того же

размера (1,5-2,0 мм) и даже в сравнении с гораздо более крупными особями. Между «обычными» карликовыми особями, пропорции которых соответствуют типичной форме рапаны (Рис. 1С), и таисной формой существуют переходные варианты, что вполне естественно для единой популяции.

Тенденция к формированию более высокой и стройной раковины у рапаны в Чёрном море получает развитие в наличии редких, но стабильно встречающихся мутаций, выражающихся в появлении башневидных раковин (Рис. 7). Эти мутанты имеют очень высокую по сравнению с последним оборотом вершину ($ha/H = 0,6-0,72$) и меньшую относительную ширину ($D/H = 0,64-0,7$). Частота встречаемости башневидных форм составляет приблизительно 1/10000 экземпляров. В нашем распоряжении имеются пять экземпляров, добытых в начале 1990-х годов в районе п.Учкуевка и два — в 2009 г. на Межводнинской банке. Такого рода мутация могла бы иметь хорошую эволюционную перспективу при переходе рапаны на питание объектами, зарывающимися в рыхлый грунт, поскольку узкая и длинная раковина более, чем типичная, приспособлена для перемещения в таком донном осадке. Все экземпляры башневидной формы обнаружены на глубине свыше 15 м, именно на рыхлом песчаном грунте; возраст их составлял

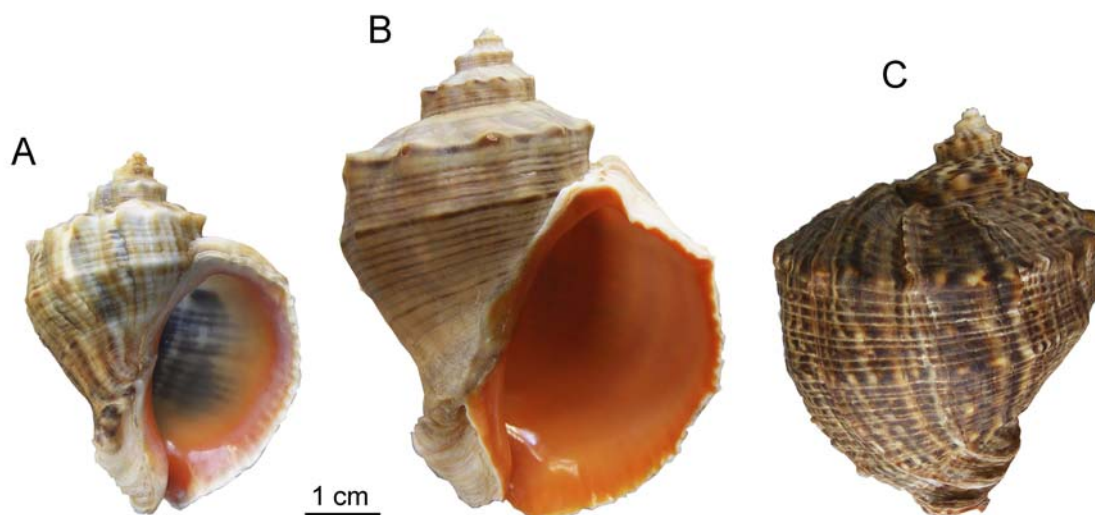


РИС. 9. Экземпляры рапаны, демонстрирующие конхологические особенности полов: А — самка с редуцированным оранжевым слоем устья, Ч.м.: К, 75-53,5-59, f3, В — самец с типичным красновато-оранжевым устьем, Ч.м.: М, 99-76-70, m7, С — самка с темноокрашенной раковиной, Ч.м.: М, 79.5-68-66.5, f6.

FIG. 9. *Rapana* specimens showing sexual conchological peculiarities: A — female with reduced apertural orange layer, B.S.: К, 75-53.5-59, f3, В — male with typically reddish-orange aperture, B.S.:М, 99-76-70, m7, С — female with dark colored shell, B.S.:М, 79.5-68-66.5, f6.

от 3 до 14 лет, что свидетельствует об их жизнеспособности.

Окраска раковины. В Крымском ареале рапана демонстрирует весьма широкий диапазон окраски и рисунка внешней стороны раковины от альбинизма (Рис. 8А) до достаточно хорошо выраженного меланизма (Рис. 8 В, D).

Крайние цветовые вариации составляют незначительный процент от общего числа и присутствуют, в основном, карликовой «таисной» форме рапаны. Последнее обстоятельство говорит о том, что эта форма находится в стадии развития и «ведёт» активный поиск оптимальной комбинации признаков. Преобладающий тип окраски дискутировался в печати, как важный признак, характеризующий популяцию [ICES, 2003; Savini *et al.*, 2004; Mucu *et al.*, 2008]. Наиболее существенным признано различие по окраске, связанное с субстратом: раковины моллюсков, обитающих на песке, имеют более светлую окраску по сравнению с обитателями скальных грунтов. Наши данные в целом подтверждают это наблюдение, но причины этого различия, очевидно, связаны с субстратом опосредованно — через трофику. По нашему мнению, скорее всего, различие окраски связано с различным содержанием красящих пигментов в объектах питания, преобладающих на том или ином субстрате. Более тёмная окраска скальной рапаны, возможно, объясняется большим содержанием пигмента в ми-

тилидах, доминирующих на скалах по сравнению с венеридами, кардидами или другими объектами питания, преобладающими на песчаных грунтах. В случае преобладания митилид на песчаном субстрате, в популяции рапаны часто встречаются темноокрашенные особи, как это имеет место на Межводнинской банке (Рис. 10С).

Механизм переноса пигментов из пищи на раковину является важным, но не единственным компонентом формирования окраски раковины. Существенное значение имеют индивидуальные особенности обмена веществ, которые проявляются на самых ранних стадиях формирования раковины. Например, среди выборки ювенильных особей, состоящей из 11 экземпляров, отобранных на скальном известняковом субстрате у м. Ржавый (бух. Капсель), типы окраски распределялись следующим образом. Один экземпляр имел очень светлую, практически белую окраску (альбинист) (Рис. 8С), один экземпляр был очень тёмным («негроидная» форма) (Рис. 8D), а остальные особи варьировали в пределах светлого варианта типичной для рапаны окраски (Рис. 8Е). Более того, тип окраски самих особей совпадает с интенсивностью окраски первичной раковины: самый тёмный протоконх соответствует негроидной форме, самый светлый — альбиносному экземпляру. Интенсивность окраски типичных особей соответствует интенсивности окраски протоконха. Таким образом, можно у-

верждать, что существует индивидуальный генетически детерминированный потенциал формирования определённого типа окраски.

Следует отметить, что у карликовой («таисной») формы в зрелом возрасте процентное соотношение цветных форм близкое к таковому у ювенильной группировки бух. Капсель и крайние цветовые вариации могут присутствовать в пределах общего биотопа. Полные альбиносы в Крымском ареале не обнаружены и даже самые светлоокрашенные формы имели более тёмные «подпалины», а устье всегда окрашено изнутри. Общей тенденцией является усиление интенсивности окраски раковины на протяжении активной стадии жизненного цикла рапаны, но при достижении критического возраста, с угасанием физиологических функций, ослабевает и интенсивность окраски раковины. Достаточно часто встречаются особи с выраженным чередованием более светлых и тёмных осевых полос, что, вероятно, соответствует чередованию периодов активности и покоя в годовом цикле жизнедеятельности рапаны. Выраженная осевая полосатость наблюдается не во всех популяциях и наряду с таким типом существуют равномерный и спирально полосатые типы окраски.

Палитра красок раковины рапаны, как было отмечено, не отличается большим разнообразием, в то же время, помимо основных тонов, у отдельных особей на поверхности раковины явно различимы розовые, жёлтые, голубые, зеленые цвета. Разнообразие цветовых вариаций наиболее сильно выражено у карликовой популяции бух. Ласпи, что говорит о том, что эта морфа находится в процессе формирования оптимального сочетания признаков. Типичная форма в Крымском ареале также «вырабатывает» оптимальный вариант окраски. Среди других стоит обратить внимание на часто встречающуюся цветовую вариацию с однотонным или малоконтрастным коричнево-бежевым фоном внешней стороны раковины и непрерывными (реже прерывистыми) коричневыми линиями на спиральных рёбрах (Рис. 9В). Эта цветовая форма встречается у наиболее крупных особей некоторых современных популяций Крыма и более характерна для самцов рапаны.

Половые различия. Наличие полового диморфизма по раковине у рапаны не отмечает никто из исследователей, более того, В.Д. Чухчин [Чухчин, 1961а] прямо указывает на его отсутствие. По нашим данным, которые подтверждаются наблюдениями промысловиков, примерно в 80% случаев самцов можно отличить от самок по конхологическим особенностям. Самцы чаще имеют более высокую ($ha/H = 0,71-0,82$) и узкую ($D/H = 0,72-0,77$) раковину, чем самки ($ha/H =$

$0,76-0,88$; $D/H = 0,76-0,84$). В разновозрастных группах одной и той же популяции раковины самцов обычно крупнее. Во всех обследованных популяциях в крупных размерных (и соответственно в весовых) группах явно доминируют самцы (Рис. 11, 12), они же преобладают в старших возрастных группах. Аналогичную картину можно видеть на гистограмме соотношения полов рапаны в Чёрном море, приведенной В.Д. Чухчиным [Чухчин, 1984, Рис. 55.17].

Раковины самок чаще поражены сверлящей губкой и имеют более тонкие стенки. Эти явления объясняются тем, что самки несут большие энергетические затраты на воспроизводство потомства. По данным анализа гонад [Чухчин, 1961а] первичное соотношение полов у рапаны 1:1, что обычно для большинства гастропод. По нашим данным, такое соотношение сохраняется и до наступления половой зрелости (2 года) и даже в возрасте 3 года соотношение полов в большинстве популяций близко к равновесному. В большинстве популяций Крыма соотношение самцов и самок, с учётом всех возрастов, явно смещено в пользу самцов и составляет около 1,86:1, соответственно.

Можно говорить о различиях между самцами и самками по степени развития и окраске внутреннего слоя раковины рапаны. У самок внутренний оранжево-красный слой развит обычно слабее (Рис. 9А), вплоть до его полного отсутствия даже у полностью половозрелых самок с толстой раковиной (Рис. 1В). Цвет внутреннего слоя у самцов чаще красновато-оранжевый (Рис. 9В), а у самок он менее оранжевый, часто с серовато-бордовым оттенком (Рис. 9А). Ещё не опубликованные биохимические исследования (М. Нехорошев (ИнБЮМ), персональное сообщение) показывают, что в гонадах самцов р-на Карадага концентрация каротиноидов примерно в 10 раз выше, чем у самок. Эти данные вполне коррелируют с нашими наблюдениями о степени развития и интенсивности оранжевого пигмента и могут служить их объяснением. Тот факт, что развитие оранжевого слоя устья раковины рапаны связано с наступлением половозрелости (зрелости гонад), также говорит в пользу нашего предположения.

Окраска внешней стороны раковины у самок чаще более тёмная (Рис. 9С), чем у самцов той же популяции (Рис. 9В). Это явление также объяснимо с позиций биохимии, поскольку образование внешнего и внутреннего пигментных слоёв, в некотором роде, процессы-антагонисты, как показано выше.

Таким образом, выраженный половой диморфизм по раковине у рапаны отсутствует, но в то же время имеет место различная морфологическая изменчивость, связанная с полом. Можно

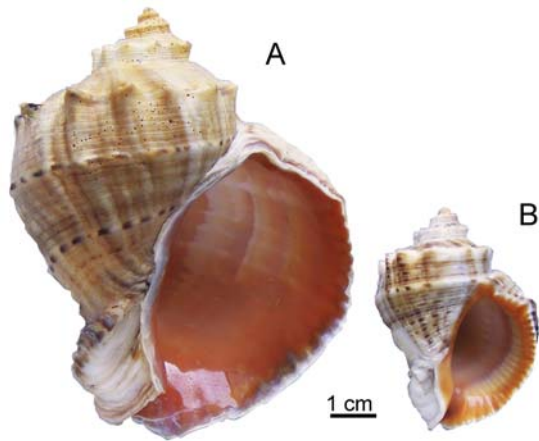


РИС. 10. Две одновозрастные и однополые особи из одной популяции у Карадага: А — типичная форма, Ч.м.: К, 94.5-75-72, м7, В — карликовая форма, Ч.м.: К, 50-35.5-37, м7.

FIG. 10. Two specimens of the same age and sex from the same population off Karadag: A — typical form, B.S.: К, 94.5-75-72, m7, B — dwarf form, B.S.: К, 50-35.5-37, m7.

утверждать, что эти различия у рапаны более отчётливо проявляется в популяциях, находящихся в некомфортных для вида условиях.

Популяционные и внутривидовые особенности. Сравнительный график размерной структуры некоторых популяций, обитающих у Крымского побережья (Рис. 6) показывает, что различные экологические условия формируют

специфические популяции. На промысловой мидийной банке у п. Межводное рапана имеет самый крупный средний размер, соответствующий существующим промысловым стандартам (75-100 мм). У мыса Лермонтова (Фиолент), и в бух. Ласпи, где основными объектами питания рапаны являются мелкие венериды и митилиды, сформировались популяции, состоящие из «карликовых» особей. Особенно мелкий средний размер половозрелых особей (43 мм), при незначительном диапазоне размерного ряда (30-55 мм), характерен для популяции бух. Ласпи, обитающей на песчаном грунте. Карадаг, с его сложной внутривидовой структурой, характеризуется наличием двух размерных группировок — «карликовой» (28-65 мм) и типичной (60-95 мм). На графике размерной структуры различных популяций (Рис. 6) карликовые популяции располагаются слева, а обычные — справа от размерного диапазона 61-65 мм. В Судакском заливе и на гравийно-галечниковом биотопе бух. Ласпи структура популяций сходна с таковой у Карадага. Карликовость (наннизм) обычно проявляется у отдельных популяций в условиях ухудшения условий питания. У рапаны мы, очевидно, имеем дело также и с реализацией возможности снижения конкуренции для сохранения и развития вида в рамках одной популяции (Карадаг). Карликовые особи имеют те же пропорции раковины, что и типичная форма, отличаясь только размерами. Типичная форма достигает половозрелости при размере, близком к верхнему пределу размера зрелой карликовой особи.

Уже при отборе проб обратил на себя внимание тот факт, что совокупность особей, обитаю-

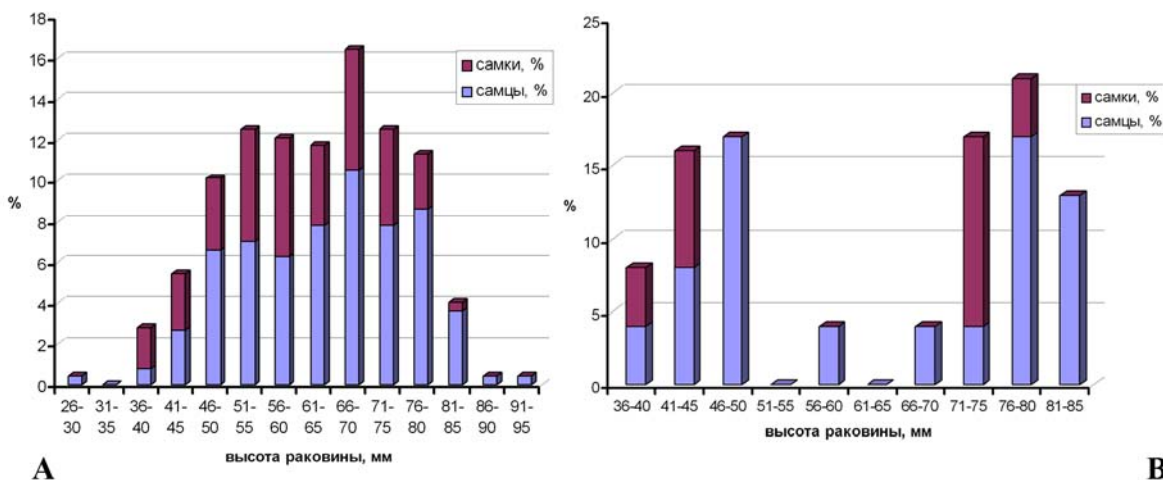


РИС. 11. Размерно-половая структура популяции рапаны у Карадага: А — Карадаг в целом, В — Львиная бухта (центральная часть, песчаный биотоп).

FIG. 11. Size and sex structure of *Rapana* population off Karadag: А — Karadag in general, В — Lvinaya Inlet (central part, sand bottom).

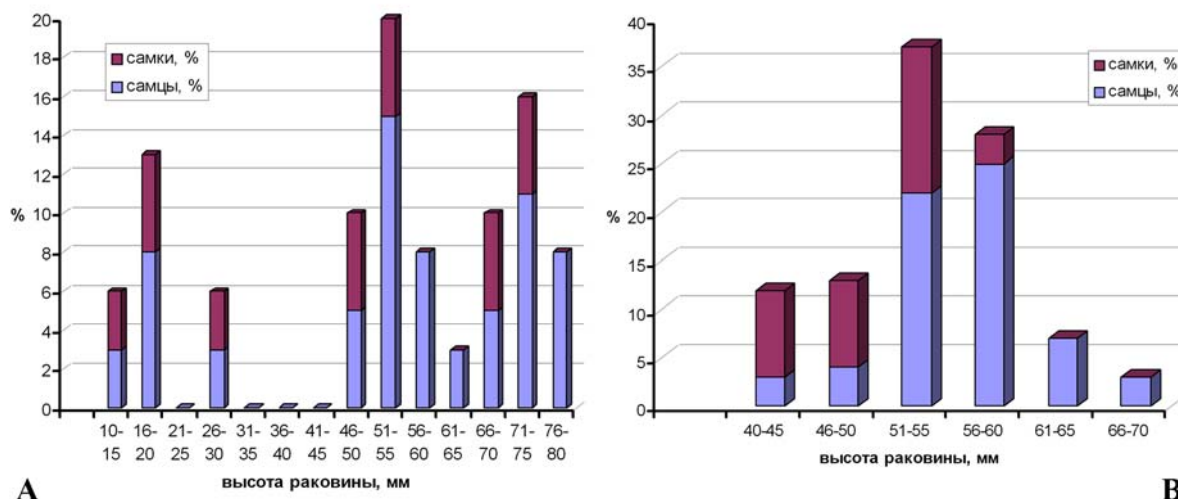


РИС. 12. Размерно-половая структура популяции рапаны: **A** — м. Ржавый, **B** — м. Лермонтова.

Fig. 12 Size and sex structure of *Rapana* population off: **A** — Rzhavy Cape, **B** — Lermontov Cape.

щих у Карадага, весьма неоднородна, как по отдельным подрайонам (мысам и бухтам), так и по внутренней структуре. Самой примечательной особенностью является наличие двух размерных группировок, в которых одновозрастные особи могут отличаться по размеру более чем в два раза (Рис. 10).

Первая группировка характеризуется размером от 28 мм до 65 мм, вторая от 60 мм до 94,5 мм. Поскольку различные районы Карадага имеют разную степень однородности популяции, то на общем графике пики, соответствующие этим группировкам, не явно разделены (Рис. 11А). Наиболее явно разделение на две группировки отмечено для рапаны центральной части Львиной бухты (Рис. 11В), обитающей на песчаном субстрате. Здесь совокупность особей четко разделена на две группы, которые имеют сходную размерно-весовую структуру, с преобладанием самцов в крупных размерных группах.

Такая же структура присуща популяциям Судакского залива, при этом на размерной диаграмме популяции м. Ржавый (Рис. 12А) дополнительно присутствует обособленная группа ювенильных особей. Примером структуры однородной популяции служит диаграмма распределения по размерным группам самцов и самок рапаны у м. Лермонтов (Рис. 12В).

График распределения возрастных групп по размеру рапаны из Карадага (Рис. 13) подтверждает реальность существования двух указанных размерных группировок в этом районе, что особенно хорошо видно по наличию старших возрастных групп (старше 5 лет) в каждой из

них. Кривые 6-10-летних возрастных групп имеют разрыв в размерном диапазоне 60-70 мм, и характеризуются раздельными пиками в пределах соответствующих групп (карликовой и типичной).

Сходную размерно-возрастную структуру имеют и другие неоднородные популяции Крыма. На рис. 10 показаны две особи 7-летнего возраста, представляющие две размерные группировки Карадага. Обращает на себя внимание, что во всех популяциях (кроме Межводнинской) в самых крупных размерных группах молодые (2-3 года) особи не только присутствуют, но и часто преобладают, что свидетельствует об улучшении состояния кормовой базы в исследованных районах. Самые старшие особи полностью отсутствуют в самых крупноразмерных группах, что говорит об их формировании и развитии в условиях худших, чем современные. Максимальный зафиксированный нами в 2009 г. возраст рапаны составил 10 лет (две особи из района Карадага), при этом особи старше пяти лет составляют всего 3,2% от общего числа исследованных. Интересной особенностью современного состояния рапаны Крымского ареала является то, что возрастные особи 9 и 10 лет встречены только в мелкоразмерной группировке, 6-7 летние особи присутствуют в обеих группировках в равной мере (рис.13). Доминируют особи, возраст которых составляет 3 года, на их долю приходится 46,6% всей выборки.

Обработка массива данных по рапане из района Карадага с помощью кластерного анализа по сочетанию двух параметров: размера и возраста

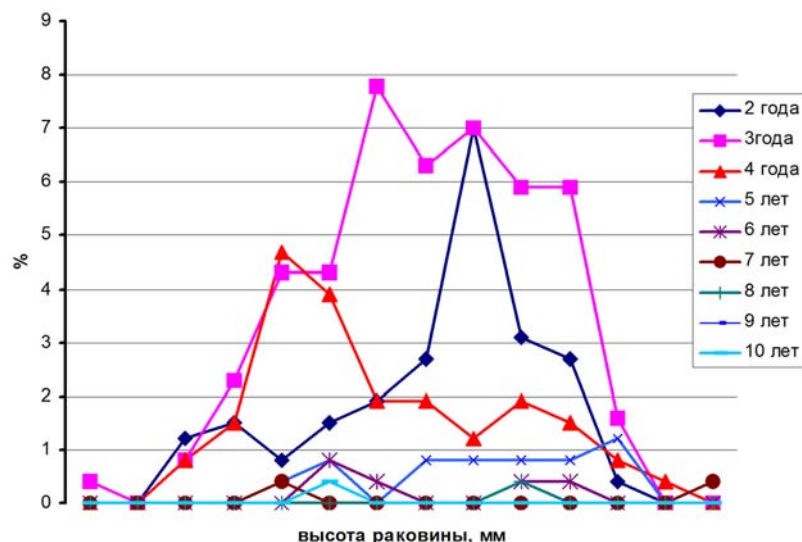


РИС. 13. Распределение возрастных групп рапаны по размерным категориям у Карадага.

FIG. 13. Distribution of age groups of *Rapana* according to the size ranges near Karadag.

(Рис. 14) также показывает разделение на две группы.

В правой «ветви» дендрограммы сосредоточены особи, размер которых не превышает 65 мм, а в левой «ветви» минимальный размер составил 60 мм. Тем не менее, сочетание двух параметров достаточно явно позволяет разделить типичную и карликовую группировки, несмотря на пересечение областей данных по размеру.

Обсуждение

Определение возраста конкретной особи является одним из важнейших вопросов морфогенеза, но исследований по изучению возрастной структуры популяций рапаны крайне мало. Судя по имеющейся литературе, простой и надёжный метод, обоснованный В.Д Чухчиным [Чухчин, 1961a,b] не используется в зарубежной практике, вместо этого есть попытки определять возраст по кольцам на крышечке [Samus, 2001], что неправильно [Чухчин, 1961b]. Примененный для определения возраста метод математической статистики (Bhattacharya method -- FISAT II program) [Mucu *et al.*, 2008] показывает наличие двух групп рапаны в размерном диапазоне от 36 мм до 175 мм у берегов Румынии. График частоты встречаемости этих групп [Mucu *et al.*, 2008, Fig. 4] показывает наличие двух размерно-возрастных классов, аналогичных выявленным нами в популяциях Крыма, что свидетельствует о присутствии двух экоморф (карликовой и типичной) и у Румынского побережья.

Любая популяция, как базовая единица эво-

люционного процесса, постоянно подвержена воздействию элементарных эволюционных факторов: мутациям, колебаниям численности, изоляции и естественному отбору. Скорость эволюционных изменений в основном зависит от силы давления эволюционных факторов и способности вида к взаимодействию с ними. Рапана в Чёрном море демонстрирует способность к бурной эволюции, проявляющейся в активном формообразовании.

Всю совокупность *Rapana venosa* в Чёрном море можно рассматривать как **метапопуляцию**, характеризующуюся общностью происхождения и возможностью генного обмена, благодаря наличию достаточно продолжительной (до 80 дней) планктонной стадии развития. Разносу личинок способствует постоянно действующее Главное Черноморское течение. В то же время в разных районах существуют различные по временному циклу разномасштабные системы противотечений, квазистационарных круговоротов, подъёмов и опусканий вод, препятствующих свободному направленному перемещению велигеров. Изрезанность береговой линии и подводные формы рельефа также способствуют созданию гидрологических условий, удерживающих плавающие личинки вблизи нерестилищ. Очевидно этим объясняется разница в 5 лет между первым обнаружением рапаны в Новороссийской бухте и у берегов Крыма. Очень важным фактором, ограничивающим свободное распространение рапаны, является приуроченность основных объектов её питания к определённым

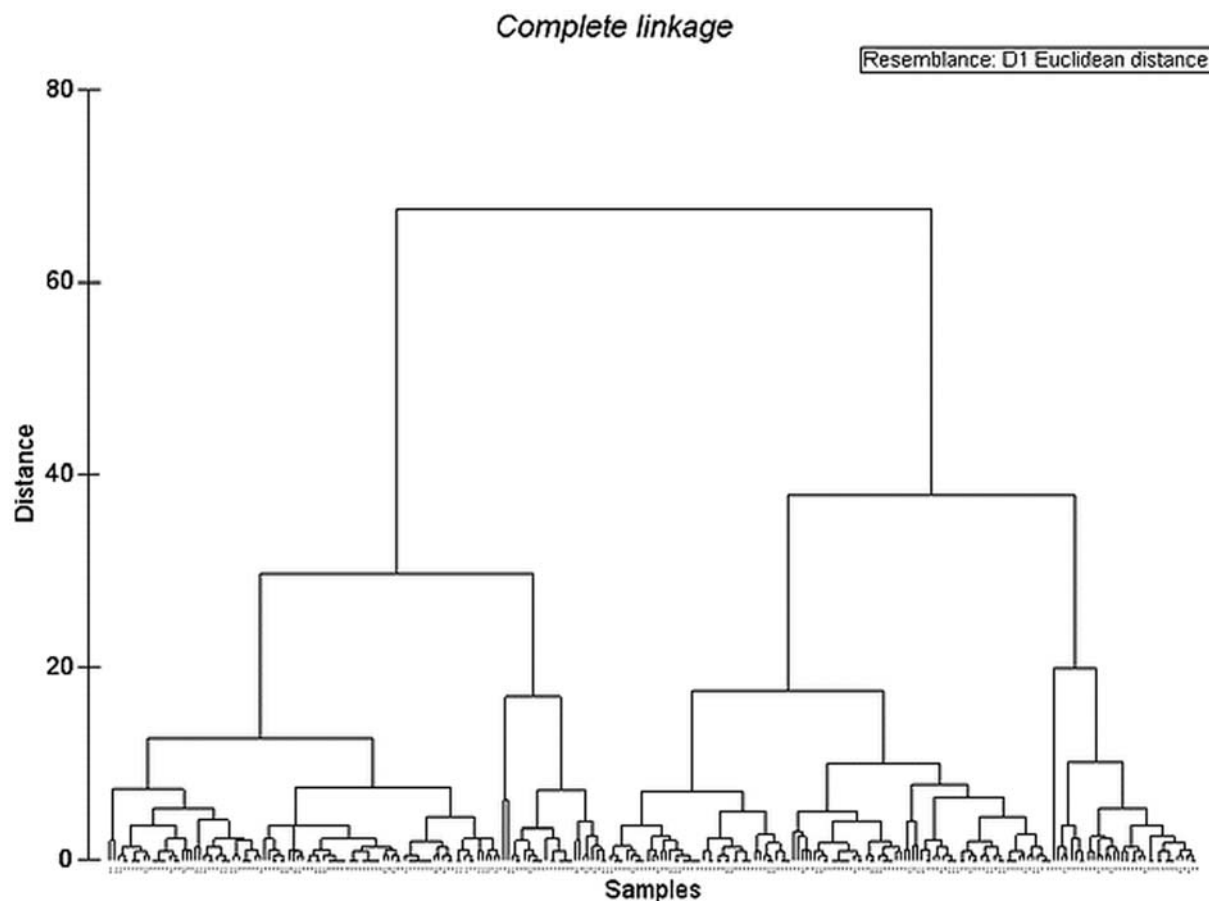


РИС. 14. Дендрограмма популяции рапаны Карадага по комбинации параметров размер (Н, мм) — возраст (годы).

FIG. 14. Dendrogram of *Rapana* population off Karadag by size (H, mm) — age (years) measurements combination.

биотопам, что создаёт естественные преграды и локализует отдельные популяции, обладающие специфическим набором морфологических характеристик. Трофическая дифференциация привела к образованию, наряду с типичной формой, специфических экоформ: карликовой, таисной и даже ультракарликовой. Две последние можно расценивать и как вариации карликовой морфы, а все вместе они создают карликовую группировку, степень разнородности которой предстоит изучить. Невзирая на улучшение состояния кормовой базы, различные новообразованные наноформы продолжают сосуществовать с типичной формой в рамках единой популяции. На сегодняшний день карликовая форма демонстрирует большую, чем типичная форма, способность к выживанию в существующей экологической ситуации, о чём свидетельствует тот факт, что именно в этой группе отмечено большее количество возрастных особей, а самые старшие из них (9-10 лет) зафиксированы только среди карликовых особей.

Очевидно, что экологические ниши, занятые карликовыми формами, рапана уже не оставит. Наличие нескольких экоморф, способных к совместному продолжению рода, но различных по трофической специализации, существенно повышает устойчивость вида к изменению экологической обстановки. В то же время развитие тренда на уменьшение размера может привести не только к высокой трофической специализации со специфической стратегией питания, но и к морфологической изоляции при физиологической невозможности «ультракарликов» совокупляться с более крупными особями. Такого рода изоляция может привести к генетическому обособлению и, в перспективе, таксономическому разделению. Теоретически, такая же перспектива может ожидать и другие карликовые формы, в случае значительного увеличения размеров типичной формы при высокой степени обеспеченности пищевыми ресурсами. Наблюдаемая тенденция улучшения состояния кормовой базы при её сохранении приведёт к дифференциации кар-

ликовых популяций на две размерные группировки, как это имеет место в популяциях Карадага и Судакского залива. Если экологическая обстановка в Чёрном море будет ухудшаться и обеспеченность пищей рапаны будет существенно снижаться, то выживут и распространятся только карликовые формы. Адаптационные способности рапаны позволяют утверждать, что этот вид будет одним из значимых компонентов экосистемы Чёрного моря не только на обозримое будущее.

Выводы

Метапопуляция рапаны в Чёрном море состоит из отдельных популяций, характеризующихся в той или иной степени изолированным ареалом. Длительное развитие внутри каждого ареала определило набор специфических конхологических характеристик, отражающих различные экологические условия развития и существования рапаны.

Под влиянием экологического прессинга у рапаны реализуются два основных тренда в изменении морфологии раковины — уменьшение размера и изменение формы к биконической, что, очевидно, отражает большее соответствие новой экологической нише. Экологическое давление привело к образованию карликовых популяций рапаны, а в некоторых популяциях — к формированию группировок карликовых экоморф наряду с типичной формой. Наблюдаемые морфологические отличия, вероятно, являются отражением трофической специализации.

Длительное сосуществование в состоянии равновесия различных экоформ в пределах одной популяции позволяет говорить о генетическом полиморфизме у рапаны. Наличие повторяющихся во времени башневидных мутаций дополняют картину эволюционного потенциала рапаны.

Некоторые экоморфы рапаны в эволюционной перспективе могут генетически обособиться, вплоть до образования новых таксонов. На данном этапе наличие экоморф подчёркивает, что *Rapana venosa* является адаптивно успешным, эволюционно процветающим, экологически пластичным видом.

Рапана может служить индикатором измене-

ния экосистемы, поскольку она динамично реагирует изменением морфоструктуры раковины.

Характер окраски раковины у рапаны закладывается на самых ранних стадиях её формирования и в дальнейшем корректируется воздействием факторов среды, наиболее важным из которых является состав пищевых объектов.

Экологически детерминированные различия между популяциями рапаны столь велики, что только исследование вида на основе анализа многих популяций может дать реальное представление о современном состоянии вида и перспективах его развития в регионе в целом.

Давая характеристику популяции по конхологическим характеристикам, следует иметь в виду проявления половой дифференциации раковины рапаны.

Учитывая экологическую роль рапаны, необходимо постоянно контролировать все изменения в её развитии.

Отдавая должное объективной красоте рапаны как эстетического объекта и как биологического вида, поражающего «достижениями» в расселении и адаптации, необходимо выработать по отношению к ней устойчивое восприятие как потенциально опасного для экосистемы Чёрного моря вселенца.

Результаты морфологического анализа раковин рапаны дают основания предполагать, что в ближайшие годы следует ожидать увеличения численности вида в Чёрном море.

Благодарности

Автор признателен сотрудникам ИнБЮМ: д.б.н. Зуеву Г.В. за ценные советы по содержанию и структуре статьи, Бабич Е. И. и Кошелевой Т.Н. за помощь в первичной обработке материала в экспедиции на Карадаге; коллекционерам: Ерёмко В.И. и Петрову В.П. за собранный ими и предоставленный для исследований материал из залива Посьет. Особую благодарность автор выражает биологу-водолазу Карамышеву А.К., который квалифицированно собрал и предоставил для исследований две выборки рапаны из б.Ласпи, аберрантные формы из района Учкюевки, организовал сбор и передачу автору материала из р-на п. Межводное; большую ценность для данного исследования представляет переданная им информация по различным аспектам этологии и экологии рапаны, основанная на многолетних подводных наблюдениях.

Литература

- Алексеев Д.О. 2003. *Морские брюхоногие моллюски России: Краткий иллюстрированный каталог раковин морских брюхоногих моллюсков России*. М., Изд-во ВНИРО, 254 с.
- Анистратенко В.В. 1998. Определитель гребнежаберных моллюсков (Gastropoda Pectinibranchia) фауны Украины. Ч.1. Морские и солоноватоводные. *Вестник зоологии*, отдельный выпуск (Supplement), 8: 3-65.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я. И. 1964. Какая рапана вселилась в Чёрное море? *Зоологический журнал*, 43: 9.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1972. Класс брюхоногие моллюски — Gastropoda Cuvier, 1797. В книге: *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев: Наукова думка: 65-166.
- Драпкин Е.И. 1953. Новый моллюск в Чёрном море. *Природа*, 9: 92-95.
- Иванов Д.А. 2009. Количественная связь численности и размера рапаны (*Rapana Thomasiana* Gosse) с глубиной и грунтом в восточной части Чёрного моря. *Рибне господарство України*. 6: 7-10.
- Кантор Ю.И. 2003. Биологические и исторические тайны рапаны (*Rapana venosa*). *Природа*, № 5: 32-34.
- Ревков Н.К. 2009. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Черное море). *Карадаг-2009: Сборник научных трудов, посвященных 95-летию Карадагской науч. станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины*. Севастополь: «ЭКОСИ-Гидрофизика»: 251-261.
- Ревков Н.К., Костенко Н.С., Киселёва Г.А., Анистратенко В.В. 2004. Тип Моллюски Mollusca Cuvier. Семейство Thaididae Jousseaume, 1888. *Карадаг. Гидробиологические исследования. Сборник научных трудов, посвященных 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины*. Симферополь: «Сонат», Кн. 2: 412.
- Синегуб И.А. 2004. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага. Карадаг. Гидробиологические исследования. *Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины*. Симферополь: «Сонат», Кн. 2: 121-132.
- Чухчин В.Д. 1961a. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море. *Труды Севастопольской Биологической Станции*, 14: 163-168.
- Чухчин В.Д. 1961b. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте. *Труды Севастопольской Биологической Станции*, 14: 169-177.
- Чухчин В.Д. 1961с. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке. *Труды Севастопольской Биологической Станции*, 14: 178-187.
- Чухчин В.Д. 1970. *Функциональная морфология рапаны*. Киев, Наукова думка. 138 с.
- Чухчин В.Д. 1984. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев, Наукова думка, 176 с.
- Camus P. 2001. Un bien discret et redoutable predateur de coquillages, l'exotique globetrotter: *Rapana venosa*. *La Vie*, 26: 3-9.
- Cesari P., Pellizzato M. 1985. Inseadimento nella Laguna di Venecia e distribuzione Adriatica di *Rapana venosa* (Valenciennes) (Gastropoda, Thaididae). *Lavori – Societa Veneziana Scienze Naturali*, 10: 3-16.
- Clarke K. R., Warwick R. M. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth: PRIMER-E Ltd, 154 p.
- Culha M., Bat L., Dogan A., Dagli E. 2009. Ecology and distribution of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in Sinop Peninsular (Southern Black Sea), Turkey. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 8 (1): 51-58.
- ICES Cooperative Research Report No 264. 2004. *Alien Species Alert: Rapana venosa (veined whelk)*. Prepared by Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms. Edited by Mann R., Occhipinti A., Harding J.M. International Council for the Exploration of the Sea. Denmark, Copengagen. 14 p.
- Gensler A., Mann R., Graves J.E. 2001. The Genetics of invasion: a study of the asian viened whelk, *Rapana venosa*. In Abstracts: *Second International Conference on Marine Bioinvasions*. New Orleans, LA, USA, April 9-11, 2001.
- Giberto D.A., Bremec C.S., Schejter L., Schiariti A., Acha E.M. 2006. The invasive Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): Status and potential impact in the Rio de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Journal of Shellfish Research*, 25(3): 1-6.
- Kerckhof F., Vink R.J., Nieweg D.C., Post J.N.J. 2006. The veined whelk *Rapana venosa* has reached the North Sea. *Aquatic Invasions*, 1(1): 35-37.
- Kira T. 1965. *Shells of the Western Pacific in color*. Osaka, 224 pp.
- Kool S. 1993. Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda, Muricidae). *Malacologia*, 35: 155-259.
- Mann R., Harding J.M. 2003. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic Coast. *Biological Bulletin*, 204: 96-103.
- Micu S., Kelemen B., Mustata G. 2008. Current

distribution and shell morphotypes of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Agigea 4 m littoral. *Analele Stiintifice ale Universitatii "Al. I. Cuza" Iasi, s. Biologie animala*, 54: 185-189.

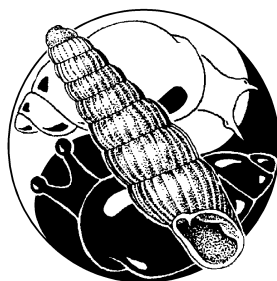
Pisor D.L. 2005. *Registry of World Record Size Shells*. Hackenheim, 86 pp.

Savini D., Castellazzi M., Favruzzo M., Occhipinti A. 2004. The alien mollusk *Rapana venosa* in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology. *Chemical Ecology*, 20: 411-424.

Черном море состоит из множества популяций, отличающихся по конхологическим характеристикам их представителей и, прежде всего, по размерной структуре. Трофическая специализация влечёт за собой образование карликовых форм и влияет на окраску раковин. Изучение протоконха у ювенильных форм даёт основание утверждать, что тип окраски раковины рапаны детерминирован уже на ранних стадиях развития и корректируется внешними факторами в процессе роста. Дано сопоставление основных характеристик раковин моллюсков рапаны из разных популяций, показана внутривидовая изменчивость, возрастные и половые различия. Отмечено, что при отсутствии ярко выраженного полового диморфизма, существуют отличия в морфологии раковин, связанные с половой принадлежностью.

Выявлено, что начиная с 2007г. относительный прирост раковин рапаны увеличился вопреки нормальной тенденции замедления роста с увеличением возраста. Это явление связано с улучшением экологической ситуации и, прежде всего, с ростом пищевой базы рапаны. Высказаны предположения о вероятных перспективных путях формирования рапаны в Чёрном море с учётом возможных сценариев развития экосистемы.

РЕФЕРАТ. Дан краткий обзор ареалов современных популяций *Rapana venosa* в Мировом океане. Приведена краткая информация о формировании Черноморской метапопуляции *R. venosa* и истории изучения таксономического положения вида. На фоне экологических изменений рассмотрены экоморфы, обнаруженные у берегов Крыма. Установлено, что современная метапопуляция рапаны в



This paper is published on a CD-ROM to comply with the Article 8.6 of the International Code of Zoological Nomenclature. The copies of the CD-ROM were mailed on the date mentioned on the front page to: Department of biological literature of the Library on Natural Sciences of Russian Ac. Sci., Library of Zoological Institution of Russian Ac. Sci., Malacology library of Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), Malacology library of the Natural History Museum (London, UK), Library of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (publishers of Zoological Record).

Эта статья опубликована на CD-ROM, что соответствует требованиям статьи 8.6 Международного Кодекса Зоологической номенклатуры. Копии CD-ROM разосланы в день, указанный на первой странице в следующие библиотеки: Библиотеку биологической литературы РАН (Москва), которая является отделом Библиотеки по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН); библиотеку Зоологического института РАН; малакологическую библиотеку Muséum National d'Histoire Naturelle (Париж, Франция); малакологическую библиотеку Natural History Museum (London, UK), библиотеку National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington, DC, USA); Thomson Reuters (издатели Zoological Record).