

УДК 574.32

Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря

М.В. Переладов

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)
E-mail: pereladov@vniro.ru

Рапана (*Rapana venosa*) впервые официально отмечена в Чёрном море в 1947 г. около Новороссийска и к 70-м гг. XX в. распространилась по всему морю. В этот период колебания её численности определялись только климатическими изменениями. В последнее время отмечено измельчение рапаны, нерест в раннем возрасте, оседание личинок на субстраты в толще воды, стирание региональных морфологических отличий. На основании анализа данных за период с 1970 по 2010 гг. обосновывается гипотеза, согласно которой изменения в биологии рапаны происходили из-за смены лецитотрофного типа развития личинок в годы с хорошей обеспеченностью рапаны кормом на планктотрофный тип развития в годы с низкой биомассой кормового бентоса.

Ключевые слова: Чёрное море, бентос, рапана, динамика популяции.

ВВЕДЕНИЕ. Хорошо известно, что в XX в. в Чёрном море появился хищный брюхоногий моллюск рапана, исходно обитающий на акватории Тихого Океана [Драпкин, 1953; Чухчин, 1961a]. К концу 60-х гг. прошлого века этот моллюск распространился по всей акватории Чёрного моря, и в 70-х гг. началась эксплуатация его запаса — вначале рапану стали добывать как сырьё для сувенирной продукции, а с конца 80-х гг. стали заготавливать и мясо. Оценить масштаб этого промысла трудно, так как рапана считалась «сорным» видом, нежелательным вселенцем и ограничений на её вылов (и, соответственно, учёта добычи) практически не было. По экспертной оценке можно предположить, что только у берегов СССР в 1970—1980-х гг. ежегодно добывалось от 5 до 15 млн экз. рапаны, что составляло не менее 1—2 тыс. т. В начале XXI в. официальный

вылов рапаны в водах России составлял первые тонны, в водах Украины — десятки тонн, у берегов Болгарии первые тысячи тонн, а у берегов Турции — десятки тысяч тонн.

Оценки общего запаса рапаны на акватории всего Чёрного моря, к сожалению, нет, а имеющиеся оценки у разных авторов разнятся на порядок в зависимости от применяемой методики оценки. В последние годы в пределах акватории России в 2004—2005 гг. общий запас рапаны варьировал от 55 до 63 тыс. т, из которых порядка 45—50 тыс. т составляли промысловые моллюски с высотой раковины более 50 мм [Милютин, Вилкова, 2006; Золотарёв, Евченко, 2010].

Так как рапана в качестве объекта промысла долгие годы не входила в спектр обязательных рыбохозяйственных исследований, её биология в период ранней интродукции и станов-

ления популяции системно не изучалась. Есть несколько работ В.Д. Чухчина о биологии и размножении рапаны в Севастопольской бухте в 50-х гг. прошлого века и его же статья, описывающая изменения бентоса Гудаутской бухты в период массового появления рапаны [Чухчин, 1961а, б, в; 1984], в которой рапана названа основной причиной гибели черноморской устрицы. В связи с устрицей рассматривает рапану и И.Д. Старк, описывая изменения бентоса Гудаутской банки [Старк, 1950].

Однако более поздние работы по изучению пищевого рациона рапаны показали, что устрица не является предпочтительным объектом питания рапаны [Иванов, Руденко, 1969]. Кроме того, на северо-западе Чёрного моря вспышка смертности среди устриц началась до массового появления рапаны, так что вопрос о влиянии рапаны на поселения устриц Чёрного моря до сих пор остаётся дискуссионным [Переладов, 2005].

В 90-х гг. прошлого века, когда началась перестройка черноморской экосистемы, рапана редко попадала в поле зрения исследователей. На фоне таких масштабных явлений, как развитие несъедобных форм фитопланктона, вспышки численности гребневиков, падение численности и видового разнообразия зообентоса, коллапс рыбного промысла, судьба рапаны мало кого интересовала. А после распада СССР осознанные биологические исследования на Чёрном море прекратились почти на 10 лет.

В начале XXI в. планомерные исследования состояния экосистемы Чёрного моря были продолжены. Обнаружилось, что в биологии рапаны произошли существенные изменения. Несмотря на то что промысел рапаны оставался все эти годы на минимальном уровне, численность её популяции резко сократилась, уменьшился максимальный размер, в спаривании стали участвовать мелкогабаритные особи и резко снизился коэффициент упитанности. Эти изменения традиционно стали связывать с общей деградацией бентосных сообществ и отсутствием для рапаны достаточного количества пищи. Была разработана концепция современной цикличности изменений зообентоса, которая связывает климатические типы года, интенсивность развития гребневиков, оседание двусторчатых моллюсков и их периодическое

выедание рапаной [Кучерук и др., 2002]. По этой модели рапана стала для Чёрного моря ключевым звеном, определяющим стабильность донной экосистемы.

Кроме того, в эти же годы неоднократно отмечалось интенсивное оседание молоди рапаны на субстратах в толще воды (особенно на коллекторах для выращивания мидий и устриц), питание другими моллюсками путём просверливания их раковины радулой, проникновение рапаны в черноморские лиманы и даже нападение рапан на крабов (сетевые и устные сообщения различных авторов).

Подробный анализ некоторых особенностей биологии и внутривидовой дифференциации рапаны сделан И.П. Бондаревым, однако он затрагивает преимущественно особенности морфогенеза раковины и в меньшей степени причины происходящих изменений [Бондарев, 2010].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА. Проведён анализ данных, собранных автором в ходе подводных наблюдений за рапаной в Чёрном море за период с 1970 по 2010 гг. и материалов наблюдений за рапанами в аквариумах в 2004–2011 гг.

В июне 1970 г. у берегов Крыма в районе пос. Мисхор, были получены данные о размере и распределении рапаны (выборка около 150 особей). Пробы отбирались с использованием лёгководолазного снаряжения на скалах и песчаном грунте от уреза воды до глубины 13 м.

В период с 1981 по 1994 гг. наблюдения проводились на акватории Судакского залива Чёрного моря, Керченского пролива в районе мыса Тузла, у берегов Кавказа — на акватории близ мыса Большой Утриш, близ посёлка Лазаревское (1987 г.). В этот период пробы моллюсков отбирались на всех типах грунтов в диапазоне глубин от уреза воды до 46 м с использованием лёгководолазного снаряжения и различных ручных пробоотборников грунта. При проведении судовых бентосных съёмок для отбора проб использовались дночерпатель Петерсена с площадью облова 0,025 м² и самодельная дрга с шириной захвата 1 м, оснащённая сетным полотном с ячейей 5 мм. Драгирование проводили на расстоянии до 1 мили от берега в районе расположения банок иловой

мидии на глубинах от 40 до 60 м. Время драгирования варьировало от 5 до 15 минут.

В период с 1999 по 2010 гг. наблюдения за рапаной проводились в разных точках у берегов Кавказа (от г. Адлер до Таманского полуострова), на акватории Таманского залива Азовского моря, Кизилташских лиманов Чёрного моря и в ряде прибрежных акваторий Крыма, включая солёное озеро Донузлав.

С октября 2004 г. несколько экземпляров рапаны, отловленные в районе г. Адлер, содержатся в морском аквариуме в помещении лаборатории прибрежных исследований ВНИРО. В качестве корма используются преимущественно мидии. Грунт в аквариуме — песок с галькой, солёность колеблется в течение года от 15 до 30 ‰. Температура комнатная.

РЕЗУЛЬТАТЫ. В 1970 г. у южного берега Крыма рапана была отмечена на границе скал и песка и на песке, на глубинах более 9 м. Плотность поселений рапаны составляла 0,5–1,0 экз/м² с тенденцией уменьшения по мере удаления от берега. Размер рапаны, собранной в диапазоне глубин от 10 до 15 м варьировал от 45 до 90 мм по высоте раковины, составляя в среднем 65 мм. Раковины рапаны имели чётко выраженные кольца роста. Спаривание отмечалось только у особей с высотой раковины более 60 мм. Спаривающиеся особи отмечены на глубинах 10–12 м на границе скал и песка. Молодь рапаны (особи с высотой раковины менее 15 мм) не обнаруживалась ни на каких сублитторальных субстратах, включая сваи пирса, обросшие мидией. Не отмечено также раков-отшельников, использующих раковины мёртвой молоди рапаны в качестве убежищ.

В 1981–1994 гг. на акватории Судакского залива Чёрного моря рапана в прибрежной зоне отмечалась круглогодично, однако её распределение существенно варьировало в зависимости от биотопа и сезона года.

В больших количествах вблизи берега она отмечалась только во время нереста в летний период. В это время отмечалась миграция рапаны со стороны моря к границе скал, где происходило спаривание и откладка коконов с икрой. В нерестовых скоплениях плотность моллюсков достигала несколько десятков экземпляров на квадратный метр, но эти скопления были локальны. Нерест проходил на глу-

бинах 10–15 м, в зависимости от того, где проходила граница скал и песка. После окончания нереста она равномерно рассредоточивалась по песку на глубинах от 15 до 30 м.

Размер рапаны на акватории Судакского залива изменялся от 30 до 120 мм. Характерной особенностью района были резкие морфологические различия моллюсков, обитающих в отдельных бухтах.

Таким образом, для этого периода исследований были характерны следующие особенности биологии и поведения рапаны:

1. В прибрежной зоне молодь рапаны менее 15 мм не отмечалась. Единичные особи с высотой раковины менее 15 мм отмечались только в пробах, собранных драгой на глубинах 30–50 м на мидийных банках в открытом море;

2. Так же, как и в 1970-е гг., не было отмечено раков-отшельников, использующих раковины мёртвой молоди рапаны в качестве убежищ.

Следует отметить, что у берегов Крыма в этот период молодь рапаны ни разу не была отмечена на коллекторах, установленных в толще воды. Этот вывод сделан на основании обработки многочисленных проб, собранных на коллекторах для выращивания мидий, которые выставлялись на акватории Судакского залива (бухта Капсель) на расстоянии порядка 1 км от берега над глубинами 13–23 м, выполняемых в рамках исследований ВНИРО по разработке биотехнологии промышленного выращивания моллюсков.

Аналогичное состояние рапаны (размеры, сроки нереста, наличие и биотопы обитания молоди) в 1980–90-х гг. отмечалось и в других районах Крыма, в частности у берегов горы Кара-Даг, близ г. Алушта и в бухте Ласпи. В отличие от Крыма, у берегов Кавказа в 1980-е гг. популяция рапаны была представлена двумя размерными группами — мелкой и крупной.

Крупные особи с модальным размером порядка 70–80 мм по высоте раковины отмечались в районе Керченского пролива и мыса Большой Утриш, в районе Геленджикской бухты и вдоль побережья на юг до траверза г. Туапсе и в целом соответствовали аналогичным данным других авторов [Золотарёв, Евченко, 2010].

В районе посёлка Лазаревское крупные особи рапаны отмечались только в открытом мо-

ре, на глубине 20–25 м на песке в биоценозе скафарки с плотностью не более 0,05 экз/м². В прибрежной зоне, на глубине 2–5 м, в биоценозе мидии и митиллястера рапана была мелкой с высотой раковины до 30–50 мм, но при этом плотность её достигала в летний период 10–25 экз/м². Здесь же было отмечено массовое использование раками-отшельниками раковин мёртвых рапан в качестве домика. Однако ранняя молодь рапаны по-прежнему отсутствовала в пробах и не оседала на субстраты в толще воды (в частности, на коллекторы для выращивания мидий и устриц в районе мыса Большой Утриш).

В 1999–2010 гг. у берегов Кавказа мелкая рапана с высотой раковины до 50 мм стала встречаться повсеместно, за исключением района мыса Большой Утриш и косы Тузла. Было отмечено спаривание рапаны при достижении размера раковины по высоте 25–30 мм, а на субстратах, экспонированных в толще воды, — массовое оседание молоди рапаны с высотой раковины 3–8 мм (рис. 1). Было отмечено, что основным способом питания этой молоди было сверление раковин моллюсков.

В 2008–2010 гг. в открытой части Чёрного моря (контрольный разрез на акватории Анапской банки на траверзе Бугазского Гирла) на рыхлых грунтах в диапазоне глубин от уреза воды до 6–7 м плотность распределения ра-



Рис. 1. Молодь рапаны, осевшая на экспериментальный садок с грациллярией, экспонированный в толще воды на ферме по выращиванию моллюсков близ мыса Большой Утриш. Высота раковины рапаны составляет 6 мм, срок экспозиции — с июля 2007 по апрель 2008 гг., глубина экспозиции 4 м, глубина моря в районе размещения садка 28 м

пан практически не менялась по сравнению с предыдущими годами и составляла порядка 0,01–0,05 экз/м². Размерный ряд рапаны на Анапской банке в 2010 г. показан на рис. 2.

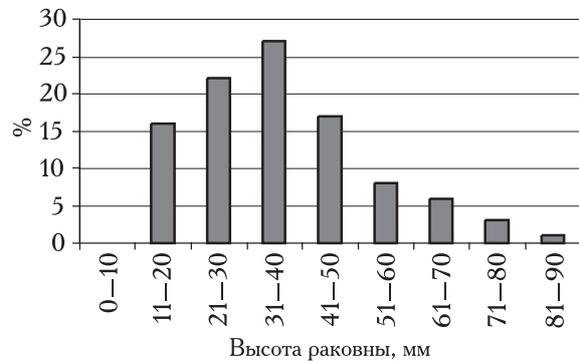


Рис. 2. Размерная структура рапаны на акватории Анапской банки в 2010 г.

В 2010 г. наблюдалось снижение плотности поселений рапаны на участке возле мыса Большой Утриш, где на глубинах 20–25 м на песчаном грунте она снизилась с 0,06 до 0,02 экз/м².

В целом можно отметить, что снижение плотности поселений моллюска в первое десятилетие XXI в. происходило в первую очередь за счёт сокращения численности крупных особей. Средние размеры рапаны и доля особей промыслового размера (с высотой раковины более 55 мм) на рыхлых грунтах уменьшилась повсеместно, за исключением акватории Керченского пролива.

В эти же годы удалось понаблюдать за распределением рапаны на акватории солоноводных водоёмов, сопряжённых с Чёрным морем. В частности, летом 2007 г. на акватории озера Донузлав в Крыму рапана была единично отмечена в точке, находящейся на расстоянии порядка 2 км от открытого моря. Средняя высота раковины рапаны составляла 86 мм, кладки отмечены не были. Плотность поселений рапаны на этом участке озера была менее 0,01 экз/м², а на участке, отстоящем от открытого моря на расстояние около 4 км, она вообще не встречалась, несмотря на обилие мидийных банок, живых реликтовых устричников и скоплений морского гребешка, вымершего в открытой части Чёрного моря в конце 90-х гг. прошлого века. По сообщению местных водолазов, рапана в озере Донузлав встречается

только близ пролива, соединяющего озеро с открытым морем.

В 2007–2009 гг. на акватории Таманского залива Азовского моря рапана, как и в озере Донузлав, отмечалась только в районе косы Тузла, отделяющей Таманский залив от Чёрного моря. В средней части Таманского залива (траверз пос. Гаркуша) и в куту залива она не отмечена, несмотря на сходство океанологических характеристик Таманского залива (равно как и озера Донузлав в Крыму) и Чёрного моря.

В летний период 2007 г. было отмечено проникновение рапаны на акваторию Кизилташского лимана Чёрного моря. Единичные особи рапаны с высотой раковины от 40 до 90 мм были отмечены на расстоянии 200–300 м от Гирла, соединяющего лиман с Чёрным морем. Молодь отмечена не была, хотя повсеместно отмечалось спаривание рапаны и откладка коконов с икрой. Летом 2008 г. в лимане близ Гирла в массе отмечалась молодь рапаны с высотой раковины до 10 мм; в 2009 г. — годовики с модальным размером 22–34 мм по высоте раковины (рис. 3) и отдельные особи промыслового размера; в 2010 г. — особи с модальным размером порядка 50–55 мм (рис. 4).



Рис. 3. Июнь 2009 г. Годовики рапаны, поедающие друзды митилястера в Бугазском лимане Чёрного моря. Высота раковины 22–34 мм

Все эти годы распределение рапаны в лиманах было ограничено только районом Гирла. В лиманах Бугаз и Цокур рапана отмечена не была, несмотря на обилие пищевых объектов (сердцевидки и мии). Мы предположили, что это вселение временное, так как при низких

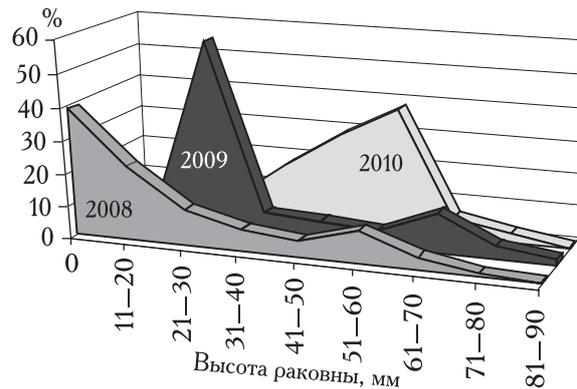


Рис. 4. Размерная структура рапаны в черноморских лиманах в 2008–2010 гг.

температурах рапана погибает. Однако, несмотря на то что зима 2009–2010 гг. сопровождалась низкой температурой и часть лиманов было покрыто льдом, рапана благополучно перезимовала, хоть и сократила свою численность и площадь распределения в лиманах. В настоящий момент распространение рапаны в лиманах Кизилташской группы ограничено акваторией лимана Бугаз. За косою Голенькой рапана не обнаружена.

НАБЛЮДЕНИЯ В АКВАРИУМЕ. 10 ноября 2004 г. на пирсе г. Адлер на глубине 1 м были отловлены 5 экз. рапаны с высотой раковины 31, 12, 18, 17 и 15 мм. они были перевезены в Москву и помещены в аквариум. К маю 2005 г. при периодическом питании живыми мидиями размер моллюсков увеличился в среднем на 7 мм. Следует особо отметить, что в этот период неоднократно отмечалось питание рапан перифитоном, образовавшимся на стенках аквариума. В июле 2005 г. температура воды в аквариуме превысила 28 °С и в условиях временного отсутствия аэрации произошёл замор, в результате чего в аквариуме погибли и разложились водоросли, содержащиеся вместе с рапанами. В результате гниения водорослей в аквариуме началось сероводородное заражение воды, продолжавшееся больше месяца. Несмотря на эти экстремальные условия, все особи рапаны остались живы.

В течение 2006–2010 гг. рапан кормили живыми мидиями (стандартная порция 20–40 шт. со средним размером 25–50 мм) в среднем раз в полгода. Порция корма полностью выедалась рапанами в течение недели. Между кормле-

ниями рапаны впадали в спячку на 3–4 месяца. К августу 2007 г. в живых осталось три самые крупные особи рапаны с высотой раковины 40, 35 и 30 мм, соответственно. Через сутки после кормления в августе 2007 г. отмечена копуляция двух рапан и откладка коконов с икрой. Вылупление личинок из коконов не отмечено.

В январе 2008 г. в аквариум помещена тихоокеанская устрица длиной 85 мм. Реакцию на устрицу проявила только одна рапана через неделю совместного обитания, в то время как остальные особи на неё не реагировали. И только через 14 суток устрица была съедена.

В марте–июне 2009 г. рапаны неоднократно спаривались и откладывали кладки (более 400 коконов). Личинки были отмечены в течение нескольких суток в толще воды. Оседание и развитие молоди не отмечено. В марте 2010 г. также было отмечено спаривание и откладка коконов (95 шт.).

С сентября 2010 до августа 2011 г. кормление не производилось. Всё это время рапаны находились в спячке, зарывшись в песок. Периодически, раз в 2–3 месяца отмечалось перемещение рапан в грунте (обычно в периоды частичной смены воды). В августе 2011 г. рапаны получили стандартную дружину мидий и одну тихоокеанскую устрицу размером 65 мм. Мидии были благополучно съедены за неделю, реакция на устрицу отсутствовала.

К 10 августа 2011 г., за 7 лет обитания в аквариуме размеры рапан достигли **52, 54 и 66 мм**, по сравнению с **12, 18, 31 мм** в сентябре 2004 г., соответственно. Средний прирост за 7 лет составил 37 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ. Прежде всего, необходимо сделать замечание по поводу качества собранного материала и возможности его интерпретации. Прекрасно понимая степень его бессистемности, для дальнейшего анализа мы возмём только **однозначные** результаты, которые можно формализовать до уровня «да/нет».

Весь период обитания рапаны в Чёрном море можно разбить на несколько этапов: вселение и адаптация (до конца 1950-х гг.); экспансия и становление популяции (1960–1970 гг.); стабилизация биологии и рост популяции (с 1980 по 1987 гг.) и перестройка структуры популяции (после 1987 г. по настоящее время).

1987 год взят не случайно — именно в этом году в планктоне произошла массовая вспышка гребневика — вселенца *Mnemiopsis leydii*, обвал вылова пелагических видов рыб и целый каскад изменений в экосистеме, которые коснулись и бентосных сообществ.

Однако прежде чем обсуждать современное состояние популяции рапаны в Чёрном море, необходимо всё-таки разобраться с её происхождением в этом водоёме и ответить на вопрос — когда и откуда она появилась в Чёрном море? При всей парадоксальности этого вопроса точные сроки и конкретный способ интродукции рапаны до сих пор неизвестны.

В подробной сводке по биологии рапаны в Чёрном море И.П. Бондарев [2010] пишет: «В исходном ареале *R. venosa* обитает от средней части Японского моря (Приморье) на севере до южных провинций Китая, граничащих с Южно-Китайским морем. Южнее *R. venosa* экологически замещается близкородственным и внешне похожим, но более теплолюбивым видом *R. bezoar* Linnaeus, 1758, который шире распространён в западной Пацифике» [Бондарев, 2010].

Относительно Чёрного моря известно, что Е.И. Драпкин впервые нашёл живую рапану в Новороссийской бухте в 1947 г. и описал её как *R. bezoar* Linnaeus, 1758 [Драпкин, 1953]. В то же время И.Н. Старк [Старк, 1950] в своей работе ссылается на то, что в 1950 г. рыбаки в Сухуми уже отмечали взрослых рапан на гундерах ставников у берегов Абхазии. По данным В.Н. Чухчина, в 1953 г. в районе Новороссийска была найдена рапана в возрасте 11 лет [Чухчин, 1961в], что говорит о том, что рапана была в Чёрном море уже в 1942 г. (если это не завезённая особь).

Основной гипотезой, объясняющей проникновения рапаны в Чёрное море, считается перевоз её личинок с балластными водами с Дальнего Востока. Альтернативной гипотезой — перенос кладок рапаны на днищах судов. Ни одна из этих гипотез не выдерживает критики, так как срок развития личинок рапаны в кладках занимает 2–3 недели, а трансокеанский переход судов с Дальнего Востока в Чёрное море составляет несколько месяцев, как справедливо отмечают некоторые авторы [Кантор, 2003]. Также сомнительна гипотеза о том, что

взрослые рапаны «приехали» на днищах судов, так как трудно представить, что за время перехода из Японского моря в Чёрное рапаны, приросавшие к днищу, не отвалились по дороге.

Вполне вероятно, что процесс переселения рапаны в Чёрное море шёл поэтапно, с образованием промежуточных популяций на маршруте из морей Дальнего Востока в Чёрное. В пользу этой гипотезы говорит тот факт, что несколько раковин *R. venosa* описаны в Аравийском море [Bosch et al., 1995]. Однако это, скорее всего, возвратный занос рапаны из Чёрного моря, аналогично появлению в 1980–90-х гг. рапаны в дельте Ла Платы (Уругвай), в Чесапикском заливе и в Северном море у берегов Швеции [Кантор, 1998; 2003]. Как бы то ни было, с нашей точки зрения, **рапана могла попасть в Чёрное море единственным способом: во взрослом состоянии в замкнутом объёме морской воды.**

Биологически такая версия оправдана. Эксперименты по содержанию рапаны в аквариальных условиях ещё в 1947 г. проводил Е.И. Драпкин, он показал, что «рапана легко переносит колебания солёности и недостаток кислорода» [цит. по Старк, 1950]. Наши эксперименты также показали, что взрослые особи могут впадать в спячку и обходиться без пищи до года. При этом они выдерживают прогрев воды до 30 °С и длительные (до месяца) пребывания в бескислородной среде. Эти факты позволяют предположить, что рапана могла попасть в Чёрное море во взрослом состоянии в балластных водах судов, пришедших с Дальнего Востока.

Тогда под эту версию попадают следующие гипотезы:

- рапану могли завести с военно-морской техникой, перегоняемой с Дальнего Востока на Чёрное море (в Новороссийск) по железной дороге во время Великой Отечественной войны;
- рапана могла оказаться в трюмах судов, которые заходили в Чёрное море, возвращаясь с театра военных действий Русско-Японской войны 1904–1905 гг., или с каким-либо военно-морским оборудованием, которое эвакуировалось из Порт-Артура по КВЖД в порты Чёрного моря;
- аналогичным образом рапана могла быть в балластных водах гражданских судов, участво-

вавших в российском трафике грузов между Владивостоком и Одессой, который начался с 80-х гг. XIX в. [Лемачко, Яровой, 1991].

Есть ещё одно противоречие в ранней истории рапаны на Чёрном море — взрыв численности сразу после вселения. Известно, что любой интродуцированный вид в новой для него экосистеме проходит период адаптации, который составляет от 10 до 20 лет [Карпевич, 1998]. Этот период может быть и короче, но в любом случае, необходимо время, чтобы единичные особи, попавшие в Чёрное море, размножились и выросли.

Если пересчитать данные И.Н. Старк по численности рапаны в драгах, то получается, что на площади Гудаутской банки в 12,8 км², в апреле 1950 г. было не менее 2,5 млн рапан в возрасте 4–6 лет, что вызвало резкое падение численности массовых видов бентоса (табл. 1). А годом раньше рапаны на банке практически не было. То есть, за 10 месяцев неизвестно откуда взявшиеся 2,73 млн особей рапаны средним возрастом 5 лет съели на банке 7 млн устриц, 15 млн мидий и 14 млн гребешков — 34 млн достаточно крупных моллюсков. А это означает, что стадия взрывного роста популяции рапаны должна была начаться не позже 40-х г. прошлого века.

Таблица 1. Численность моллюсков на Гудаутской банке на площади 12,8 км² при площади облова драги 50 м² [пересчёт по Старк, 1950], млн экз.

Вид моллюска	Июль 1949 г. (72 драги)	Апрель 1950 г. (30 драг)
Устрица	7,28	0,39
Мидия	19,5	4,42
Гребешок	16,38	2,34
Рапана	0,01	2,73

И ещё один факт, требующий объяснения. Если исходить из того, что Основное Черноморское течение у берегов Кавказа идёт с востока на запад, личинки рапаны физически не могли быть занесены в район Гудауты и Сухуми из района Новороссийска (даже с учётом возвратных прибрежных рингов).

Если принять в качестве основы версию о том, что рапану завезли в район Новороссийска, то в районе Сухуми она могла появиться

только после того, как появилась бы у берегов Крыма, затем на северо-западе Чёрного моря и так далее по Большому Черноморскому круговороту через Турцию и Грузию.

Так что в качестве «претендентов» на первичное место обитания рапаны в Чёрном море могут рассматриваться либо порты Грузии (Батуми, Поты, Сухуми), либо порты Турции (Трабзон, Синоп), куда рапана могла быть занесена судами, пришедшими с Дальнего Востока. Или Одесса, куда регулярно приходили суда из Владивостока ещё в конце XIX в.

Как бы то ни было в действительности, но гипотеза о том, что **рапана появилась в Чёрном море в начале XX в. в восточной части его акватории**, объясняет практически все «нестыковки» в истории её расселения.

Следующий блок вопросов о биологии рапаны касается её морфологических особенностей в разные периоды существования в Чёрном море. Эти особенности можно разделить на две категории: размер и изменчивость.

Данные особенности подробнейшим образом описаны в статье И.П. Бондарева [Бондарев, 2010], из которой можно сделать следующие выводы:

- на первом этапе экспансии рапаны в Чёрном море она повсеместно имела достаточно крупные размеры (не менее 90–100 мм по высоте раковины) и морфологически представляла собой однородную группировку в пределах всего моря;
- в дальнейшем в районах, где происходило истощение кормовой базы, рапана мельчала, а там, где кормовая база оставалась стабильной, — оставалась по-прежнему крупной (на возможное измельчение рапаны по мере истощения бентоса указывали ещё И.Н. Старк и В.Д. Чухчин [Старк, 1950; Чухчин, 1961в];

• по мере стабилизации популяции рапаны в отдельных районах стали образовываться группировки, отличающиеся друг от друга по своим морфологическим характеристикам.

Наши данные также подтверждают этот вывод. В пробах, собранных на акватории Судакского залива в период с 1981 по 1987 гг., нами были отмечены все типы морфологической изменчивости рапаны, которые описаны в статье И.П. Бондарева;

- после изменений, произошедших в экосистеме Чёрного моря после 1987 г., в ряде рай-

онов стали отмечаться группировки «карликовой» рапаны, способной размножаться при достижении высоты раковины порядка 25–35 мм. При этом И.П. Бондарев считает, что «если экологическая обстановка в Чёрном море будет ухудшаться и обеспеченность пищей рапаны будет существенно снижаться, то выживут и распространятся только карликовые формы». *Это не совсем так. «Карликовые» (по терминологии И.П. Бондарева) особи рапаны в массе отмечались ещё в середине 1980-х гг. у берегов Кавказа в мелководных биоценозах валунов и гальки при наличии доступной и обильной кормовой базы;*

• в ряде районов группировки «карликовых» рапан могут сосуществовать с «нормальными» по размеру рапанами. При наличии разнообразной по размерам кормовой базы это вполне логично и в перспективе может привести к ещё большей изолированности группировок друг от друга.

Нами также отмечена аналогичная зависимость в районе Анапской банки, где крупноразмерные особи образуют достаточно изолированные группировки в местах с богатым крупноразмерным бентосом (мыс Большой Утриш, коса Тузла), а основное пространство Анапского мелководья занимает группировка мелкоразмерной рапаны.

Следующий вопрос касается размножения рапаны и мест обитания её молоди.

Непосредственно после обнаружения рапаны в Чёрном море её молодь в природе долго не могли найти. На Гудаутской банке, даже в период взрывного роста численности, рапаны с высотой раковины менее 10 мм обнаружены не были [Старк, 1950].

В дальнейшем на акватории Новороссийской бухты сеголетки рапаны с высотой раковины 10–15 мм были отмечены в уловах драг в 1958 г. [Чухчин, 1961в]. В этой же работе упоминается о том, что аналогичные сеголетки рапаны были отмечены в уловах драг в Севастопольской бухте. К сожалению, в этих работах нет данных о глубине взятия проб.

В это же время Е.И. Драпкин при наблюдении за рапаной в аквариуме отметил, что молодь рапаны может зарываться в песок, становясь, таким образом, недоступной для облова драгой [Драпкин, 1953].

Данных о местах обитания молоди рапаны в период с 1960 по 1980 гг. в литературе нет. В период с 1981 по 1987 гг. на акватории Судакского залива на мелководьях молодь рапаны также не была отмечена, несмотря на подробный разбор проб, собранных дночерпателями и водолазными пробоотборниками. Отдельные мелкие особи рапаны были отмечены лишь в уловах драг на глубине более 40 м.

Лишь в начале XXI в. молодь рапаны стала в массе отмечаться на мелководье, причём практически на всех субстратах, включая те, которые экспонировались в толще воды. В частности, в мае 2005 г. у Кавказского берега отмечено массовое оседание личинок рапаны, плотность молоди которой с высотой раковины до 3 мм достигала 5 шт. на 1 см² поверхности [Вершинин, 2003; 2005]. Аналогичное массовое оседание молоди рапаны на коллекторы для выращивания мидий и устриц, экспонировавшиеся в толще воды, отмечено в осенне-зимний период 2010–2011 гг. [Адылова и др., 2009; Паньков, Мовян, 2011; устные сообщения].

Следует отметить, что развитие личинки черноморской рапаны может происходить по разным сценариям. В 1980-х гг., в аквариумах Крымской экспедиции ВНИРО мы проводили эксперименты по содержанию коконов рапаны и неоднократно наблюдали за вылуплением велигеров. В этих экспериментах время от вылупления личинки до оседания измерялось первыми часами.

В настоящее время при содержании рапан в аквариуме мы также получали коконы с икрой и отмечали вылупление личинок и их длительное (несколько суток) нахождение в планктоне. Следует отметить, что эти личинки были получены от рапан, которые находились в полуголодном состоянии.

Аналогичные различия в личиночном развитии рапаны в Чёрном море отмечает В.Е. Ершов (Ершов, сетевая ссылка). По его данным, развитие зародышей рапаны может идти двумя путями. В первом случае развитие личинок происходит в течение 2–3 недель, после чего личинка быстро оседает (стадия велигера может отсутствовать). У другого типа личинка развивается в коконе в течение 1 мес., а затем от 30 до 60 сут. живёт в планктоне на стадии

велигера. На это же указывает и А.С. Адылова [2009].

Отдельный вопрос заключается в том, каковы пределы дальнейшего расширения ареала рапаны в Азово-Чёрноморском бассейне и есть ли возможность заселения сопряжённых с морем водоёмов (лиманах, заливах, солёных озёрах). Известно, что в нативном ареале её расселение ограничено только эстуариями рек и прилегающими опреснёнными участками морей [Разин, 1934]. О высокой толерантности к солёности говорят и другие авторы, отмечая, что рапана способна существовать при солёности от 7 до 32 ‰ [Mann, Harding, 2003]. В наших собственных экспериментах рапаны выдерживали колебания солёности от 15 до 30 ‰.

Чёрное море, солёность которого в 2 раза ниже, чем в Тихом океане, и составляет в среднем 17 ‰, можно целиком рассматривать как «эстуарную» систему. Однако эстуарная система отличается от открытого моря не только пониженной солёностью, но и другими базовыми океанологическими характеристиками, в частности повышенным содержанием в воде взвешенного органического вещества.

В пределах Чёрного моря таким условиям больше всего соответствует район Керченского пролива. И именно на его акватории популяция рапаны сформировала наиболее стабильную группировку, в 70–80-е гг. прошлого века там были сосредоточены основные запасы рапаны и зарегистрированы самые крупные особи этого вида в пределах акватории бывшего СССР.

Между тем, на акватории сопряжённых с Чёрным морем водоёмов экспансия рапаны так и не произошла (пока), несмотря на то что солёность в них принципиально не отличается от солёности вод Чёрного моря. Единственный абиотический параметр, существенно отличающий экосистемы сопряжённых водоёмов от открытых вод Чёрного моря, — содержание органического вещества в воде, которое в заливах и лиманах выше, чем в море (включая Керченский пролив) [Агатова, 2011; устное сообщение]. По биотопическим параметрам лиманы и заливы Чёрного моря отличаются только обилием водной растительности. Лимита по кормовой базе для рапаны на этих акваториях нет. Можно предположить, что ограниченное проникновение рапаны в черноморские лиманы и

заливы определяется сочетанием абиотических и биотических факторов, к действию которых рапана пока что не адаптировалась. Наиболее вероятным фактором, ограничивающим проникновение рапаны в Азовское море выступает слишком низкая солёность (порядка 13 ‰). В отдельные годы её поселения находили вблизи Керченского пролива со стороны Азовского моря, но потом они исчезали.

В Чёрном море практически нет рапаны и на глубинах более 40–50 м, что подтверждает анализ обрастаний различных затонувших предметов и видовой состав макробентоса на глубоководных мидийных банках. Считается, что на больших глубинах развитие моллюска лимитирует низкая температура воды, но, с другой стороны, наблюдения в лиманах показали, что рапана способна благополучно выдерживать температуру воды близкую к замерзанию.

Интегральная картина перечисленных особенностей биологии рапаны в разные годы наблюдений приведена в табл. 2.

Таким образом, на разных этапах развития популяционной структуры биологические особенности рапаны в Чёрном море существенно отличались и характеризовались следующими параметрами.

На начальном этапе характерными чертами её биологии был интенсивный рост особей и быстрая экспансия по акватории бассейна, что было обусловлено богатой кормовой базой черноморского бентоса и длительной планктонной стадией развития личинки. Этот период продо-

лжался с момента появления рапаны в Чёрном море до 60–70-х гг. прошлого века.

В 80–90-х гг. прошлого века популяция рапаны заняла всю акваторию Чёрного моря и её запас стабилизировался. Размеры рапаны по-прежнему оставались большими, но было отмечено образование локальных группировок, каждая из которых имела свои особенности морфологии раковины и темпы роста. По-видимому, срок нахождения личинок рапаны в планктоне в этот период не превышал нескольких часов. То есть личинки рапаны оседали практически там же, где происходило спаривание их родителей, в связи с чем личинки и молодёжь рапаны не были отмечены в пробах планктона и мелководного бентоса.

В конце 80-х гг. прошлого века, в результате общей перестройки экосистемы Чёрного моря, была подорвана кормовая база рапаны, основу которой составляла мидия (*M. galloprovincialis*). В результате этого численность рапаны у берегов Крыма и Кавказа стала снижаться, а размеры особей в районах с бедной кормовой базой стали уменьшаться. Но при этом молодёжь рапаны по-прежнему оставалась малочисленной и вела скрытный образ жизни, малодоступный для объективного учёта. Можно предположить, что планктонная стадия в это время была всё ещё короткой.

В последнее десятилетие, когда деградация бентоса в отдельных районах Чёрного моря достигла критически высоких уровней, в развитии рапаны наблюдается та же картина, что и в пе-

Таблица 2. Особенности биологии рапаны в разные периоды развития её популяции в Чёрном море

Годы	Место вылова; максимальный размер, мм	Размер самок при спаривании, мм	Находки молоди менее 5 мм	Оседание в толще воды
1940–1950	Новороссийск — 150; Севастополь — 114; Гудаута — 97 [Чухчин, 1961в]	От 35 при недостатке корма, но в среднем 60–90 [Чухчин, 1961а]	Отмечена на банках в Севастопольской и Новороссийской бухтах [Чухчин, 1961а]	Нет данных
1960–1970	Керченский пролив — 170; Крым — 170; Кавказ — 100	Не менее 60–70 везде	На мелководье не отмечена, по банкам данных нет	Не отмечено
1980–1990	Керченский пролив — 150; Крым — 110; Кавказ — 100	Крым — не менее 50–70; Кавказ — от 25–30	На мелководье отсутствует, глубже 40 м — единично	Не отмечено
2000–2010	Керченский пролив — 100; Крым — 90; Кавказ — 90	Повсеместно от 25–30	От уреза воды повсеместно	В массе

риод экспансии — резкое увеличение длительности планктонной фазы и стремительная оккупация молодью всех доступных субстратов, в том числе находящихся в толще воды. С точки зрения стратегии вида, стремящегося выжить в неблагоприятных условиях, эти изменения вполне логичны.

Таким образом, основная гипотеза, которая может объяснить отмеченные различия в биологических особенностях популяции рапаны в Чёрном море, заключается в том, что в зависимости от стадии интродукции и обеспеченности кормом, меняется тип развития личинки — с лецитотрофного на планктотрофный и наоборот.

Вариации личиночного развития ряда видов беспозвоночных были описаны ещё Гуннаром Торсоном в 1946 г. [Thorson, 1946] и были объединены под общим термином «роесилогону» (пецилогония). Пецилогония отмечена, в частности, у некоторых видов полихет, у которых смена типа развития происходит в зависимости от обеспеченности родительских особей кормом [Levin, Creed, 1986]. Для раковинных моллюсков пецилогония в настоящий момент отрицается, хотя допускается для голожаберных моллюсков [Boushet, 1989]. По мнению этого автора, однозначным доказательством пецилогонии у раковинных моллюсков должны быть различия в структуре протоконха. К сожалению, для рапаны такой анализ не проводился.

Но если всё-таки принять гипотезу о наличии пецилогонии у рапаны в зависимости от обеспеченности родительских особей кормом, то описанные изменения в биологии рапаны становятся оправданными. Эта же гипотеза объясняет образование не только самостоятельных группировок «карликовой» рапаны в районах с крайне бедной кормовой базой, но и смешанных группировок (крупной и «карликовой» рапаны) в районах с достаточно богатым бентосом, на что указывают имеющиеся данные [Бондарев, 2010]. Образование группировок «карликовых» рапан в районах с богатым бентосом происходит за счёт смешения двух личиночных пулов — местного с коротким циклом и «мигрантов», которых за период длительной планктонной жизни принесло с водными массами из районов с бедной кормовой базой.

И ещё одно гипотетическое замечание, касающееся условий обитания и выживания молодёжи рапаны. После того как рапана проникла в акваторию Чесапикского залива Атлантического океана, было отмечено, что её молодёжь составляет значительную долю рациона обитающего там голубого краба-плавунца (*Callinectes sapidus*). Таким образом, голубой краб стал для рапаны серьёзным фактором, ограничивающим развитие её популяции [Harding, 2003].

В Чёрном море голубой краб впервые появился более 20 лет назад и в настоящее время, после длительной фазы адаптации к местным условиям, стал всё чаще встречаться на прибрежных мелководьях. В дальнейшем этот вид, вероятно, может стать не только перспективным промысловым объектом, но и сыграть роль стабилизатора численности рапаны в Чёрном море.

Можно также предположить, что в период удовлетворительного состояния бентосных сообществ Чёрного моря аналогичную роль в расселении и ограничении численности рапаны играли местные виды крабов-плавунцов, которые могли выедать молодёжь рапаны на мелководьях. Эта гипотеза, по крайней мере, может объяснить отсутствие молодёжи рапаны в мелководных песчаных биотопах в те периоды, когда прибрежные бентосные сообщества были стабильны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Таким образом, гипотеза автора в отношении причин, вызывавших изменения в биологии рапаны, обитающей у берегов Крыма и Кавказа, за последние полвека, заключается в следующем.

Наличие планктотрофной личинки с длительной фазой развития на первом этапе адаптации к новым условиям обитания и становления популяции рапаны в Чёрном море способствовало экспансии вида по акватории, а в период «голодовок» — поиску благоприятных районов и генному обмену между популяциями и, как следствие, обеспечению низкой степени полиморфизма раковин на больших акваториях.

В дальнейшем, в период стабилизации и хорошего обеспечения кормом, развитие личинок рапаны шло по лецитотрофному пути, что привело к образованию локальных группировок, отличающихся по своим морфологическим показателям. После резкого изменения экологи-

ческих условий и резкого уменьшения запасов кормового бентоса, который произошёл после 1987 г., личинки рапаны снова стали развиваться по планктотрофному пути, что обеспечило её расселение и освоение неспецифических для этого вида биотопов (в том числе субстраты в толще воды).

Вероятно, что в настоящий момент в популяции рапаны Чёрного моря присутствуют две группировки, различающиеся по типу развития личинок:

в районах с бедной кормовой базой (большая часть Кавказского побережья) — мелкие «карликовые» [по Бондареву, 2010] формы, продуцирующие планктотрофных личинок с длительным сроком планктонной жизни;

в районах с достаточной кормовой базой (районы Керченского пролива и прибрежная зона Крымского полуострова) — крупные формы, продуцирующие лецитотрофных личинок с короткой планктонной фазой развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Адылова А.С., Битютский Д.Г., Гамаюнов О.А. 2009. Рапана в экосистеме Чёрного моря: вред и польза // Рыбное хозяйство Украины (Рибне Господарство України). № 4 (63).— С. 19–24.
- Бондарев И.П. 2010. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica*. V. 20, N. 2.— С. 69–90.
- Вершинин А.О. 2003. Жизнь Чёрного моря.— М.: Изд-во «Макцентр».— 175 с.
- Вершинин А.О. // blacksea-education.ru molluski.shtml
- Драпкин Е.И. 1953. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. № 9.— С. 92–95.
- Еришов В.Е. Рапана // <http://www.shellclub.ru>
- Золотарёв П.Н., Евченко О.В. 2010. Некоторые черты биологии и оценка запаса рапаны *Rapana thomassiana thomassiana* (Gastropoda: Muricidae) в северо-восточной части Чёрного моря в 1988–1994 гг. // Вопросы рыболовства.— С. 442–452.
- Карпевич А.Ф. 1998. Аклиматизация гидробионтов и научные основы авакультуры // Избранные труды: в 2 т. Том 2.— М.: Изд-во ВНИРО.— 870 с.
- Кантор Ю.И. 1998. О нахождении рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) у восточного побережья США // *Ruthenica*, 8 (2).— 90 с.
- Кантор Ю.И. 2003. Биологические и исторические тайны рапаны // Природа. № 5.— С. 25–29.
- Кучерук Н.В., Басин А.Б., Котов А.В., Чикина М.В. 2002. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: многолетняя динамика сообщества // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря: Сб. работ.— М.: Наука.— С. 289–297.
- Лемачко Б.В., Яровой В.В. 1991. Краткий очерк деятельности Русского общества пароходства и торговли // «Гангут». Вып. 1.: Санкт-Петербург: ЛЕНКО, изд-во «Гангут».— С. 77–93.
- Милютин Д.М., Вилкова О.Ю. 2005. Черноморские моллюски-вселенцы рапана и анадара: современное состояние популяции и динамика запасов // Рыбное хозяйство, № 4.— С. 50–54.
- Переладов М.В. 2005. Современное состояние популяции черноморской устрицы // Труды ВНИРО. Т. 144. Прибрежные гидробиологические исследования.— М.: Изд-во ВНИРО.— С. 254–274.
- Разин А.И. 1934. Морские промысловые моллюски Южного Приморья // Известия ТИНРО. Вып. 8.— 175 с.
- Ревков Н.К. 2009. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Чёрное море) // Карадаг-2009: Сборник научных трудов, посвященных 95-летию Карадагской науч. станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины.— Севастополь: ЭКОСИ-ГидТаблица 2. Особенности биологии рапаны в разные периоды развития её популяции в Чёрном море офизика.— С. 251–261.
- Старк И.Н. 1950. Сырьевая база и распределение устриц на Гудаутской банке // Труды АзЧерНИРО. Вып. 14.— С. 247–262.
- Чухчин В.Д. 1961а. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // Труды Севастопольской Биологической Станции. № 14.— С. 163–168.
- Чухчин В.Д. 1961б. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // Труды Севастопольской Биологической Станции. № 14.— С. 169–177.
- Чухчин В.Д. 1961с. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке. // Труды Севастопольской Биологической Станции. № 14.— С. 178–187.
- Чухчин В.Д. 1968. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря.— Киев.: Наукова думка.— 176 с.
- Bosch D.T., Dance S.P., Moolonbeck R.G., Oliver P.G. 1995. Seashells of Eastern Arabia.— Dubai: Emirates Printing Press.— 124 p.
- Boushet P. 1989. A review of poeciogony in Gastropods // J. Moll. Stud. N. 55.— P. 67–78.
- Harding J.M. 2003. Predation by Blue Crabs, *Callinectes sapidus*, on Rapa Whelks, *Rapana venosa*: Possible Natural Controls for an Invasive Species // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. N. 297.— С. 161–177.
- Levin L.A., Creed E.L. 1986. Effect of Temperature and Food Availability on Reproductive Responses of *Streblospio benedicti* (Polychaeta: Spionidae) with Planktotrophic or Lecithotrophic Development // Marine Biology. V. 92. N. 1.— P. 103–113.
- 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.
N. 204.— P. 96–103.
Thorson C. 1946. Reproduction and Larval Development
of Danish Marine Bottom Invertebrates; with Special

Reference to the Planktonic Larvae in the Sound (Øresund) // Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri og Havundersøgelser. Serie Plankton 4 (1).— P. 1–523.

Поступило в редакцию 06.01.12 г. Принято после рецензии 04.04.12 г.

Modern status and biological aspects of Veined Rapa Whelk (*Rapana venosa*) in the North-East Black sea

M.V. Pereladov

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)

Veined rapa whelk (*Rapana venosa*) was first recorded in the Black Sea in 1947 near Novorossiysk and by the 1970s it spread along the whole Black Sea coasts. In this time interval the rapa whelk population was stabilized in number and during the 1980s its annual fluctuations depended only from climate changes. In recent years we have observed a decrease in rapa whelk size, its earlier spawning and larval settling on submerged substrate and flattening of regional morphological changes. Based on the data analysis for 1970–2010, we offered the hypothesis that the changes in the rapa whelk biology had occurred owing to the change of the lecithotrophic larval development pattern from the years of abundant food supply to the planktotrophic one in the years with low feeding benthos mass.

Key words: Black Sea, benthos, veined rapa whelk, population dynamics.