

УДК 594.3:591.3(262.5)

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИНОЧНОЕ ИНТРАКАПСУЛЯРНОЕ РАЗВИТИЕ РАПАНЫ *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)

© 2018 Пиркова А.В.*, Ладыгина Л.В.**

Институт морских биологических исследований РАН им. А.О. Ковалевского, Севастополь 299011;
e-mail: *apirkova@ukr.net; **lvladygina@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.04.2018

В экспериментальных условиях изучали продолжительность эмбрионального и личиночного интракапсулярного развития рапаны *Rapana venosa*, вселенца в Чёрное море, при температуре воды 23 °С и солёности 18‰. Представлено посуточное развитие эмбрионов и личинок в овотеках. Выход личинок из овотек был отмечен на 19–20-е сутки с момента отложения самками кладок. Описана морфология стенок овотеки и «окошка» и представлены их микрофотографии. Выявленные элементы репродуктивной стратегии рапаны *R. venosa* объясняют высокую адаптивную способность и широкое распространение вида.

Ключевые слова: рапана *Rapana venosa*, овотеки, эмбрионы, личинки, Чёрное море.

Введение

Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* – вселенец в Чёрное море. Впервые был обнаружен в Новороссийской бухте в 1947 г. [Драпкин, 1953]. В течение двух десятилетий он распространился по всему Чёрному морю, что явилось одной из причин уменьшения запасов коммерческих двустворчатых моллюсков – мидий и устриц и изменения донных биоценозов [Чухчин, 1961б; 1984]. Интенсивное распространение рапаны может быть объяснено нестабильностью экосистемы Чёрного моря с низким уровнем конкурентных взаимодействий видов [Zolotarev, 1996].

Устойчивый к изменениям солёности, температуры воды и концентрации кислорода [Mann, Harding, 2003] моллюск колонизировал многие моря: Адриатическое [Ghisotti, 1974], Эгейское [Koutsoubas, Voultziadou-Koukoura, 1991], Мраморное [Zibrowius, 1991], а также Атлантическое побережье США (Чесапикский залив) [Harding, Mann, 1999]. Единичные экземпляры взрослых моллюсков были обнаружены у северного атлантического побережья Франции [Gouletquer, 2000] и у берегов Ар-

гентины, в эстуариях и лагунах, местах промышленного выращивания двустворчатых моллюсков [Pastorino et al., 2000]. Источником биологической инвазии вида могли быть балластные воды с личинками рапаны [Zolotarev, 1996; Mann, Harding, 2000; ICES, 2004]. Возможен перенос в новые регионы молоди рапаны со спатом устриц или с другими промысловыми моллюсками [ICES, 2004]. Наиболее вероятный вектор инвазии – случайный перенос кладок рапаны, прикрепленных к днищам кораблей [Zolotarev, 1996].

Потенциальное воздействие рапаны на коммерчески ценные запасы моллюсков и на изменение биоразнообразия бентосных сообществ вызывает серьёзную озабоченность [Mann, Harding, 2000]. Поэтому Международное научное общество относит рапану *R. venosa* к опасным чужеродным видам, изучению биологии которых следует уделять первоочередное внимание [ICES, 2004; Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006].

Рапана – раздельнополый моллюск, достигает половозрелости в возрасте двух лет, средние размеры 58 мм; соотношение полов рав-

ное во всех возрастных группах [Чухчин, 1984]. В пробах, отобранных на волнорезах и песчаном дне северной Адриатики, соотношение полов также примерно равное [Savini et al., 2004]. По данным других авторов, в юго-восточной части Чёрного моря [Saglam et al., 2009, 2015] и у берегов Крыма [Бондарев, 2016] преобладают самцы; соотношение полов соответственно 1:1.60 и 1:1.85, что может быть связано с размерно-возрастной структурой выборки. Преобладание самцов во многих популяциях рапаны объясняется и тем, что самки несут большие энергетические затраты по воспроизводству потомства, чем самцы [Бондарев, 2016].

R. venosa размножается в мае – августе при температуре воды 19–25 °С, но оплодотворение происходит перед нерестом в течение зимы и весны [Чухчин, 1984; Chung et al., 1993]. Начало периода размножения определяется суммарным значением температуры воды [Cesari, Mizzan, 1993], а окончание связано с изменением сезонных циклов светового дня [Harding et al., 2008]. Пик нереста отмечен в июле [Bi Jinhong et al., 2016]. Самка откладывает оплодотворённые яйца в овоотеки, заполненные белком, которым питаются развивающиеся личинки [Чухчин, 1961a; 1984; Cesari, Mizzan, 1993; Harding et al., 2008]. Овоотеки продуцируются раковинной железой, расположенной внизу от семяприёмника. За сезон одна самка может отложить кладки 3–4 раза с интервалом 1–3 дня без промежуточного спаривания [Чухчин, 1984]. В каждой кладке около 100 овоотек, а в каждой овоотеке – от 984 до 1221 яйца. Следовательно, индивидуальная плодовитость самок рапаны может составлять от 320 тыс. до 450 тыс. яиц [Чухчин, 1984; Chung et al., 1993].

Описаны четыре стадии личиночного развития в овоотеках [Чухчин, 1970; Joly, 2002; Saglam, Duzgunes, 2007]. Экспериментально показано, что продолжительность развития рапаны до выхода личинок в планктон зависит от температуры и солёности воды [Van Shaojun et al., 2014].

Цель работы: изучение продолжительности эмбрионального личиночного интракапсулярного развития и микроструктуры стенок овоотеки рапаны; описание морфологии личинок

и выявление элементов репродуктивной стратегии рапаны *R. venosa*, объясняющих высокую адаптивную способность вида.

Материал и методы

Материалом для работы послужили 40 половозрелых особей рапаны *R. venosa* с высотой раковины от 31.7 до 79.0 мм, отобранных 21 июня 2013 г. в бухте Ласпи (южный берег Крыма: 44°24'56"N; 33°42'19"E) на глубине 5 м при температуре воды 19 °С. Дальнейшее их содержание проходило в ёмкости, разделённой на ячейки перфорированными перегородками, в морской воде (солёность 18‰) с постоянной аэрацией при температуре 23 °С и естественном освещении. Регуляцию температуры в помещении осуществляли кондиционированием воздуха. Обмен воды и подачу корма проводили ежедневно. В качестве корма использовали живых мидий, выращенных на мидийной ферме.

Контроль эмбрионального развития начали сразу после отложения кладки первой самкой и продолжали в течение дня с интервалом 30–45 мин, а личиночного развития – ежедневно, вскрывая по 2 овоотеки, с помощью микроскопов МБС-9 и МИКМЕД-6 и фотокамеры Sony Lens/Optical 3x (7.2 mega pixels). Фотографии стадий эмбрионального и личиночного развития были обработаны в Adobe Photoshop (версия 4), используя контраст, оптимизацию цвета и фильтр. Обозначения на рис. 1 и рис. 3 указаны согласно терминологии [Чухчин, 1970].

Яйца и эмбрионы, отобранные пипеткой из овоотек, промывали профильтрованной морской водой и фиксировали в этанол-уксусном фиксаторе. Смену фиксатора проводили дважды: через 1 ч и 1 сутки (сут). Препараты окрашивали 2%-м ацетоорсеином при температуре 37 °С в течение 3 ч. Готовили временные давленные цитологические препараты с каплей молочной кислоты (C₃H₆O₃). Количество blastomeres определяли по количеству окрашенных ядер.

Высоту и ширину раковин самок рапаны измеряли при помощи штангенциркуля с точностью до 0.1 мм согласно схеме [Голиков, Старобогатов, 1972]; определение общей мас-

сы проводили перед началом эксперимента на ВЛК-500 М (до 0.01 г). Размеры яйцеклеток, эмбрионов и личинок измеряли при помощи окуляр-микрометра и микроскопа МИКМЕД-6 (по 20 измерений). Овотеки с оплодотворёнными яйцеклетками отделяли скальпелем по одной из кладки; при помощи окуляр-микрометра и микроскопа МБС-9 определяли их длину; массу овотек (вместе с подложкой) определяли взвешиванием на весах WAGA TORSYJNA-WT (до 0.1 мг) (по 10 овотек из каждой кладки).

Фрагменты стенок овотеки промывали дистиллированной водой и после высушивания готовили препараты для изучения на электронном сканирующем микроскопе JEM-1230.

Для математической обработки данных использовали программы «Excel» и «Диаграмма» (Windows – 2003).

Результаты

26 июня самка рапаны с высотой раковины 38.8 мм отложила первую кладку.

Интенсивный нерест продолжался в течение июля с пиком в середине месяца. Последняя кладка была отложена 26 августа самкой с высотой раковины 38.6 мм (табл. 1).

За период исследования отнерестились 15 самок. Высота их раковин колебалась от 31.7 до 79.0 мм; ширина раковины – от 26.5 до 68.8 мм; общая сырая масса – от 5.74 до 79.61 г.

Диаметр яиц, отложенных самками разных размеров, составил от 198.0 ± 4.9 мкм до 231.0 ± 6.9 мкм (см. табл. 1, рис. 1А). Установлено, что средние размеры яиц не зависели от высоты раковины или общей массы самок рапаны.

Через 30 мин после нереста, были отмечены яйцеклетки с одним направительным тельцем (рис. 1В).

Таблица 1. Линейно-весовые характеристики половозрелых самок и овотек рапаны *Rapana venosa*

Дата отложения кладок	Линейно-весовые характеристики						Средний диаметр яиц, мкм
	самки			овотеки			
	Высота раковины, H , мм	Ширина раковины, C , мм	Общая сырая масса, W , г	Средняя длина овотеки, l , мм	Средняя масса овотеки, w , мг	Количество яиц в овотеке, n	
26.06	38.8	34.8	12.07	9.3 ± 0.2	22.8 ± 1.3	298 ± 34	229.0 ± 5.2
01.07	36.8	30.9	8.42	7.5 ± 0.4	13.4 ± 0.7	248 ± 24	204.0 ± 4.1
01.07	64.1	54.4	51.39	11.2 ± 1.4	35.8 ± 2.2	371 ± 41	231.0 ± 6.9
05.07	31.7	26.5	5.74	11.3 ± 0.2	36.2 ± 0.3	331 ± 26	212.0 ± 5.3
08.07	55.0	47.9	38.53	11.4 ± 0.1	38.8 ± 1.2	386 ± 44	208.2 ± 3.5
08.07	56.2	48.9	30.76	14.3 ± 0.1	37.7 ± 3.6	310 ± 15	220.5 ± 3.8
11.07	47.9	41.9	22.80	8.4 ± 0.2	20.3 ± 1.0	274 ± 47	199.0 ± 2.9
11.07	67.0	57.8	70.74	15.7 ± 0.6	57.8 ± 2.3	667 ± 73	224.4 ± 4.6
11.07	71.6	58.7	51.29	16.0 ± 0.1	52.8 ± 3.1	638 ± 30	227.6 ± 5.2
11.07	79.0	68.8	79.61	16.6 ± 0.3	48.8 ± 2.1	697 ± 43	221.1 ± 4.9
12.07	52.2	46.8	29.95	14.0 ± 0.2	36.4 ± 0.8	427 ± 15	213.0 ± 3.1
12.07	38.4	35.2	11.65	9.8 ± 0.5	22.0 ± 0.5	350 ± 33	212.0 ± 4.1
15.07	62.4	55.4	60.52	15.3 ± 0.5	55.2 ± 2.1	601 ± 53	221.9 ± 5.3
26.07	47.2	40.0	19.27	11.0 ± 0.1	21.3 ± 0.6	311 ± 25	214.0 ± 3.9
26.08	38.6	33.8	11.52	8.8 ± 0.6	15.5 ± 0.9	229 ± 16	198.0 ± 4.9

Примечание: ($x \pm i$) – среднее значение, \pm доверительный интервал.

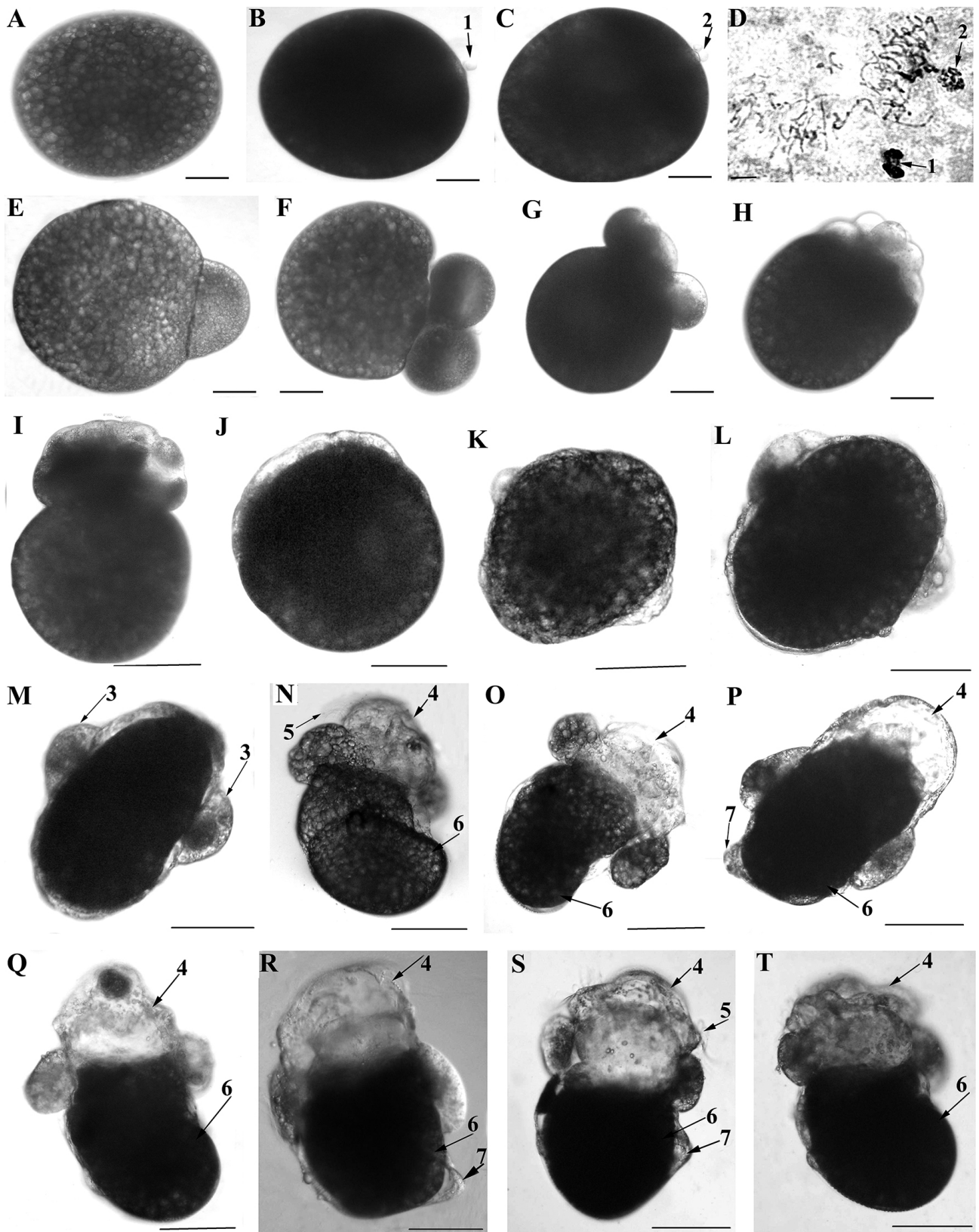


Рис. 1.

На 60-й мин произошло выделение второго направительного тельца рядом с первым (рис. 1С), а не над ним, как показано у двустворчатых моллюсков [Пиркова, 2000]. Следовательно, ось веретена второго мейотического деления в оплодотворённой яйцеклетке рапаны не совпадает с осью первого. Деление первого направительного тельца неполное: образуется так называемый «кариологический мостик» (рис. 1D).

Затем от макромера, выпячиванием части цитоплазмы, отделился второй микромер. Через 4 ч 30 мин были отмечены эмбрионы с двумя blastomерами (рис. 1Е). Через 7 ч 15 мин произошло второе митотическое деление и образование четырёх blastомеров. Ранее было показано, что при первом и втором дроблении наблюдается временное образование полярных лопастей, которые затем исчезают. Дробление яиц у рапаны, как и у всех моллюсков, спиральное, неравномерное: на стадии четырёх blastомеров один blastомер намного крупнее остальных [Чухчин, 1970].

В дальнейшем делились только микромеры, образуя так называемую «корону» blastомеров. Через 10 ч количество blastомеров увеличилось до 6 (рис. 1Н). Через сутки наблюдали эмбрионы с 28 blastомерами, на вторые и третьи сутки – соответственно blastулу (42 blastомера) (рис. 1J) и гастралу (54 blastомера). На пятые сутки развития наблюдали стадию трохофоры размерами около 260.9 мкм (266 blastомеров) с ресничками на переднем крае и ресничным поясом по экваториальной линии (рис. 1К).

Увеличение количества blastомеров в эмбрионах рапаны *R. venosa* возрастом от 4.5 ч (0.19 сут) до 5 сут представлено уравнением степенной функции:

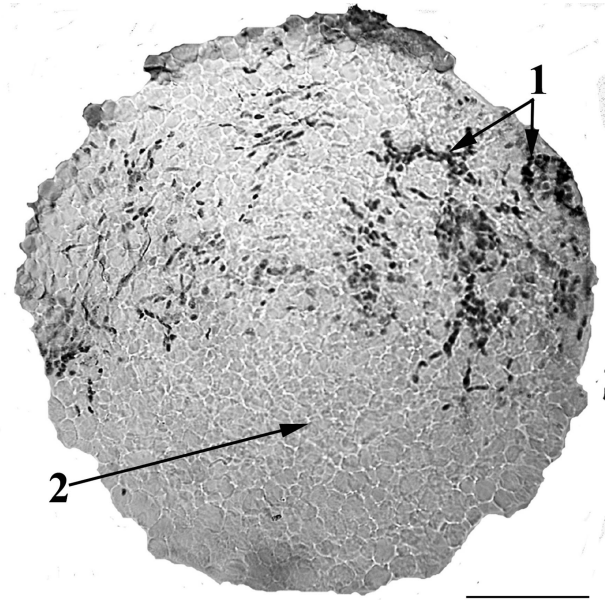


Рис. 2. Трохофора, возраст 6 сут.

Обозначения: 1 – окрашенные ядра делящихся клеток; 2 – желток. Масштаб: 200 мкм.

$$n = 18.626 \cdot T^{1.2843}; R^2 = 0.9483,$$

где n – количество blastомеров; T – возраст, сут; R^2 – коэффициент детерминации.

На цитологических препаратах делящиеся клетки видны только в верхней части трохофоры (окрашенные ядра), внизу – так называемый «желточный мешок», питательные вещества которого используются личинками в процессе развития (рис. 2).

На этой стадии происходит закладка первичного кишечника; нижней стенкой кишечника остаётся желточная масса [Чухчин, 1970].

В возрасте 9 сут у личинок формируется велум с ресничками, зачаток раковины и ноги (рис. 1P–Q) и личинка переходит в стадию парусника до скручивания [Догель, 1981] или

Рис. 1. Эмбриональное развитие рапаны *Rapana venosa*: А – оплодотворённая яйцеклетка; В – выделение 1-го направительного тельца; С – выделение 2-го направительного тельца; Д – деление первого направительного тельца; Е – два blastомера; F – три blastомера; G – четыре blastомера; H – шесть blastомеров; I – эмбрион, 1 сут; J – blastула (возраст 2 сут); K – трохофора (5 сут); L – трохофора (6 сут); M–T – парусник до скручивания; M–O – возраст 7 сут; M – вид с дорзальной стороны; N – вид сбоку; O – вид с вентральной стороны, P – 9 сут; Q – вид с вентральной стороны (10 сут); R – вид с дорзальной стороны (10 сут); S – вид с дорзальной стороны (11 сут); T – вид с вентральной стороны (11 сут).

Обозначения: 1 – первое направительное тельце; 2 – второе направительное тельце; 3 – боковые желточные выросты; 4 – зачаток велума; 5 – реснички велума; 6 – зачаток раковины; 7 – зачаток ноги. Масштаб: А–С и Е–Н – 48 мкм; D – 10 мкм; I–T – 100 мкм.

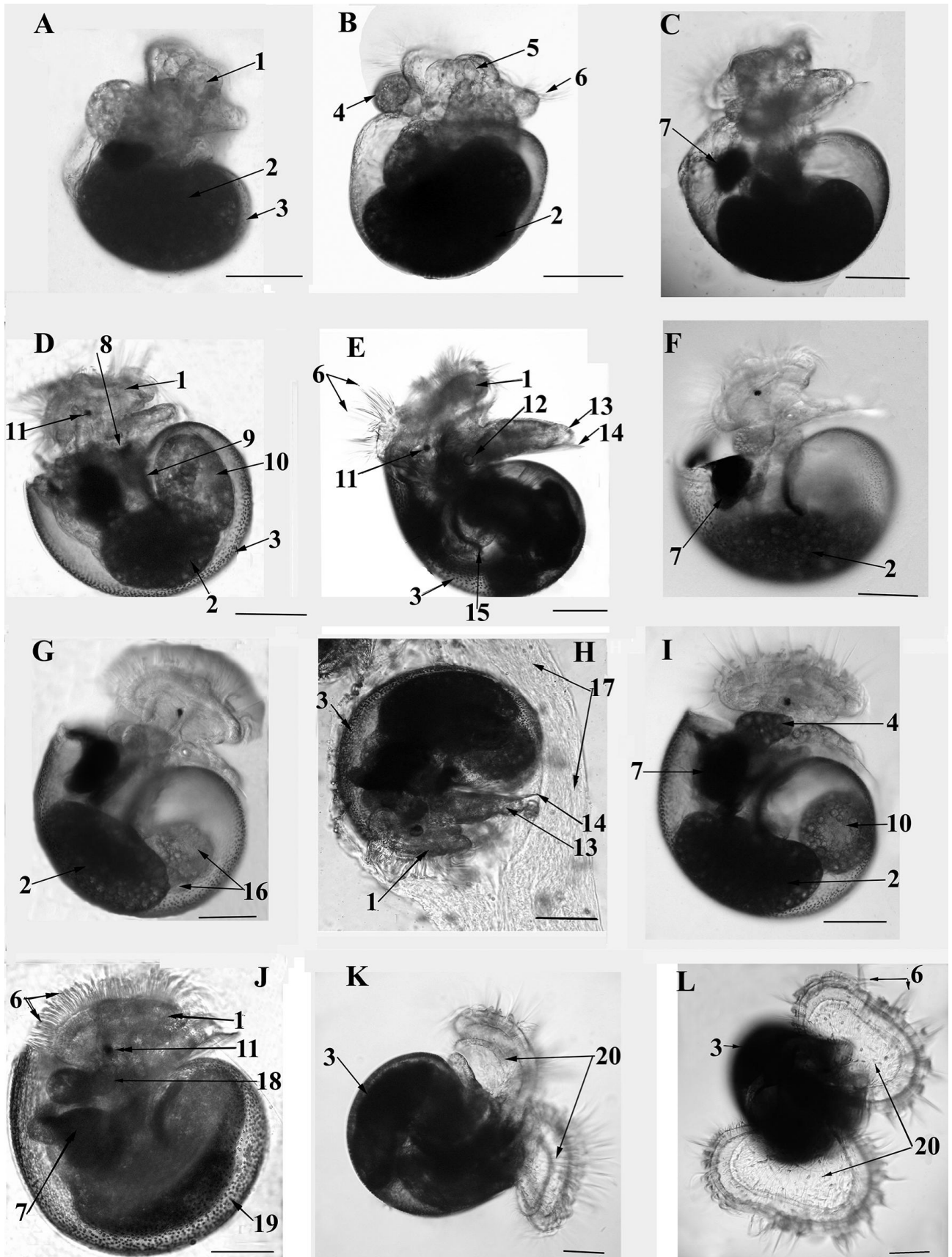


Рис. 3.

в так называемую стадию предвелигера [Saglam, Duzgunes, 2007]. На этой стадии личинки активно передвигались в овотках при помощи ресничек. Продолжительность стадии до 6 сут (рис. 1М–Т). Следовательно, в течение 11 сут питание развивающихся эмбрионов и личинок лецитотрофное, то есть осуществляется за счёт питательных веществ яйцеклетки, накопленных в период вителлогенеза.

Затем раковина предвелигера начинает округляться (рис. 3А) и на 12-е сут развития раковина велигера становится округлой в один оборот размерами до 250 мкм – это промежуточная стадия интракапсулярного велигера, описана ранее (рис. 3В) [Saglam, Duzgunes, 2007]. У личинки сформирован велум, по бокам велума видны боковые желточные выросты, сквозь раковину просматривается желточный мешок. На 14-е сут у велигера размером около 344 мкм раковина в 1.1 оборота, двухлопастный велум с ресничками и двумя глазками диаметром 12 мкм; сформирована нога и оперкулум; желточный мешок тесно примыкает к пищеварительной железе (рис. 3Д)

У велигера возрастом 15 сут сквозь раковину просматриваются пищеварительная железа, желточный мешок, ротовое отверстие, кишка и анальная почка; у основания ноги – отолит (рис. 3Е–F). На 16-е сут развития высота раковины велигера около 368.0 мкм; на раковине появляется рисунок в виде коричневых точек; форма глазка овальная, парус и реснички хорошо развиты (рис. 3G–I). Развивающиеся велигеры питаются интракапсулярным белком, направляя его ресничками паруса в ротовое отверстие (рис. 3Н). У велигеров возрастом 17 сут в нижней части раковины ещё наблюдается желточ-

ный мешок и боковые желточные выросты по бокам паруса (рис. 3I). Сердце у личинок велигера двухкамерное (рис. 3J). На 19-е сут перед выходом велигеров из овотек высота раковины личинок составила около 425.0 мкм; ширина – 325.0 мкм, раковина велигеров в 1.25 оборота (рис. 3K). У основания велума хорошо различимы два глазка диаметром 16 мкм.

По мере развития личинок цвет кладки изменялся от светло-жёлтого (рис. 4А) до тёмно-серого (рис. 4В). Личинки рапаны в течение 2 сут выходили через овальные «окошки» размерами 600x700 мкм, расположенные в верхних концах овотек (рис. 4С).

У раннего велигера, вышедшего из овотки, высота раковины около 430 мкм. Поверхность раковины покрыта бугорками коричневого цвета. Велум двулопастный не окрашенный, с двумя рядами ресничек: коротких и длинных. Правая лопасть длиннее (410 мкм), чем левая (367 мкм) (рис. 3L). Движение ресничек велума направлено в одну сторону, и велигеры, плаывая в толще воды, образуют так называемые «воронки», поднимаясь к поверхности воды, и удерживаются поверхностным натяжением. Возможно, что поверхностные течения в море способствуют их расселению.

Таким образом, в экспериментальных условиях при температуре 23 °С и солёности 18‰ продолжительность эмбрионального и личиночного развития в овотках составила 19–20 суток.

Электронно-микроскопические исследования морфологии стенок овотки показали наличие пор, неравномерно распределённых в

Рис. 3. Интракапсулярное развитие личинок рапаны *R. venosa*: А–L – личинки разного возраста на стадии велигера; А – 11.5 сут; В – 12 сут (раковина 1 оборот); С – 13 сут; Д – 14 сут (раковина 1.1 оборота); Е–F – 15 сут; G – 16 сут; Н – 16 сут, велигер, питающийся интракапсулярным белком; I–J – 17 сут; K – 19 сут (раковина 1.25 оборота), велигер перед выходом из овотки; L – 20 сут, ранний велигер, вышедший из овотки. Обозначения: 1 – велум; 2 – желточный мешок; 3 – раковина; 4 – боковые желточные выросты; 5 – головная лопасть велума; 6 – реснички велума; 7 – анальная почка; 8 – ротовое отверстие; 9 – пищевод; 10 – пищеварительная железа; 11 – глазок; 12 – отолит; 13 – нога; 14 – оперкулум; 15 – кишка, переходящая в желудок; 16 – доли пищеварительной железы; 17 – интракапсулярный белок; 18 – личиночное сердце; 19 – пигментация раковины; 20 – лопасти велума. Масштаб: А–L – 100 мкм.

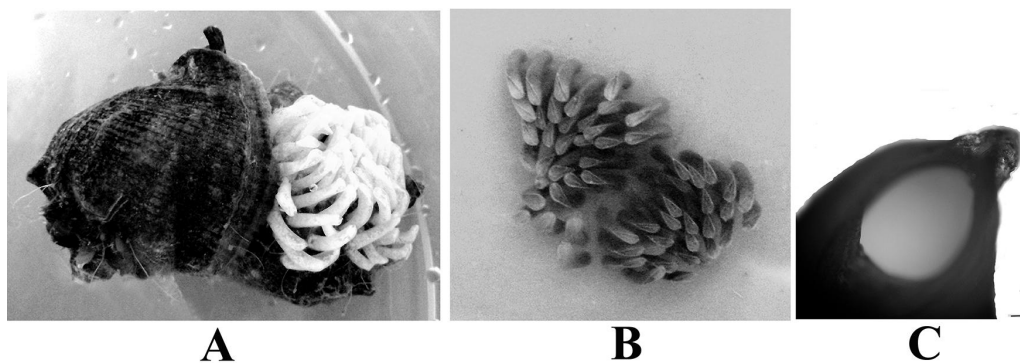


Рис. 4. А – Нерест самки рапаны *Rana venosa*; В – кладка рапаны перед выходом личинок; С – «окошко» в верхнем конце оводтеки. Масштаб: 100 мкм.

её стенках (рис. 5А). Поры диаметром 6 мкм имеют крышечку размерами около 4 мкм (рис. 5В). Зазор между краями поры и крышечкой составляет около 1 мкм.

Тяжи разного размера, поперечно прикрепленные к внутренним стенкам оводтеки по всей

её длине, вероятно, служат каркасом, препятствующим расширению оводтеки (рис. 5С). «Окошки» оводтек имеют перфорированную структуру и состоят из волокон, перекрывающихся, соединенных или разветвленных, образующих множество сквозных пор размера-

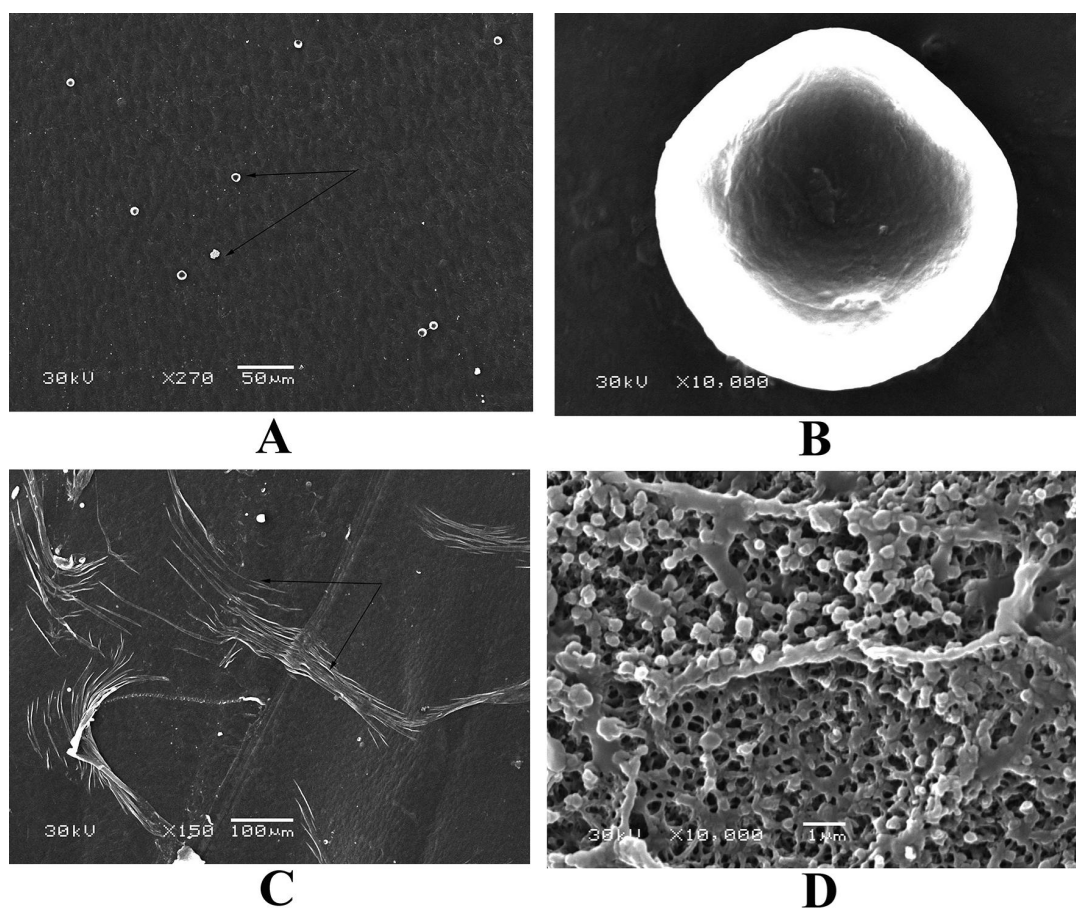


Рис. 5. Морфология стенок оводтеки: А – поры в стенке оводтеки (обозначены стрелками); В – пора с крышечкой; С – белковые тяжи, соединяющие внутренние стенки оводтеки (обозначены стрелками); D – перфорированная структура «окошка».

ми до 0.5 мкм, через которые происходит контакт с внешней средой (рис. 5D).

Обсуждение результатов

За период исследования из 40 экз. рапаны отнерестились 15 самок. 25 экз. оказались самцами, что было подтверждено анатомически. Соотношение самок и самцов в выборке составило 1 самок : 1.7 самцов. Известно, что в популяциях рапаны юго-восточной части Чёрного моря [Saglam et al., 2009, 2015] и у берегов Крыма [Бондарев, 2016] также преобладали самцы. Данные, полученные в результате эксперимента, не могут точно отобразить половую структуру популяции рапаны в бухте Ласпи, так как в выборку не были включены моллюски высотой раковины менее 30 мм.

Ранее было показано, что продолжительность развития рапаны до выхода личинок в планктон зависит от температуры и солёности воды. Наиболее короткий период инкубации (12 дней) – при температуре воды 34 °С и солёности 30‰ [Ban Shaojun et al., 2014]. Самый длительный период развития указан для рапаны из Чёрного моря – один месяц [Чухчин, 1970]. При солёности воды 18–28‰ и температуре 18.3–20.4 °С продолжительность развития рапаны в оводках составила от 17 [Chung et al., 1993] до 21 сут [Mann, Harding, 2000]. А при температуре воды от 20 до 27 °С и солёности от 15 до 18‰ интракапсулярное развитие личинок рапаны продолжалось от 15 до 27 сут [Saglam, Duzgunes, 2007]. В условиях эксперимента при стабильной температуре воды 23 °С и солёности 18‰ личинки рапаны начали выходить из оводок на 19-е сут. Вероятно, кроме абиотических факторов (температуры и солёности воды) продолжительность эмбрионального и личиночного интракапсулярного развития рапаны зависит от биотических факторов: размера яиц, количества их в оводках и длины оводок, что непосредственно связано с количеством питательных веществ, необходимых для развития эмбрионов и личинок. За последние десятилетия средние значения размеров яиц, отложенных самками рапаны, обитающей в Чёрном море, уменьшились примерно в два раза, что связано с изме-

нившимся спектром питания рапаны во всех локальных популяциях моря. Так, в кладках рапаны из Севастопольской бухты максимальный диаметр яиц составил 500 мкм [Чухчин, 1970, 1984]; из юго-восточной части Чёрного моря (Турция) – 276 мкм [Saglam, Duzgunes, 2007]; из бухты Ласпи (южный берег Крыма) 231 мкм. Установлено, что минимальные (198.0 ± 4.9 мкм) и максимальные (231.0 ± 6.9 мкм) значения диаметра яиц у рапаны из бухты Ласпи достоверно отличались (см. табл. 1). Вероятно, размер яиц является индивидуальной особенностью самок.

Установленные линейные зависимости – среднего количества яиц в оводке (n) и среднего значения длины оводки (l , мм) от общей сырой массы самки до нереста ($5.74 < W, g \leq 79.61$) – косвенно указывают на связь этих показателей с трофической обеспеченностью самок рапаны в период половой зрелости: $n = 0.0027 \cdot W + 208.08; R^2 = 0.8038;$
 $l = 0.1043 \cdot W + 8.5339; R^2 = 0.6793;$
 где R^2 – коэффициент детерминации.

Продолжительность эмбрионального развития рапаны составила 4 сут. В последующие 2 сут сформировались трохофоры округлой формы с ресничками на переднем конце и по экваториальной линии, с характерными образованиями – боковыми желточными выростами. Личинки медленно двигались внутри оводки при помощи ресничек. На 7-е сут личинки перешли в стадию подвижного предвелигера: форма тела приобрела вытянутую форму с выпяченным передним концом. На этой стадии, продолжительностью 6 сут, происходит закладка всех внутренних органов, раковины, паруса и ноги; питание лецитотрофное.

У личинок рапаны на стадии велигера (возраст 12–19 сут) уже сформирована пищеварительная и выделительная системы. В течение продолжительного интракапсулярного развития они употребляют белок, в который погружены, и желток из желточного мешка и боковых желточных выростов [Чухчин, 1984]. Питаясь, личинки выделяют метаболиты, которые должны постоянно выводиться из оводок. Связь с внешней средой осуществляется через поры, расположенные в стенках оводки.

Судя по строению, поры «работают» по принципу клапана, через который выводятся метаболиты при увеличении интракапсулярного давления. Вероятно, диаметр пор может изменяться: увеличиваться, когда давление внутри овотеки возрастает, и уменьшаться, когда интракапсулярное давление выравнивается с наружным. Постоянное движение велигеров внутри овотеки в направлении к «окошку», а затем вниз, к основанию овотеки, исключает застойные явления, что обеспечивает равномерное распределение белка и направление метаболитов к выходу через поры стенок и «окошек».

Заключение

В результате проведённых экспериментов было установлено:

1. При температуре воды 23 °С и солёности 18‰ продолжительность интракапсулярного развития рапаны *R. venosa* от момента отложения самкой кладки с оплодотворёнными яйцеклетками до выхода велигеров в планктон составила 19–20 сут:

- 4 сут – продолжительность эмбрионального развития, деление бластомеров, образование бластулы и гастрюлы;
- 2 сут – продолжительность развития трохофоры, закладка внутренних органов, паруса и ноги;
- 6 сут – развитие парусника до скручивания раковины, закладка и развитие внутренних органов, велума, раковины и ноги; питание лецитотрофное;
- 6 сут – рост и развитие велигера с округлой раковиной и развитым велумом; питание интракапсулярным белком и желтком из желточного мешка и боковых желточных выростов;
- 2 сут – продолжительность выхода ранних велигеров в планктон; питание микроводорослями.

2. Размер яиц, вероятно, является индивидуальной особенностью самок, и зависит от трофических условий в период вителлогенеза.

3. Репродуктивная стратегия рапаны *R. venosa* направлена на сочетание высокой плодовитости и защиты потомства.

4. Выявлены элементы репродуктивной стратегии рапаны, объясняющие высокую адаптивную способность и широкое распространение вида:

- наличие микропор в стенках и «окошках» овотеки, через которые осуществляется связь с внешней средой;
- поведенческие реакции – движение интракапсулярных личинок к «окошку» и направление движения ранних велигеров, вышедших из овотек, к поверхности воды.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (гос. рег. № АААА-А18-118021350003-6).

Литература

- Бондарев И.П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) Севастопольских бухт (Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1. № 3. С. 14–21.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda // В сб.: Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Киев: Наукова думка, 1972. С. 65–167.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.
- Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
- Пиркова А.В. Продолжительность стадий мейоза у мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. при разной температуре // Цитология и генетика. 2000. Т. 34. № 1. С. 30–33.
- Чухчин В.Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Севастополь. 1961а. Т. 14. С. 163–168.
- Чухчин В.Д. Рапана (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // В сб.: Труды Севастопольской биологической станции / Отв. ред. В.А. Водяницкий. Севастополь. 1961б. Т. 19. С. 178–187.
- Чухчин В.Д. Функциональная морфология рапаны. Киев: Наукова думка, 1970. 138 с.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 176 с.
- Van Shaojun, Zhang Tao, Pan Hengqian. Effects of temperature and salinity on the development of embryos and larvae of the veined rapa whelk *Rapana venosa*

- (Valenciennes, 1846) // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2014. Vol. 32. No. 4. P. 773–782.
- Bi Jinhong, Li Qi, Yu Honget. Seasonal variations in biochemical composition during the reproductive cycle of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from the northern coast of China // Marine Biology Research. 2016. Vol. 12. No. 2. P. 177–185.
- Cesari P., Mizzan. L. Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattività (Gastropoda: Muricidae, Thaidinae // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia. 1993. No. 42. P. 9–21.
- Chung E.Y., Kim S.Y., Kim Y.G. Reproductive ecology of the purple shell *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae // Korean J. Malacology. 1993. No. 9. P. 1–15.
- Ghisotti F. *Rapana venosa* (Valenciennes), nuova ospite Adriatica? // Conchiglie. Milano. 1974. Vol. 10. No. 5–6. P. 125–126.
- Gouilletquer P. Rapport d'activité 1999 du Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes de La Tremblade. 2000 (Электронный документ) // (<http://archimer.ifremer.fr/doc/00071/18263/>). Проверено 30.08.2018 г.
- Harding J.M., Mann R. Observations on the biology of the veined Rapa Whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay // Journal of Shellfish Research. 1999. No. 18(1). P. 9–17.
- Harding J.M., Mann R., Kilduff C.W. Influence of environmental factors and female size on reproductive output in an invasive temperate marine gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) // Marine Biology. 2008. Vol. 155. No. 6. P. 571–581.
- ICES. Alien species alert: *Rapana venosa* (veined whelk). In: Mann R., Occhipinti A., Harding J.M. editors. (editors). ICES Cooperative Research Report № 264. 2004. 14 p.
- Joly J.-P. Bouget J.-F., Hirata T. Le gastropode prédateur *Rapana venosa*. DRV/RST/RA. 2002. Vol. 14. 42 p.
- Koutsoubas D., Voultziadou-Koukoura E. The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Thaididae) in the Aegean Sea // Bollettino Malacologico. 1991. Vol. 26. No. 10–12. P. 201–204.
- Mann R., Harding J.M. Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusks // Biological Invasions. 2000. Vol. 2. P. 7–22.
- Mann R., Harding J.M. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast // Biol. Bull. 2003. Vol. 204. P. 96–103.
- Pastorino G., Penchaszadeh P.E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): a new gastropod in south Atlantic waters // J. Shellfish Res. 2000. Vol. 19. P. 897–899.
- Saglam H., Duzgunes E. Deposition of egg capsule and larval development of *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) from the south-eastern Black Sea // Journal of the Marine Biological Association of the U.K. 2007. No. 87. P. 953–957.
- Saglam H., Duzgunes E., Ogut H. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae) // ICES Journal of Marine Science. 2009. Vol. 66. No. 9. P. 1865–1867.
- Saglam H., Kutlu S., Dagtekin M. Population biology of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Neogastropoda) in the south-eastern Black Sea of Turkey // Cahiers De Biologie Marine. 2015. Vol. 56. No. 4. P. 363–368.
- Savini D.M., Castellazzi M.F., Ambrogi A.O. The alien mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the northern Adriatic Sea: population structure and shell morphology // Chem. Ecol. 2004. Vol. 20. P. 411–424.
- Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgol. Mar. Res. 2006. Vol. 60. P. 153–159.
- Zibrowius H. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species // Mésogée. 1991. Vol. 51. P. 83–107. Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species. P.S.Z.N. I // Marine Ecology. 1996. Vol. 17. No. 1–3. P. 227–236.

**EMBRYONIC AND LARVAL INTRACAPSULAR
DEVELOPMENT OF RAPA WHELK
RAPANA VENOSA (VALENCIENNES, 1846)
(GASTROPODA, MURICIDAE)**

© Pirkova A.V.*, Ladygina L.V.**

A.V. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences
2, Nakhimov Prosp., 299011 Sevastopol
e-mail: *apirkova@ukr.net; **lvladygina@yandex.ru

The duration of embryonic and larval intracapsular development of *Rapana venosa*, an invader into the Black Sea, was studied in experimental conditions under the water temperature equal to 23 °C and salinity equal to 18‰. The day by day development of embryos and larvae in egg capsules is presented. Release of larvae from egg capsules was noted on the 19th–20th day from the moment of the egg laying. The morphology of egg capsule walls and micropores is described, and microphotographs of them are presented. The revealed elements of *R. venosa* reproductive strategy explain high adaptive capacity and wide distribution of the species.

Key words: rapa whelk *Rapana venosa*, egg capsules, embryos, larvae, the Black Sea.