

УДК 591.044:[594.124+594.32]

В. А. Топтиков¹, к.б.н., старший научный сотрудник

В. Н. Тоцкий¹, д.б.н., профессор

Т. Г. Алексеева¹, к.б.н., доцент

О. А. Ковтун², к.б.н., доцент

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,

¹кафедра генетики и молекулярной биологии, e-mail: wat.22@mail.ru

²кафедра гидробиологии и общей экологии, e-mail: hydrobiostation@gmail.com

ул. Дворянская, 2, 65082, Одесса, Украина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ОСОБЕЙ РАПАНЫ (*RAPANA VENOSA VALENCIENNES*, 1846) И МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819) ИЗ ОДНОГО БИОТОПА

Определяли устойчивость к условиям безводной среды особей *R. venosa* и *M. galloprovincialis* по продолжительности их жизни. При одинаковых значениях минимального (двое суток) и максимального (семь суток) времени жизни в экстремальных условиях эксперимента особи исследуемых видов различались темпами гибели. Установлена связь устойчивости моллюсков к экстремальным условиям среды с их размерно-массовыми показателями. У рапаны максимальная адаптивная способность к заданным экстремальным условиям проявлялась на уровне мелкоразмерных и более молодых особей, у мидии более устойчивыми были крупноразмерные особи.

Ключевые слова: *Rapana venosa*, *Mytilus galloprovincialis*, адаптивный потенциал, размерно-массовые параметры.

Для Чёрного моря характерно наличие практически полного набора факторов, определяющих его высокую инвазибельность и способствующих внедрению видов-интродуцентов [30]. Это привело к появлению в экосистеме Черного моря значительного числа чужеродных видов [8, 30, 32]. Негативные последствия вселения ряда интродуцентов стали заметными сразу после инвазии. Одним из видов-вселенцев, существенно нарушивших сложившееся биологическое равновесие экосистемы Черного моря, является рапана (*Rapana venosa Valenciennes*, 1846) [50]. Данный брюхоногий моллюск обладает комплексом свойств, обеспечивающих ему успешную инвазию: 1) особенности биологии вида, способствующие ускоренному расселению, 2) быстрые темпы развития и достижения репродуктивного возраста, 3) малое количество врагов в новом местообитании; 4) высокая продуктивность [23, 48]. К этому перечню следует добавить то, что вселенец, как правило, занимает свободную экологическую нишу и обладает высокой адаптивностью [7]. О чрезвычайной приспособляемости и пластичности рапаны свидетельствует ее вселение в различные регионы Мирового океана [39]. Рапана характеризуется устойчивостью к ги-

поксии и загрязнению среды [28, 50], эвригалинностью и эвритермностью [5, 8, 42, 50]. Кроме того, особи этого вида способны к длительному голоданию [8], очень устойчивы к паразитарным инвазиям [5] и обладают высокой пластичностью в отношении потребляемой пищи [29, 31, 46]. В северо-западной части Чёрного моря основным источником питания рапаны является мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lamark, 1819) [16].

Имеется спорное, на наш взгляд, предложение об использовании мидийных марихозяйств для разведения рапаны [9]. Для оценки влияния рапаны на популяции промысловых двустворчатых моллюсков Черного моря существенный интерес представляет сопоставление экологических свойств указанных видов моллюсков, составляющих стыкующиеся звенья трофической цепи. Целью настоящей работы явилось сравнительное изучение адаптивного потенциала рапаны и мидии, а также зависимость устойчивости особей этих видов к неблагоприятным условиям среды от их размерно-массовых показателей.

Материал и методы исследования

Известно, что адаптивный потенциал вида как наследственно детерминированная способность его особей приспосабливаться к широкому спектру факторов среды определяется многими свойствами, в том числе биотическим потенциалом, экологической пластичностью и устойчивостью. Качественная и количественная оценка приспособительных возможностей особей данного вида может быть осуществлена путем изучения на биохимическом и физиологическом уровнях их ответных реакций на неблагоприятные (стрессовые) воздействия. Анализ ответных реакций организмов на загрязнение среды широко используется при мониторинге [40, 41, 45].

Адаптивный потенциал исследуемых моллюсков определяли в остром эксперименте по их устойчивости к условиям безводной среды [18]. Уровень устойчивости устанавливали по продолжительности жизни особей в экстремальных условиях эксперимента. Используемый тест на выживание, приводящий к гипоксии, нарушению водно-солевого баланса и голоданию, может адекватно отобразить общий адаптивный потенциал животных.

Моллюсков собирали вручную безвыборочным способом на каменной гряде Одесского залива в районе Малого Фонтана в 50 м от берега на глубине 5–7 м. Сбор производили 20 мая 2013 г. Температура воздуха в день сбора составляла +23 °С, температура поверхностного слоя воды – +17 °С, на глубине в месте расположения моллюсков – + 11 °С.

Всего в эксперимент было взято по 100 живых особей каждого вида, обитающих в одном биотопе. В ходе эксперимента контролировали температуру с помощью электронного термоиндикатора *LogTag*. Среднесуточная температура составляла +22,6 ± 0,05 °С с колебаниями в интервале от 20,6 °С до 23,7 °С. Состояние мидий определяли по способности удерживать створки раковины

закрытымі, состояние рапан – по реакции мышц ноги на раздражение и удерживанию мягкого тела в раковине при встряхивании моллюска. Осмотр моллюсков производили раз в сутки. На основании результатов наблюдений строили кривые смертности. Отсчет времени эксперимента начинали на следующий день после вылова моллюсков и помещения их в безводную среду.

У погибших моллюсков определяли размерно-массовые параметры. Линейные размеры измеряли с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм, массу определяли на электронных весах с точностью до 0,1 г. У мидий измеряли длину раковины (L), общую массу ($M_{M-\Sigma}$), массу раковины (M_{M-P}) и сырую массу мягкого тела мидий (M_{M-MT}). У рапан определяли высоту (H) и ширину (диаметр) раковины (W), общую массу с раковиной ($M_{P-\Sigma}$), массу раковины (M_{P-P}) и сырую массу мягкого тела (M_{P-MT}). Для извлечения тела рапан из раковин использовали метод глубокой заморозки (до $-28\text{ }^{\circ}\text{C}$), после чего моллюсков оттаивали и мягкое тело извлекали из раковины.

Для изучения габитуса мидий использовали следующие показатели: коэффициент упитанности ($K_{\text{упит.}} = 100 \times M_{M-MT} / L^3$, где масса мягкого тела в г, длина раковины – в см), отношение сырой массы мягкого тела к общей массе животного ($M_{M-MT} / M_{M-\Sigma} \times 100\%$), массивность раковины по отношению массы раковины к ее длине (M_{M-P} / L , где масса раковины в г, длина – в см). При анализе габитуса рапан определяли такие показатели, как отношение ширины раковины к ее высоте ($W/H \times 100\%$), отношение сырой массы мягкого тела к общей массе животного ($M_{P-MT} / M_{P-\Sigma} \times 100\%$), коэффициент упитанности ($K_{\text{упит.}} = 100 \times M_{P-MT} / H^3$, где масса мягкого тела в г, высота раковины – в см) и массивность раковины по отношению массы раковины к ее высоте (M_{P-P} / H , где масса раковины в г, высота – в см).

Возраст определяли по годовым нерестовым меткам на раковине [27, 28]. Так как первая нерестовая метка образуется в возрасте 2+, к определенному на раковине числу нерестовых меток прибавляли 2 года.

Сравнение кривых смертности исследуемых видов моллюсков и динамики изменений размерно-массовых показателей проводили на основании критерия χ^2 [1]. Сопряженность между морфометрическими и возрастными показателями особей и временем их экспозиции в безводной среде анализировали на основании расчета рангового коэффициента корреляции Спирмена с поправкой на наличие групп одинаковых рангов [22]. Нулевые гипотезы отклоняли на уровне 0,05.

Результаты исследования и их обсуждение

Видовые особенности устойчивости моллюсков в безводной среде. У обоих видов моллюсков минимальная и максимальная продолжительность жизни в заданных условиях были одинаковыми: 2 и 7 суток соответственно. Однако темпы гибели моллюсков разных видов были неодинаковыми, что проявилось

в достоверном различии кривых смертности рапаны и мидии ($\chi^2=13,22$; $df=6$; $p < 0,05$). Так, на третьи сутки погибло 6 % мидий, тогда как смертность рапан на этот момент достигла 13 %. В последующие двое суток гибель мидий резко возросла и превысила таковую у рапан. На этапе массовой гибели (4–5 сутки) погибло 73 % особей рапаны, тогда как у мидии эта величина составила 90 %. В итоге, время гибели половины особей (LD_{50}) составило для мидии 3,8 суток, для рапаны – 4,1 (рис. 1).

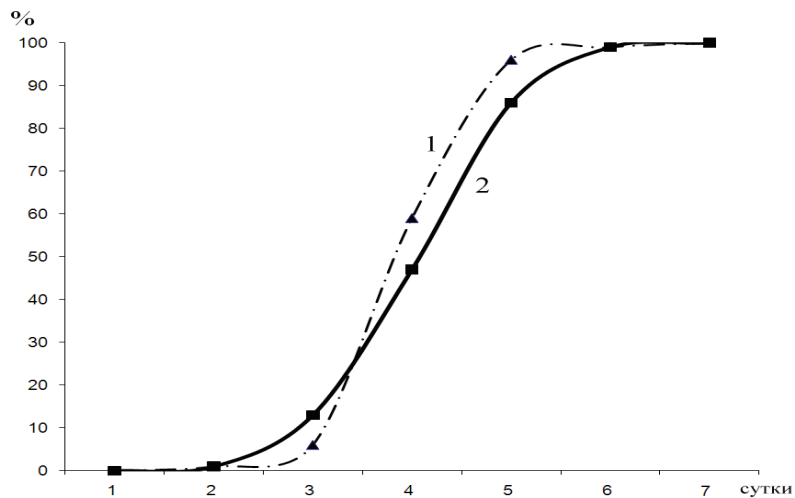


Рис. 1. Кривые смертности моллюсков в безводной среде:
1 – мидии, 2 – рапаны; на оси абсцисс – продолжительность экспозиции моллюсков в безводной среде (сутки), % – доля особей, погибших к определенному моменту эксперимента

Анализируя полученные результаты, следует отметить, что время жизни в безводной среде у мидии исследуемого биотопа незначительно и приходится на область минимальных значений (до 7 суток), полученных другими авторами [18, 36]. Это может быть связано как с повышенной загрязненностью Одесского залива, так и с неоптимальными температурными условиями эксперимента. Зависимость от загрязненности среды, физиологического состояния и устойчивости моллюсков к различным неблагоприятным условиям была показана многими авторами [13, 14, 18, 24, 36, 44, 49]. Оптимальная температура для роста и развития исследуемых моллюсков находится в пределах от 15 до 20 °C [19, 37, 38], а при температуре воды выше 20 °C происходит значительное подавление их физиологической активности, выражающееся, в частности, в угнетении процесса фильтрации [25, 33].

Зависимость смертности моллюсков в безводной среде от их размерно-массовых параметров. Соотношение полов в исходной выборке рапаны статистически соответствовало отношению 1:1 (58 самцов, 42 самки, $\chi^2= 2,64$, $p >$

0,05). Исследованная совокупность особей рапаны оказалась довольно однородной по возрасту: моллюски возраста 4–4+ составляли 78 %, экземпляров возрастом 3–3+ и 5 лет было 4 % и 18 % соответственно. Это дает основание полагать, что выявленные зависимости в первую очередь определяются размерами моллюсков и являются в целом показательными для половозрелых особей.

Для выяснения сопряженности морфометрических параметров моллюсков с их выживаемостью проводили корреляционный анализ. Для этого определяли коэффициент корреляции исследуемых показателей особей всей исследуемой совокупности с продолжительностью жизни в безводной среде (табл. 1).

Таблица 1

**Связь морфометрических параметров моллюсков
с их выживаемостью в безводной среде**

Морфометрический показатель	Значение коэффициента r_s	Уровень достоверности p
<i>Рапана</i>		
Общая масса тела	– 0,28	< 0,01
Масса мягкого тела	– 0,31	< 0,01
Доля мягкого тела от общей массы	– 0,23	< 0,05
Упитанность	– 0,23	< 0,05
Высота раковины	– 0,20	= 0,05
Ширина раковины	– 0,20	= 0,05
Отношение ширины раковины к высоте	+ 0,20	= 0,05
Массивность раковины	– 0,10	> 0,05, не достоверно
<i>Мидия</i>		
Длина раковины	+ 0,24	< 0,05
Общая масса тела	+ 0,15	> 0,05, не достоверно
Масса мягкого тела	– 0,01	> 0,05, не достоверно
Доля мягкого тела от общей массы	– 0,22	< 0,05
Упитанность	– 0,22	< 0,05
Массивность раковины	+ 0,15	> 0,05, не достоверно

Примечание: r_s – коэффициент Спирмена, p – вероятность нулевой гипотезы

Обнаруживалась слабая, но статистически достоверная связь ряда линейно-массовых параметров с устойчивостью моллюсков к безводной среде. Если уменьшение массы мягкого тела и упитанности можно объяснить истощением моллюсков, связанным с отсутствием питания, то корреляция размеров

раковины с высокой устойчивостью в безводной среде может свидетельствовать об адаптационных преимуществах особей с определенными размерно-массовыми характеристиками. Причем у рапаны прослеживалась отрицательная корреляционная связь размеров раковины с выживаемостью особей, у мидии, напротив, более высокая устойчивость к условиям безводной среды наблюдалась для более крупных особей. Многие исследователи отмечают адаптивное значение размерно-массовых показателей мягкого тела и раковины для разных видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков [3, 4, 15, 17, 34, 35, 43].

Для подтверждения сделанных предположений, кроме корреляционного анализа, осуществляли сравнение вариационных рядов с помощью критерия χ^2 Пирсона. В соответствии с динамикой смертности, исследуемые совокупности рапаны были разбиты на три группы: 1 – особи, погибшие на начальных этапах эксперимента (2 и 3 сутки), 2 – особи в период массовой гибели (4 и 5 сутки), 3 – особи, погибшие в поздние сроки эксперимента (6 и 7 сутки).

На 4 и 5 сутки погибло подавляющее количество мидий (90 %), а группы особей погибших на начальных (2–3 сутки) и конечных этапах (6–7 сутки) слишком малочисленны (6 и 4 особи соответственно). В связи с этим для дальнейшего анализа исследуемую совокупность мидий разбили на две группы. В первую группу включили мидий, погибших в первой половине эксперимента (2–4 сутки), во вторую – погибших на 5–7 сутки.

Для всей исходной совокупности и каждой экспериментальной группы строили вариационные ряды. Достоверность различий между вариационными рядами устанавливали при попарном сравнении разных групп (табл. 2, 3).

Статистическая обработка вариационных рядов в целом подтвердила результаты корреляционного анализа. В группах более долгоживущих особей рапаны по большинству определяемых морфометрических параметров возрастала доля классов с минимальными значениями (табл. 2). По признаку отношения ширины раковины к ее высоте в группе более устойчивых рапан выросла частота класса с более уплощенными раковинами (отношение 85,1–90,0 %). Наибольшие отклонения показателей от модальных значений для всей исследуемой совокупности рапаны наблюдались в начальный период и, особенно, на конечных этапах гибели животных. Период массовой гибели особей охватывал все размерно-массовые группы примерно равномерно.

Анализ разных по устойчивости к условиям безводной среды мидий (табл. 3) показал, что наиболее значимые различия выявляются между экспериментально выделенными группами быстро погибающих и более долгоживущих особей. Достоверная связь устойчивости к неблагоприятным условиям среды была обнаружена с таким параметром как длина раковины, а также с относительными величинами, характеризующими массу тела (долей массы мягкого тела и упитанностью).

Таким образом, на основании полученных данных можно предположить, что моллюски с разными морфометрическими параметрами обладают нео-

Таблиця 2

Вариационные ряды морфометрических показателей групп особей рананы *R. veposa* с разной устойчивостью к условиям безводной среды

		Общая масса тела (г)										Сравниваемые группы особей			
		40,1–55,0	55,1–70,0	70,1–85,0	85,1–100,0	100,1–115,0	115,1–130,0	исходная и		1 и 2		1 и 3		2 и 3	
Классы															
Исходная совокупность		1,0	13,0	45,0	33,0	7,0	7,6	8,38=		10,33=		33,71***		20,61***	
1		0,0	7,7	38,5	38,5	7,7	7,6	8,38=		10,33=		33,71***		20,61***	
2		1,4	11,0	45,2	34,3	8,2	0,0	1,34=							
3		0,0	28,6	50,0	21,4	0,0	0,0	17,59**							
<i>Масса мягкого тела (г)</i>															
Классы		10,1–20,0	20,1–30,0	30,1–40,0	40,1–50,0	50,1–60,0	исходная и		1 и 2		1 и 3		2 и 3		
Исходная совокупность		1,0	25,0	53,0	19,0	2,0	9,44=		15,68**		37,01***		32,69***		
1		0,0	23,1	38,5	30,8	7,6	9,44=		15,68**		37,01***		32,69***		
2		1,4	19,1	58,9	20,6	0,0	3,23=								
3		0,0	57,2	35,7	7,1	0,0	24,41***								
<i>Доля массы мягкого тела от общей массы (%)</i>															
Классы		25,1–32,0	32,1–39,0	39,1–46,0	46,1–53,0	53,1–60,0	исходная и		1 и 2		1 и 3		2 и 3		
Исходная совокупность		3,0	18,0	67,0	9,0	3,0	12,27*		12,94*		38,16***		24,71***		
1		0,0	7,7	84,6	7,7	0,0	12,27*		12,94*		38,16***		24,71***		
2		2,7	16,4	65,8	11,0	4,1	2,02=		20,27**						
3		7,1	35,7	57,2	0,0	0,0	20,27**								
<i>Упитанность</i>															
Классы		4,1–5,4	5,5–6,8	6,9–8,2	8,3–9,6	9,7–11,0	исходная и		1 и 2		1 и 3		2 и 3		
Исходная совокупность		8,0	35,0	40,0	15,0	1,0	16,2**		12,74*		45,43***		30,54***		
1		0,0	23,1	53,8	23,1	0,0	16,2**		12,74*		45,43***		30,54***		
2		6,8	38,4	35,6	16,4	1,4	0,68=		24,89***						
3		21,4	28,6	50,0	0,0	0,0	24,89***								

продолжение таблицы 2

Высота раковины (мм)										
Классы	65,1–70,0	70,1–75,0	75,1–80,0	80,1–85,0	85,0–90,0	Сравниваемые группы особей			2 и 3	
						исходная и	1 и 2	1 и 3		
Исходная совокупность	1,0	21,0	45,0	26,0	7,0					
1	0,0	23,0	46,2	15,4	15,4	6,97 [±]	8,33 [±]	24,2 ^{***}	22,76 ^{***}	
2	0,0	17,8	45,2	30,1	6,8	1,56 [±]				
3	7,7	30,7	46,2	15,4	0,0	16,71 ^{***}				
Ширина раковины (мм)										
Классы	55,1–60,0	60,1–65,0	65,1–70,0	70,1–75,0	Сравниваемые группы особей			2 и 3		
					исходная и	1 и 2	1 и 3			
Исходная совокупность	4,0	38,0	43,0	15,0						
1	0,0	38,5	46,2	15,3	4,12 [±]	4,20 [±]	8,72 [±]	2,09 [±]		
2	4,1	37,0	43,8	15,1	0,02 [±]					
3	7,1	42,9	35,7	14,3	1,86 [±]					
Отношение ширины раковины к ее высоте (%)										
Классы	75,1–80,0	80,1–85,0	85,1–90,0	90,1–95,0	Сравниваемые группы особей			2 и 3		
					исходная и	1 и 2	1 и 3			
Исходная совокупность	11,0	49,0	38,0	2,0	4,76	9,09 [±]	2,64	18,36 ^{**}		
1	15,3	38,5	46,2	0,0	0,89					
2	9,6	54,8	32,9	2,7	11,63 ^{**}					
3	14,3	28,6	57,1	0,0						
Массивность раковины										
Классы	3,4–4,2	4,3–5,1	5,2–6,0	6,1–6,9	7,0–7,8	7,9–8,7	Сравниваемые группы особей			2 и 3
							исходная и	1 и 2	1 и 3	
Исходная совокупность	4,0	13,0	35,0	32,0	11,0	5,0				
1	0,0	7,7	30,8	38,5	15,4	7,7	2,86 [±]	11,24 [±]	14,45 [±]	
2	4,1	13,7	35,6	30,1	12,3	4,1				
3	7,1	14,3	35,7	35,7	0,0	7,1	12,54 [±]			

Примечание. Здесь и в табл. 3: при сравнении групп особей в соответствующих ячейках указаны полученные значения χ^2 и уровень достоверности при степени свободы $n - 1$; = – различий нет; *, **, *** – $p < 0,05, 0,01$ и $0,001$ соответственно; количество особей в сравниваемых группах: исходная совокупность – 100, 1 группа – 13, 2 группа – 73, 3 группа – 73, 3 группа – 14; жирным шрифтом отмечены модальные классы вариационных рядов, а также классы, демонстрирующие сдвиг распределения

Таблиця 3
Варианционные ряды морфометрических показателей групп особей мидии *M. galloprovincialis* с разной устойчивостью к условиям безводной среды

		Общая масса тела (г)									
Классы		7,1–11,1	11,1–15,0	15,0–19,0	19,1–3,0	23,1–27,0	Сравниваемые группы особей				
Исходная совокупность		31,0	41,0	20,0	5,0	3,0	исходная и	1 и 2			
1		28,8	42,1	25,4	3,4	0,0	4,05 ⁼	10,67*			
2		26,8	46,3	14,7	4,9	7,3	3,23 ⁼				
		Масса мязкого тела (г)									
Классы		2,1–4,0	4,1–6,0	6,1–8,0	8,1–10,0	Сравниваемые группы особей					
Исходная совокупность		30,0	53,0	13,0	4,0	исходная и	1 и 2				
1		27,1	57,6	10,2	5,1	0,81 ⁼	4,77 ⁼				
2		34,2	46,3	17,1	2,4	1,69 ⁼					
		Доля массы мязкого тела от общей массы (%)									
Классы		10,1–20,0	20,1–30,0	30,1–40,0	40,1–50,0	50,1–60,0	Сравниваемые группы особей				
Исходная совокупность		1,0	12,0	63,0	21,0	2,0	исходная и	1 и 2			
1		1,7	11,9	55,9	25,4	3,4	1,57 ⁼	12,04*			
2		0,0	12,2	73,2	14,6	0,0	1,69 ⁼				
		Упитанность									
Классы		1,0–1,7	1,8–2,6	2,7–3,4	3,5–4,2	4,3–5,0	Сравниваемые группы особей				
Исходная совокупность		16,0	57,0	24,0	1,0	1,0	исходная и	1 и 2			
1		13,5	45,8	35,6	1,7	1,7	4,23 ⁼	31,17**			
2		19,5	73,2	7,3	0,0	0,0	0,0	14,27*			

Продолжение таблицы 3

		<i>Длина раковины (мм)</i>								
Классы	47,1–54,0	54,1–61,0	61,1–68,0	68,1–75,0	75,1–82,0	Сравниваемые группы особей				
Исходная совокупность	10,0	51,0	25,0	13,0	1,0	исходная и	1 и 2			
1	15,2	49,2	27,1	8,5	0,0	3,13 [±]	16,76[±]			
2	2,4	53,7	22,0	19,5	2,4	6,80 [±]				
		<i>Массивность раковины</i>								
Классы	0,7 – 1,3	1,4 – 2,0	2,1 – 2,7		Сравниваемые группы особей					
Исходная совокупность	49,0	46,0	5,0		исходная и		1 и 2			
1	45,7	50,9	3,4		0,67 [±]		3,64 [±]			
2	53,7	39,0	7,3		1,22 [±]					

Примечание: количество особей в сравниваемых группах: исходная совокупность – 100, 1 группа – 59, 2 группа – 41

динаковой выживаемостью в безводной среде, т. е. разным адаптивным потенциалом.

В настоящее время под влиянием в первую очередь антропогенного фактора многие виды, в том числе моллюсков, претерпевают определенные преобразования. Так, главными проявлениями адаптации *R. venosa* к современным условиям Черного моря выступают замедление роста, уменьшение размеров особей и размеров, при которых наступает половозрелость [3, 21, 27, 28].

И. П. Бондарев [3] отмечает, что карликовая форма рапаны демонстрирует большую, чем типичная форма, способность к выживанию в нынешней экологической ситуации. Для черноморской мидии показано, что формой адаптации этого вида, которая прослеживается в последние десятилетия, является ускорение темпов роста и увеличение средней длины особей [34].

Выявленные в данной работе отличия морфометрических показателей у разных по устойчивости в безводной среде групп рапаны и мидии согласуются с данными литературы о наличии связи между морфометрическими параметрами и адаптивным потенциалом моллюсков в природных условиях. Примечателен установленный в данной работе факт, что в условиях эксперимента, как и в естественных условиях Черного моря, максимальная адаптивная способность у рапаны проявляется на уровне мелкоразмерных особей. Возможно, именно этим объясняется высокая инвазивность рапаны и выраженная депрессия других видов (устриц и мидий) в условиях Черного моря.

Известно, что равновесие в системах «хищник–жертва» не устанавливается мгновенно и автоматически. Оно устанавливается в результате длительной адаптации видов друг к другу и к среде своего обитания, таким образом, что естественные враги не уничтожают полностью популяцию своей жертвы. Когда в экосистеме появляются виды из других сообществ, равновесие между популяциями, зачастую, оказывается невозможным. Для установления равновесия между популяциями хищника и жертвы необходимо наличие различий хищников и жертв по плодовитости, адаптивной реактивности и скорости накопления инадаптивного груза [20]. Сопоставляя экологические свойства рапаны и мидии можно отметить следующее.

1) В своей экологической нише рапана как хищник не имеет в Черном море конкурирующих с ней видов; другие виды, питающиеся двустворчатыми моллюсками, существенно не влияют на пищевую базу рапаны.

2) Данный брюхоногий моллюск во взрослом состоянии не имеет в исследуемой акватории врагов (не учитывая человека); пелагическая стадия развития рапаны находится в практически равном положении с мидией.

3) Биотический потенциал рапаны сопоставим с таковым мидии. Одна самка рапаны продуцирует за сезон 180–400 тыс. яиц [5], плодовитость мидии составляет 2–10 млн. яиц [33]. Однако у рапаны оплодотворение внутреннее, у мидии – наружное, что значительно снижает его эффективность. В итоге, в северо-западной части Черного моря численность выживающей молодежи мидии

от количества выметанных самками яиц составляет только 0,0005 % [33], т. е. не более 5000 особей от одной самки. Кроме того, яйца и личинки рапаны имеют защиту в виде пурпура [28].

4) Рапана, благодаря достаточно высокой подвижности, развитой мускулатуре для вскрытия створок двустворчатых, наличию парализующего яда и сверлящего аппарата, является весьма успешным охотником.

5) Рапана, в случае истощения основной трофической базы, способна легко переключаться на другие источники пищи.

6) Рапана, как и мидия, хорошо переносит значительные колебания солености. Как показано в настоящей работе, устойчивость к такому важному фактору в северо-западной части Черного моря как заморы у рапаны выше, чем у мидии. Все это свидетельствует о том, что в целом рапана не уступает мидии по своим адаптивным возможностям.

Формальный анализ известного уравнения Лотки-Вольтерры на основе вышеописанного соотношения свойств хищника и жертвы, показывает, что в такой системе невозможно стабильное равновесное состояние [2]. В системе с низким видовым разнообразием (а таковой является северо-западная часть Черного моря) при значительном биотическом потенциале и высокой приспособленности хищника возникают возмущения очень большой амплитуды и практически невозможно возвращение в стабильное состояние. Действительность подтверждает данное заключение. Появление в Черном море такого чужеродного вида как рапана не только привело к уничтожению во многих регионах аборигенных промысловых двустворчатых, но и явилось одной из важнейших причин нарушения донных биоценозов [6, 10, 11, 47].

Заключение

На основании изучения устойчивости черноморской рапаны к условиям безводной среды можно заключить, что этот интродуцент не только не уступает мидии по своему адаптивному потенциалу, но в некоторых отношениях и превосходит ее. Сочетание устойчивости к неблагоприятным условиям среды с высокой плодовитостью, прожорливостью и быстрой смене пищевых приоритетов делает *R. venosa* опасным вселенцем. Учитывая сказанное, маловероятно ожидать, что этот брюхоногий хищник может вступить в устойчивое равновесие с консументами низшего порядка. Вследствие этого вселение рапаны существенно нарушает существующие экосистемы [12, 26, 50].

Проведенные исследования показывают, что не только в случае недостатка пищевой базы [15], но и в неблагоприятных абиотических условиях окружающей среды генеральной адаптивной стратегией *R. venosa* выступает уменьшение размеров особей.

Список использованной литературы

1. Атраментова Л. О. Статистичні методи в біології / Л. О. Атраментова, О. М. Утевська – Х: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2007. – 288 с.
2. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. – Москва–Ижевск, 2003. – 368 с.
3. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1864) / И. П. Бондарев // *Ruthenica*. – 2010. – V. 20, № 2. – С. 69–90.
4. Варигин А. Ю. Изменение формы раковины в процессе адаптации к условиям среды обитания / А. Ю. Варигин // *Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу: Зб. праць. НАН України, МП ОФ ІнБПМ*. – Вип. 9. – Севастополь, 2003. – С. 277–283.
5. Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. Моллюски (Mollusca) / А. В. Гаевская. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 100 с.
6. Гудимович П. К. Новый моллюск «рапана» в Черном море / П. К. Гудимович // *Природа*. – 1950. – № 6. – С. 80–81.
7. Дорст Ж. До того как умрет природа / Ж. Дорст. – М.: Прогресс, 1968. – 415 с. – (*Dorst J. Before the nature dies*. 1965)
8. Заика В. Е. Вселенцы в донной макрофауне Черного моря: Распространение и влияние на сообщества бентали / В. Е. Заика, Н. Г. Сергеева, Е. А. Колесникова // *Морський екологічний журн.* – 2010. – Т. IX, № 1. – С. 5–7.
7. Закурдаев В. И. К вопросу о возможности культивирования рапаны (*Rapana thomasiana*) в Черном море / В. И. Закурдаев, О. И. Беляева // *Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны: Тезисы докладов Международной конференции, Азов, 15–18 июня, 2003*. – Ростов на Дону, 2003. – С. 91–92.
10. Золотарев П. Н. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки / П. Н. Золотарев, А. С. Терентьев // *Океанология*. – 2012. – Т. 52, № 2. – С. 251–257.
11. Иванов Д. А. Влияние вселенца рапаны (*Rapana venosa*) на донные биоценозы в восточной части Черного моря / Д. А. Иванов // *Водні біоресурси та їх відтворення*. – 2012. – № 2. – С. 3–7.
12. Иванов Д. А. Трансформация донных биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* / Д. А. Иванов, И. А. Синегуб: *Материалы III-й Междун. конф. [«Современ. пробл. Азово-Черноморского региона»], (Керчь 10–11 ноября 2007)* / Керчь: ЮгНИРО, 2008. – С. 45–51.
13. Истомина А. А. Реакция антиоксидантной системы у массовых видов моллюсков залива Петр Великого в условиях дефицита кислорода и действия ионов Cu^{2+} : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук: спец. 03.02.08 «Екологія» / А. А. Истомина. – Владивосток, 2012. – 16 с.
14. Колочкина Г. А. Биомаркеры воздействия загрязнений на двустворчатых моллюсков Северо-Кавказского побережья Черного моря: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук: спец. 03.00.18 «Гідробіологія» / Г. А. Колочкина. – М., 2009. – 27 с.
15. Косьян А. Р. Экологическое состояние популяций *Rapana venosa* в северной части Черного моря / А. Р. Косьян // *Наук. зап. Терноп. нац. пед. у-ту. Сер. Біол.* – 2010. – № 3(44). – С. 122–127.
16. Куракин А. П. Интенсивность потребления мидий рапаной *Rapana venosa* в Северо-Западной части Черного моря / А. П. Куракин, И. А. Говорин // *Гидробиол. журн.* – 2011. – Т. 47, № 4. – С. 15–22.
17. Максимова Т. И. Морфологический и генетический анализ моллюсков семейства *Bulinidae* (Gastropoda, Pulmonata) фауны России и сопредельных территорий: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоологія» / Т. И. Максимова. – Смоленск, 1995. – 22 с.
18. Панасюк Н. В. Мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) в биоиндикации загрязнения Черного моря / Н. В. Панасюк, Н. В. Лебедева // *Вестник Южного научного центра РАН*. – 2008. – Т. 4, № 4. – С. 68–73.
19. *Промышленное разведение мидий и устриц* / [Ред.-сост. И. Г. Жиликова]. – М.: ООО «Издательство АСТ»; Донецк: Сталкер, 2004. – 110 с.
20. Раутиан А. С. Отношения хищник-жертва в филогенетическом масштабе времени. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Выпуск 4. / А. С. Раутиан, А. Г. Сенников. – М.: Издание Палеонтологического института, 2001. – С. 29–46.

21. Саенко Е. М. Внутрипопуляционные изменения рапаны российских прибрежных вод Черного моря / Е. М. Саенко, В. Н. Шевченко: Мат. 8 междунар. конф. [«Биологическое разнообразие Кавказа», Ч. 3. Экология, валеология, экономика], (Нальчик, 12–15 окт., 2006 г.). – Нальчик, 2006. – С. 66–67.
22. Сидоренко Е. В. Методы математической обработки в психологии / Е. В. Сидоренко. – СПб.: ООО «Речь», 2000. – 350 с.
23. Сон М. О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья / М. О. Сон. – Одесса: Друк, 2007. – 132 с.
24. Сяпина И. Г. Морфофункциональная характеристика репродуктивной системы брюхоногих моллюсков *Littorina brevicula*, *L. mandshurica* и *Nuccella heuseana* из незагрязненных и загрязненных районов залива Петра Великого / И. Г. Сяпина, А. В. Щельбыкина // Биология моря. – 2007. – Т. 33, № 6. – С. 440–445.
25. Финенко Г. А. Экологическая энергетика черноморской мидии / Г. А. Финенко, З. А. Романова, Г. И. Аболмасова // Биоэнергетика гидробионтов. – К.: Наукова думка, 1990. – С. 32–71.
26. Фроленко Л. Н. Характеристика зообентоса северо-восточной части Черного моря / Л. Н. Фроленко, С. П. Воловик, Е. И. Студеникина // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. естеств. н. – 2000. – № 2. – С. 69–71.
27. Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana besoar* L.) в Севастопольской бухте / В. Д. Чухчин // Тр. Севастопольск. биол. ст. АН УССР. – 1961. – № 14. – С. 169–177.
28. Чухчин В. Д. Функциональная морфология рапаны / В. Д. Чухчин. – К.: Наукова думка, 1970. – 138 с.
29. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря / В. Д. Чухчин. – К.: Наукова думка, 1984. – 176 с.
30. Шадрин Н. В. Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз / Н. В. Шадрин // Экология моря. – 2000. – № 51. – С. 72–78.
31. Шадрин Н. В. Питание и распределение *Rapana venosa* (Vallenciennes, 1846) в акватории Опухского заповедника (Восточный Крым, Черное море) / Н. В. Шадрин, Т. А. Афанасова // Морський екологічний журн. – 2009. – Т. 8, № 2. – С. 24.
32. Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии территорий: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. биол. наук: спец. 03.00.18 «Гідробіологія» / Т. А. Шиганова. – М., 2009. – 56 с.
33. Шурова Н. М. Структурно-функциональная организация популяции мидий *Mytilus galloprovincialis* Черного моря / Н. М. Шурова. – К.: Наукова думка, 2013. – 208 с.
34. Шурова Н. М. Изменение популяционных характеристик черноморской мидии в условиях эвтрофирования и гипоксии морских прибрежных вод / Н. М. Шурова, А. Ю. Варигин, С. В. Стадниченко // Экология моря. – 2004. – Вып. 65. – С. 94–99.
35. Bailey R. C. Within-basin variation in the shell morphology and growth rate of a freshwater mussel / R. C. Bailey, R. H. Green // Canadian Journal of Zoology. – 1988. – Vol. 66, N 7. – P. 1704–1708.
36. Catsiki V. A. Monitoring of the effects of pollution along the Saronic gulf / V. A. Catsiki, C. Kozanoglou, E. Stroglyoudi // Report. 2001–2002 NCMR. – 2003. – 51 p.
37. Ecology and distribution of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in Sinop peninsula (Southern central Black sea), Turkey / M. Culha, L. Bat, A. Dogan [et al.] // J. Anim. Vet. Adv. – 2009. – Vol. 8, No. 1. – P. 51–58.
38. Harding J. M. Influence of environmental factors and female size on reproductive output in an invasive temperate marine gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) / J. M. Harding, R. Mann, C. W. Kilduff // Marine Biology. – 2008. – Vol. 155, No. 6. – P. 571–581.
39. International Council for the Exploration of the Sea. Alien Species Alert: *Rapana Venosa* (veined whelk) / [Ed. R. Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding]. – ICES Cooperative Research Report, 2004. – No. 264. – 14 p.
40. Loddington R. Marine invertebrates in hypoxia: developmental, behavioural, physiological and fitness responses / R. Loddington // The Plymouth Student Scientist. – 2011. – Vol. 4, No 2. – P. 267–277.
41. Luoma S. N. The developing framework of marine ecotoxicology: pollutants as a variable in marine ecosystems / S. N. Luoma // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1996. – Vol. 200. – P. 29–55.
42. Mann R. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast / R. Mann, J. M. Harding // Biol. Bull. – 2003. – N. 204. – P. 96–103.
43. Müller D. Growth and age structure of the swan mussel *Anodonta cygnea* (L.) at different depths in Lake Mattsee (Salzburg, Austria) / D. Müller, R. A. Patzner // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 341. – P. 65–70.

44. *Characterization of Rapana thomassiana as a indicator of environmental quality of the Black Sea coast of Bulgaria* / J. Namiesnik, P. Szefer, S. Moncheva [et al.] // *Environmental Technology*. – 2012. – Vol. 33, N 2. – P. 201–209.
45. *Salazar M. H. Mussels as bioindicators: effects of TBT on survival, bioaccumulation, and growth under natural conditions* / M. H. Salazar, S. M. Salazar // *Organotin*. – London, Chapman and Hall. – 1996. – P. 305–330.
46. *Savini D. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod Rapana venosa in the Northern Adriatic Sea* / D. Savini, A. Occhipinti-Ambrogi // *Helgol. Mar. Res.* – 2006. – Vol. 60. – P. 153–159.
47. *Rapa welk controls demersal community structure off Zmiinyi Island, Black Sea* / S. Snigirov, V. Medinets, V. Chichkin [et al.] / *Aquatic Invasions*. – 2013. – Vol. 3, I. 3. – P. 289–297.
48. *Stohlgren T. J. Risk analysis for biological hazards: what we need to know about invasive species* / T. J. Stohlgren, J. L. Schnase // *Risk analysis*. – 2006. – Vol. 26, N. 1. – P. 163–173.
49. *Vaquer-Sunyer R. Sulfide exposure accelerates hypoxia-driven mortality* / R. Vaquer-Sunyer, C. M. Duarte / *Limnol. Oceanogr.* – 2010. – 55 (3). – P. 1075–1082.
50. *Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species* / V. Zolotarev // *PSZNJ: Mar. Ecology*. – 1996. – Vol. 17 (1–3). – P. 227–236.

Статья поступила в редакцию 15.05.2014

В. А. Топтіков¹, В. М. Тоцький¹, Т. Г. Алексєєва¹, О. А. Ковтун²

Одеський національний університет імені І. І. Мечникова

¹кафедра генетики та молекулярної біології, e-mail: wat.22@mail.ru,

²кафедра гідробіології та загальної екології,

e-mail: hydrobiostation@gmail.com

вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ОСОБИН РАПАНИ (*RAPANA VENOSA VALLENCIENNES*, 1846) І МІДІЇ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819) З ОДНОГО БІОТОПУ

Резюме

Визначали стійкість до умов безводного середовища особин *R. venosa* і *M. galloprovincialis* за ознакою тривалості життя. За однакових значень мінімальної (дві доби) і максимальної (сім діб) тривалості життя досліджувані види розрізнялись темпами життя. Встановлено зв'язок стійкості моллюсків до екстремальних умов із їх розмірно-масовими показниками. В рапани максимальна адаптивна здатність проявлялась на рівні дрібних особин, у мідії стійкішими були великорозмірні особини.

Ключові слова: *Rapana venosa*, *Mytilus galloprovincialis*, адаптивний потенціал, розмірно-масові параметри.

V. A. Toptikov¹, V. M. Totsky¹, T. G. Alekseeva¹, O. O. Kovtun²

Odesa Mechnykov National University,

¹Department of Genetics and Molecular Biology, wat.22@mail.ru,

²Department of Hydrobiology and General Ecology, hydrobiostation@gmail.com,
2, Dvoryanska Str, Odesa, 65082, Ukraine

**COMPARATIVE ANALYSIS OF ADAPTIVE POTENTIAL
OF RAPA (*RAPANA VENOSA VALLENCIENNES*, 1846) AND
MUSSELS (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARK, 1819)
POPULATIONS FROM ONE BIOTOPE**

Summary

The steadiness of individuals *R. venosa* and *M. galloprovincialis* to anhydrous environmental conditions were determined by the duration of their lives. Under the same values of the minimum (two days) and maximum (seven days) of lifetime the specimens of the studied species differed in pace of life. The connection between the stability of molluscs to extreme environmental conditions with their size and weight indicators were shown. For *Rapana* the maximum of adaptive capacity to the extreme conditions manifested at the level of small-sized and younger individuals, in the case of mussels the large-sized specimens were more stable.

Keywords: *Rapana venosa*, *Mytilus galloprovincialis*, adaptive capacity, size and mass parameters