

ХАРАКТЕРИСТИКА МИТОТИЧЕСКИХ ХРОМОСОМ РАПАНЫ *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)

© 2019 Пиркова А.В.

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

Поступила в редакцию 29.03.2019. После доработки 15.07.2019. Принята к публикации 21.08.2019

Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) – вселенец в Чёрное море из Японского, распространился во многих районах Мирового океана. В настоящей статье представлено описание кариотипа в эмбриональных клетках. В кариотипе рапаны 70 хромосом трёх морфологических групп: метацентрические (32), субметацентрические (36) и субтелоцентрические (2) хромосомы длиной от 1.499 ± 0.019 до 5.575 ± 0.125 мкм. Длина гаплоидного набора хромосом составила 100.783 мкм. Множественный тип скрещивания обеспечивает высокое генетическое разнообразие *R. venosa*, объясняющее адаптивные возможности репродуктивной стратегии и эврибионтность вида.

Ключевые слова: рапана *Rapana venosa*, эмбрионы, митоз, хромосомы, кариотип, Чёрное море.

Введение

Хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* – вселенец в Чёрное море из Японского [Драпкин, 1953]. За короткий срок распространился по всему морю за исключением опреснённых участков северо-западной части Чёрного моря [Иванов, 1961]. В настоящее время имеется информация о расселении *R. venosa* во многих регионах Мирового океана [Ghisotti, 1974; Koutsoubas, Voultziadou-Koukoura, 1991; Zibrowius, 1991; Кантор, 1998; Harding, Mann, 1999; Mann, Harding, 2000; Bouget et al., 2001; Joly et al., 2002; Savini et al., 2004; Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006]. Единичные экземпляры взрослых моллюсков были обнаружены у северного атлантического побережья Франции [Gouletquer, 2000] и у берегов Аргентины, в эстуариях и лагунах, местах промышленного выращивания двустворчатых моллюсков [Pastorino et al., 2000]. Широкое распространение рапаны связано с экологической пластичностью: моллюск обитает в широком диапазоне солёности – от 15 до 32‰ [Чухчин, 1984; Mann, Harding, 2003; Van Shaojun et al., 2014].

Рапана питается двустворчатыми моллюска-

ми и поэтому играет важную роль в формировании донных биоценозов [Чухчин, 1961б; Золотарёв, Терентьев, 2012]. Это раздельнополый моллюск, достигает половозрелости в возрасте двух лет [Чухчин, 1961а]. Соотношение полов равное во всех возрастных группах [Чухчин, 1984]. По данным других авторов, в локальных популяциях юго-восточной части Чёрного моря и у берегов Крыма преобладают самцы [Saglam et al., 2009, 2015; Бондарев, 2016]. Размножается в мае – августе при температуре воды 19–25 °С, но копуляция может происходить перед нерестом в течение зимы или весны [Чухчин, 1961а; Chung et al., 1993; Saglam, Duzgunes, 2007], так как в любое время года семяпровод половозрелых самцов рапаны заполнен зрелыми спермиями [Чухчин, 1961а]. Сперма, поступившая в женскую половую систему при копуляции, накапливается в семяприёмниках [Чухчин, 1984].

Изучению различных аспектов морфологии, биологии развития и питания *R. venosa* посвящено значительное число работ [Чухчин, 1961а, 1970, 1972, 1984; Cesari, Mizzan, 1993; Chung et al., 1993; Bouget et al., 2001; Joly et al.,

2002; Harding et al., 2008; Куракин, Говорин, 2011; Ban Shaojun et al., 2014; Bi Jinhong et al., 2016]. Однако сведения о цитологических исследованиях рапаны отсутствуют. В обзоре о кариотипах 243 видов брюхоногих моллюсков приведены данные по 7 видам семейства Muricidae, описанные ранее [Thiriot-Quievreux, 2003]. Так, у видов *Bolinus brandaris* и *Hexaplex trunculus* количество бивалентов на стадии диакинеза составило 35 [Vitturi et al., 1982]. Кариотип *Nucella canaliculata*, *N. lima*, *N. lamellose* состоит из 70 хромосом [Ahmed, 1974; Vitturi et al., 1982]; кариотип *Thais cingulifera* – из 72 хромосом [Yaseen et al., 1995]. Вид *N. lapillus* отличается полиморфизмом кариотипа: $2n = 26$ и $2n = 36$ хромосом [Bantock, Cockayne, 1975; Pascoe, 2006]. Полиморфизмом кариотипа отличается ещё один вид этого семейства: *Plicopurpura pansa* с модальным числом $2n = 36$ хромосом [Lenin et al., 2007]. Для четырёх видов (*Bolinus brandaris*, *Hexaplex trunculus*, *Ocenebra erinaceus* и *Stramonita haemastoma*) проведён сравнительный кариологический анализ [Leitao et al., 2009].

К семейству Muricidae относится и вид *R. venosa* [Голиков, Старобогатов, 1972]. Общеизвестно, что результаты сравнительной кариологии могут быть определяющими при идентификации вида наряду с традиционными морфологическими признаками и новыми данными по молекулярной биологии [Joly et al., 2002; Yang et al., 2008].

Цель работы: изучение морфологии, количества и размеров митотических хромосом в эмбриональных клетках рапаны и выявление элементов адаптивных возможностей репродуктивной стратегии этого вида.

Материал и методы

Содержание производителей в лабораторных условиях и нерест самок. Производители рапаны высотой раковины от 44.0 до 80.0 мм были отобраны в июне из бухты Ласпи (Южный берег Крыма, ЮБК: 44°24'56"N; 33°42'19"E, глубина 5 м). Половозрелых особей содержали в течение месяца в лабораторных условиях в морской воде (солёность 18‰) при температуре 23 °C и постоянной аэрации.

Смену воды проводили ежедневно. В качестве корма были использованы мидии, выращенные на морской ферме. В течение июля самки откладывали кладки на стенки ёмкостей, в которых они содержались. Для двух самок было известно время начала нереста.

Материал для исследования. Материалом для исследования стадий митоза и кариотипа послужили эмбрионы рапаны на стадии четырёх бластомеров, выделенные из овотек через 7 ч 15 мин от начала нереста самок.

Фиксация материала. Овотеки подрезали ножницами у основания кладки и при помощи пинцета и препаровальной иглы выдавливали содержимое на стекло с луночкой. Эмбрионы в течение 30 с промывали от белка, в который они были погружены, профильтрованной морской водой. Затем пипеткой отбирали жидкость, а материал фиксировали в свежеприготовленном и охлаждённом этанол-уксусном фиксаторе (3:1) [Thiriot-Quievreux, 1982]. Смену фиксатора проводили через 1 ч, 3 ч и 24 ч. Фиксированный материал хранили при температуре +4 °C.

Приготовление препаратов. Зафиксированные эмбрионы рапаны переносили на стекло с луночкой и окрашивали 2%-м ацетоорсеином [Дарлингтон, Ла Кур, 1980] в течение 3 ч при температуре 25 °C. Готовили временные давленные препараты в капле молочной кислоты ($C_3H_6O_3$) для лучшего распределения хромосом в одной плоскости [Дарлингтон, Ла Кур, 1980].

Изучение и анализ препаратов. Стадии митоза, число и морфологию митотических хромосом изучали с помощью микроскопа «Axioskop 40» С. ZEISS, фотокамеры «Canon PowerShot A640» и программного обеспечения «Axivision Rel. 4.6». Абсолютную длину хромосом определяли с помощью микроскопа Bresser Science TRM-301 и программного обеспечения Altami Studio 3.4.

Для изучения кариотипа анализировали по 7 метафаз ($2n$) в эмбрионах от каждой самки (всего 14 метафаз) с удовлетворительным расположением хромосом и одинаковой степенью их спирализации. Индекс спирализации (I_s) определяли по формуле [Хроменкова, 2012]:

$$I_s = \frac{l_1 + l_2}{L_1 + L_2} \times 100\%$$

где: l_1 и l_2 – длина двух коротких хромосом; L_1 и L_2 – размер двух длинных хромосом.

Центромерный индекс (I_c , %) и относительную длину (L_r , %) хромосом подсчитывали согласно [Levan et al., 1964; Баршине, 1990]:

$$I_c = \frac{p}{(p + g)} \times 100\%$$

где: p – длина короткого плеча хромосомы; ($p + g$) – суммарная длина короткого и длинного плеча (длина хромосомы);

$$L_r = \frac{(p + g)}{\sum L_{(35)}} \times 100\%$$

где: $\sum L_{(35)}$ – суммарная длина гаплоидного набора хромосом.

Классификацию хромосом осуществляли в соответствии с критериями Леван с соавторами: хромосомы относят к метацентрическим, если значение соотношения короткого (p) и длинного (g) плеча хромосомы составляет от 0.588 до 1.00; к субметацентрическим – от

0.333 до 0.588 и субтелоцентрическим – от 0.143 до 0.333 [Levan et al., 1964].

Для подсчёта общей длины гаплоидного набора хромосом, среднего значения длины гомологичных хромосом, доверительных интервалов и относительной длины хромосом (L_r) использовали программу «Excel».

Результаты исследований

Через 4 ч 30 мин после нереста были отмечены эмбрионы с двумя бластомерами. А через 7 ч 15 мин произошло второе митотическое деление и образование четырёх бластомеров [Пиркова, Ладыгина, 2018]. Выявлено, что у 79.2% эмбрионов рапаны, отобранных из одной овоотеки, асинхронное прохождение стадий митоза: у 56.2% эмбрионов хромосомы бластомеров находились на двух стадиях; у 23% – на трёх (табл. 1). Синхронность стадий митоза в четырёх бластомерах наблюдали только у 20.8% эмбрионов. Стадии митоза рапаны показаны на рис. 1.

Метафаза митоза и гомологичные хромосомы *R. venosa* представлены на рисунке 2, а

Таблица 1. Стадии митоза в четырёхбластомерных эмбрионах *Rapana venosa* из одной овоотеки

Доля эмбрионов, в %	Количество бластомеров на разных стадиях митоза				
	Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза	Интерфаза
16.6	–	3	1	–	–
10.3	4	–	–	–	–
8.3	–	2	2	–	–
8.3	2	1	1	–	–
6.3	–	–	–	–	4
6.3	–	–	2	2	–
4.2	–	4	–	–	–
4.2	–	1	2	1	–
4.2	3	1	–	–	–
4.1	2	–	–	–	2
2.1	–	–	2	1	1
2.1	–	–	–	2	2
2.1	–	–	1	1	2
2.1	3	–	–	–	1
2.1	–	–	–	3	1
2.1	2	2	–	–	–
2.1	–	–	1	3	–
2.1	–	1	2	1	–
2.1	–	1	1	2	–
2.1	–	–	–	1	3
2.1	1	3	–	–	–
2.1	2	1	1	–	–
2.0	–	–	3	1	–

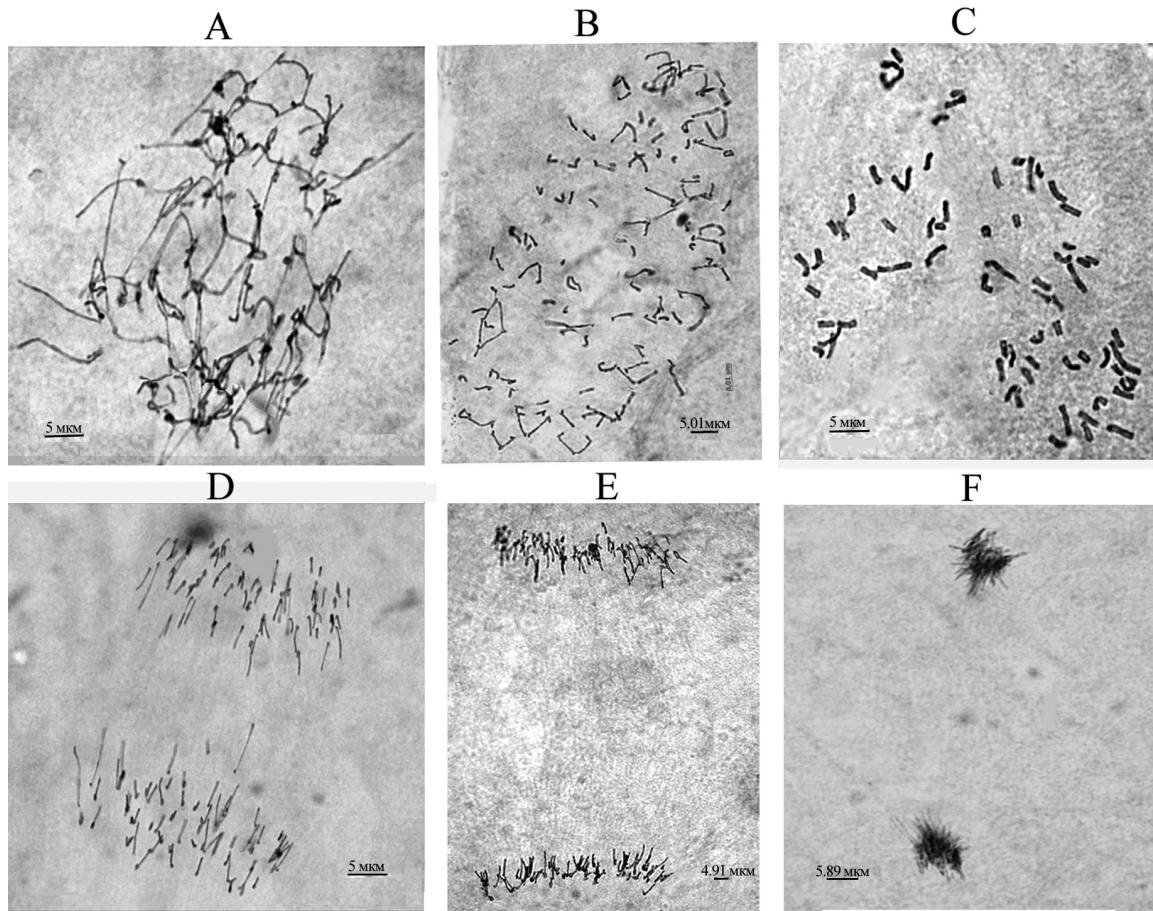


Рис. 1. Митоз в эмбриональных клетках *Rapana venosa*: А – интерфаза, В – профаза, С – метафаза, D – анафаза, Е – поздняя анафаза, F – телофаза.

основные параметры кариотипа – в таблице 2. Основное число кариотипа рапаны (NF) равно 70. У этого вида отсутствует хромосомный половой диморфизм. Длина хромосом варьирует от 1.499 ± 0.019 до 5.575 ± 0.125 мкм.

Длина всего гаплоидного набора хромосом рапаны составила 100.783 мкм. В зависимости от соотношения размеров короткого и длинного плеча хромосомы в кариотипе определены 32 метацентрических, 36 субметацентрических и 2 субтелоцентрических хромосомы. Таким образом, хромосомную формулу *R. venosa* можно записать в следующем виде: $2n = 16M + 18S^m + 1S^l$.

Построение поликариограммы даёт возможность выявить положение хромосом друг относительно друга в общем наборе [Хроменкова, 2012]. Для этого на оси абсцисс откладывают центромерный индекс, на оси ординат – относительную длину хромосом.

На поликариограмме исследуемого вида выделяются две первые пары гомологичных хромосом, относительная длина которых составила соответственно 5.532 и 5.502% от длины гаплоидного набора (рис. 3). Эти хромосомы могут служить индикаторами кариотипа рапаны. Выделяются ещё 3 группы хромосом: 3-я пара, относительная длина которой 4.569%, 4–6-я пары – от 3.854 до 3.623%, и остальные 29 пар – с плавным снижением относительной длины от 3.129 до 1.483%.

Обсуждение результатов

У *R. venosa* внутреннее оплодотворение. Копуляция может происходить с несколькими самцами за несколько месяцев до начала нереста самки. Сперматозоиды, прикрепляясь к эпителиальным клеткам семяприёмника самки, получают от них питание и могут длительное время храниться до момента со-

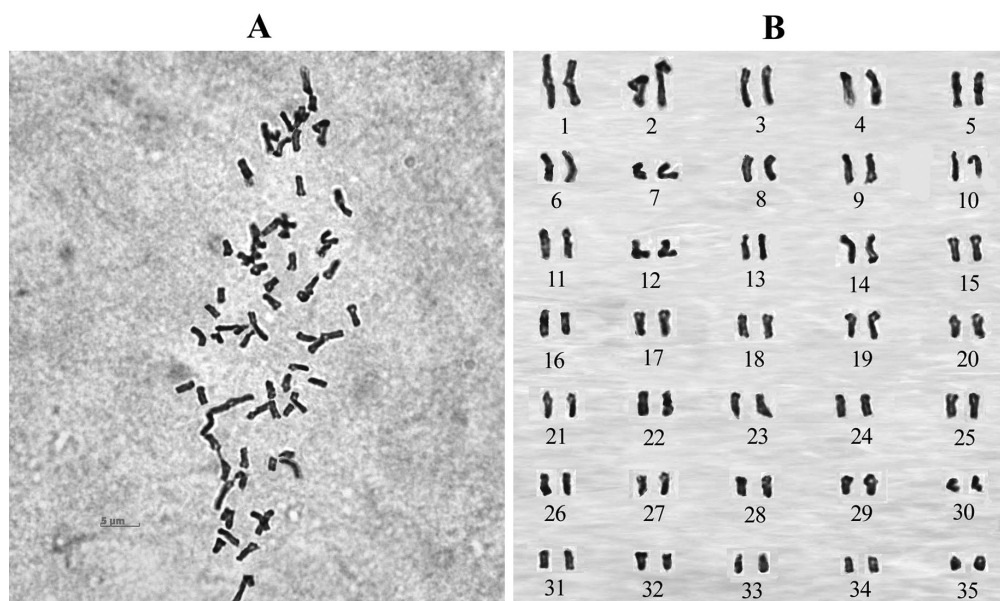


Рис. 2. А – Метафаза митоза в эмбриональной клетке *Rapana venosa* (NF = 70); В – гомологичные хромосомы кариотипа рапаны.

Таблица 2. Основные параметры кариотипа *Rapana venosa*

№ гомологичных хромосом	Средняя длина хромосом $\pm i$, мкм	Относительная длина хромосом, %	Средняя длина короткого плеча $\pm i$, мкм	Соотношение плеч хромосом (СП)	Центромерный индекс (ЦИ), %	Классификация хромосом
1	5.575 \pm 0.125	5.532	2.683 \pm 0.098	0.876	48.126	M
2	5.545 \pm 0.034	5.502	0.973 \pm 0.012	0.213	17.547	S ⁱ
3	4.605 \pm 0.088	4.569	1.605 \pm 0.108	0.535	34.853	S ^m
4	3.884 \pm 0.074	3.854	1.472 \pm 0.104	0.610	37.899	M
5	3.869 \pm 0.085	3.839	1.017 \pm 0.102	0.356	26.286	S ^m
6	3.651 \pm 0.098	3.623	1.594 \pm 0.028	0.775	43.659	M
7	3.154 \pm 0.140	3.129	1.304 \pm 0.052	0.705	41.344	M
8	3.143 \pm 0.151	3.119	1.287 \pm 0.016	0.693	40.948	M
9	3.136 \pm 0.004	3.112	1.087 \pm 0.052	0.531	34.662	S ^m
10	3.126 \pm 0.017	3.102	0.814 \pm 0.088	0.352	26.040	S ^m
11	3.083 \pm 0.003	3.059	1.051 \pm 0.223	0.517	34.090	S ^m
12	2.971 \pm 0.072	2.948	0.879 \pm 0.131	0.418	29.586	S ^m
13	2.956 \pm 0.242	2.933	0.879 \pm 0.075	0.423	29.736	S ^m
14	2.931 \pm 0.075	2.908	0.763 \pm 0.053	0.352	26.032	S ^m
15	2.867 \pm 0.126	2.845	1.033 \pm 0.115	0.563	36.031	S ^m
16	2.751 \pm 0.079	2.730	1.212 \pm 0.015	0.788	44.057	M
17	2.738 \pm 0.128	2.717	1.263 \pm 0.159	0.856	46.129	M
18	2.680 \pm 0.021	2.659	0.774 \pm 0.061	0.406	28.881	S ^m
19	2.629 \pm 0.093	2.609	0.999 \pm 0.009	0.613	37.999	M
20	2.613 \pm 0.070	2.593	0.866 \pm 0.144	0.496	33.142	S ^m
21	2.612 \pm 0.803	2.592	1.117 \pm 0.126	0.747	42.764	M
22	2.544 \pm 0.081	2.524	0.927 \pm 0.041	0.573	36.439	S ^m
23	2.533 \pm 0.046	2.513	0.693 \pm 0.058	0.377	27.359	S ^m
24	2.446 \pm 0.015	2.427	0.765 \pm 0.027	0.455	31.276	S ^m
25	2.338 \pm 0.101	2.320	0.957 \pm 0.038	0.693	40.932	M
26	2.306 \pm 0.008	2.888	0.811 \pm 0.030	0.542	35.169	S ^m
27	2.283 \pm 0.205	2.265	0.871 \pm 0.010	0.617	38.152	M
28	2.251 \pm 0.320	2.234	0.757 \pm 0.020	0.507	33.659	S ^m
29	2.192 \pm 0.320	2.175	1.046 \pm 0.228	0.913	47.719	M
30	2.147 \pm 0.036	2.130	0.807 \pm 0.081	0.602	37.587	M
31	2.054 \pm 0.012	2.038	0.678 \pm 0.071	0.493	33.009	S ^m
32	1.990 \pm 0.056	1.975	0.776 \pm 0.049	0.639	38.995	M
33	1.925 \pm 0.160	1.910	0.670 \pm 0.053	0.533	34.805	S ^m
34	1.756 \pm 0.056	1.742	0.786 \pm 0.080	0.810	44.761	M
35	1.499 \pm 0.019	1.483	0.726 \pm 0.066	0.939	48.432	M

Примечание: $\pm i$ – доверительный интервал; M – метацентрические, S^m – субметацентрические, Sⁱ – субтелоцентрические хромосомы.

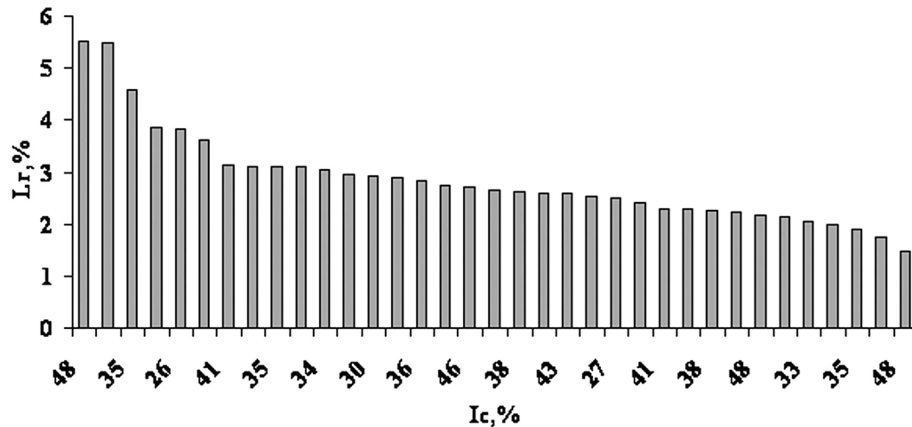


Рис. 3. Поликариограмма хромосом кариотипа *Rapana venosa*.

зревания яйцеклеток [Чухчин, 1984]. Такое множественное скрещивание позволяет реализовать в потомстве лучшие признаки исходных форм [Айала, Кейгер, 1987]. Процесс образования овотек описан В.Д. Чухчиным: «Во время нереста яйцеклетки из яйцевода попадают в белковую железу, а затем вместе с белком – в капсульную железу. Проходя по протоку, соединяющему белковую железу с капсульной, яйцеклетки оплодотворяются в капсульной железе. В результате секреции клеток капсульной железы образуются стенки овотеки с отверстием. Затем овотека наполняется яйцами и белком, и отверстие закрывается мукусной пробкой («окошком»). По окончании формирования овотеки самка освобождает её из pedalной железы, прикрепляет к субстрату и передвигает ногу на небольшое расстояние и откладывает следующую овотеку. Передвижение рапаны и отложение новой овотеки происходит в течение 2–3 минут. Пребывание овотеки внутри pedalной железы длится около 30 минут» [Чухчин, 1970]. Самки в процессе отложения кладок представлены на рисунке 4.

Оплодотворение яйцеклеток происходит, как описано, по мере продвижения их в капсульной железе, то есть не одновременно, чем объясняется асинхронность стадий митоза в эмбрионах из одной овотеки. Другой причиной асинхронности может быть оплодотворение яйцеклеток сперматозоидами от разных самцов, а также вариабельность размеров яиц, отложенных одной самкой [Пиркова, Ладыгина, 2018].

В кариотипе рапаны отсутствует хромосомный половой диморфизм – все 70 хромосом относятся к аутосомам. У других видов семейства Muricidae половые хромосомы также не идентифицированы [Thiriote-Quievreux, 2003; Pascoe et al., 2004; Leitao et al., 2009]. Описанные кариотипы 8 видов гастропод из данного семейства включают по 70 хромосом [Ahmed, 1974; Vitturi et al., 1982; Thiriote-Quievreux, 1982; Pascoe et al., 2004]. Только у видов рода *Nucella* и рода *Plicopurpura* отмечен полиморфизм кариотипа [Bantock, Cockayne, 1975; Lenin et al., 2007].

Ранее было показано, что кариотипы большинства гастропод состоят из метацентрических и субметацентрических хромосом [Thiriote-Quievreux, 2003]. В кариотипе рапаны, в основном, хромосомы аналогичной морфологии. Для большинства видов двусторчатых моллюсков также характерны кариотипы с большинством метацентрических и субметацентрических хромосом [Thiriote-Quievreux, 1982]. Известно, что длина каждой хромосомы и суммарная длина всех хромосом являются постоянными параметрами для каждого вида организмов [Айала, Кейгер, 1987]. Так, у видов *Thais haemastoma*, *Hexaplex trunculus* и *Ocenebra erinaceus* с кариотипом $2n = 70$ хромосом длина гаплоидного набора составила соответственно: 106.18; 120.57 и 139.08 мкм [Pascoe et al., 2004].

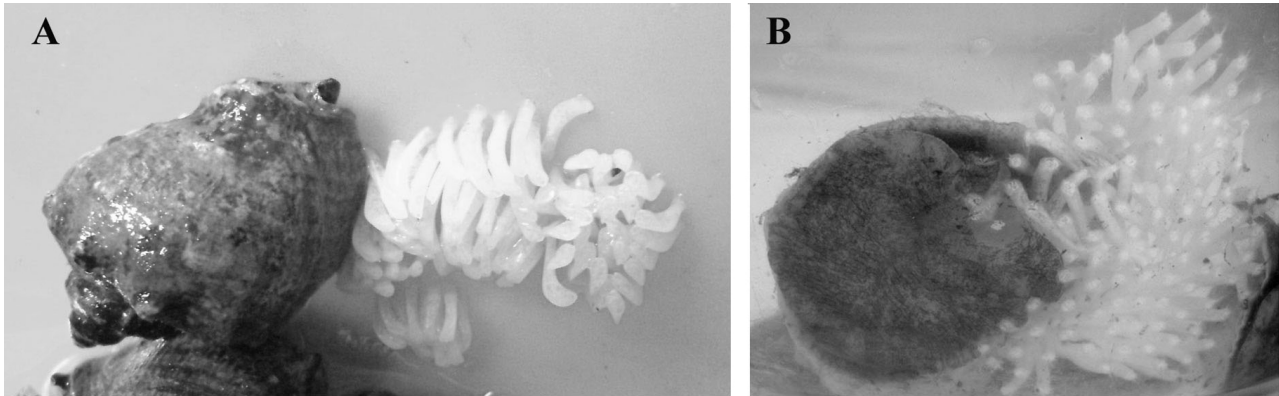


Рис. 4. Нерест самок *Rapana venosa*: А – самка № 1 (вид сверху); В – самка № 2 (вид снизу).

Заключение

В результате изучения митотических хромосом в эмбрионах *R. venosa* установлено, что:

Асинхронное прохождение стадий митоза в эмбрионах рапаны на стадии четырёх бластомеров связано с растянутым во времени процессом оплодотворения и вариабельностью размеров яиц.

Кариотип состоит из 70 хромосом длиной от 1.499 ± 0.019 до 5.575 ± 0.125 мкм. Длина гаплоидного набора хромосом составила 100.783 мкм.

В кариотипе выделены три морфологические группы: метацентрические (32), субметацентрические (36) и субтелоцентрические (2) хромосомы.

Множественный тип скрещивания обеспечивает высокое генетическое разнообразие *R. venosa*, объясняющее адаптивные возможности репродуктивной стратегии и эврибионтность вида.

Благодарности

Выражаем благодарность ООО «Марикультура» за предоставленные мидии в качестве корма для производителей *R. venosa*.

Финансирование работы

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 техниче-

ских продуктов морского генезиса» (гос. рег. № АААА-А18-118021350003-6).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Все экспериментальные протоколы были выполнены в соответствии с руководящими принципами ЕС по использованию лабораторных животных и уходу за ними (86/609 / СЕЕ) и при соблюдении правил, утверждённых распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22. Все усилия были предприняты, чтобы использовать только минимальное количество животных, необходимое для получения надёжных научных данных.

Литература

- Айала Ф., Кейгер Д. Современная генетика / Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Мир, 1987. Т. 1. 295 с.
- Баршине Я.В. Изучение хромосомных комплексов // Методы изучения двустворчатых моллюсков / Гл. ред. О.А. Скарлато. Л.: Зоологический институт, 1990. С. 37–45.
- 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.
- Дарлингтон С.Д., Ла Кур Л.Ф. Хромосомы. Методы работы / Под ред. Н.Н. Воронцова. М.: Атомиздат, 1980. 182 с.

- Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
- Золотарёв П.Н., Терентьев А.С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. 2012. Т. 52. № 2. С. 251–257.
- Иванов А.И. Расширение ареала рапаны (*Rapana bezoar*) и проникновение её в северо-западную часть Чёрного моря // ДАН. 1961. Вып. 141. № 4. С. 991–993.
- Кантор Ю.И. О нахождении рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) у восточного побережья США // Ruthenica. 1998. Т. 8. № 2. С. 90.
- Куракин А.П., Говорин И.А. Скорость потребления мидии *Mytilus galloprovincialis* рапаной *Rapana venosa* в северо-западной части Чёрного моря // Гидробиологический журнал. 2011. Вып. 47. № 6. С. 15–22.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Эмбриональное и личиночное интракапсулярное развитие рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. № 4. С. 53–64.
- Хроменкова Ю.Б. Морфология хромосом. Кариотип человека. Харьков: ХНМУ, 2012. 16 с.
- 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. Пелагические личинки брюхоногих моллюсков – Gastropoda // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. С. 167–176.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 174 с.
- Ahmed M. Chromosome variation in three species of the marine gastropod *Nucella* // Cytologia. 1974. № 39. P. 597–607.
- Ban 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. 2014. Vol. 32. No. 4. P. 773–782.
- Bantock C.R., Cockayne W.C. Chromosomal polymorphism in *Nucella lapillus* // Heredity. 1975. No. 34. P. 231–245.
- 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.
- Bouget J.-F., Camus P., Joly J.-P. *Ocenebrellus inornatus* (Recluz, 1851) et *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), deux nouveaux gastropodes introduits en Bai de Quiberon // Contract SRC Bretagne Sud / IFREMER n 01/2/210 261. Rapport du laboratoire DVR-RA-LCB/01-01. 2001. 22 p.
- 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.
- Gouletquer P. (2000). Rapport d'activité 1999 du Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes de La Tremblade // (<http://archimer.ifremer.fr/doc/00071/18263/>). Проверено 22.07.2019.
- 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.
- Joly J.-P., Bouget J.-F., Hirata T. // 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.
- Leitao A., Vasconcelos P., Ben-Hamadou R., Gaspar M.B., Barosso C.M., Ruano F. Cytogenetics of *Bolinus brandaris* and phylogenetic interferences within the Muricidae (Mollusca: Gastropoda) // Biol. J. Linn. Soc. 2009. No. 96. P. 185–193.
- Lenin A.-R.; Juan G.-H. P.; Horacio F.-R.; Luz Estela R.-I.; Pignataro V., Del G. Cariotipos de los caracoles de tinte *Plicopurpura pansa* y *Plicopurpura columellaris* (Gastropoda: Muricidae) // Revista de Biología Tropical. 2007. Vol. 55. No. 3–4. P. 853–866.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. No. 52. P. 201–220.
- 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.
- Pascoe P.L. Chromosomal polymorphism in the Atlantic dog-whelk, *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae): nomenclature, variation and biogeography // Biological Journal of the Linnean Society. 2006. Vol. 87. P. 195–210.
- Pascoe P.L., Jha A.N., Dixon D.R. Variation of karyotype composition and genome size in some Muricid Gastro-

- pods from the Northern // Journal of Moll. Studies. 2004. Vol. 70. No. 4. P. 389–398.
- 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) (Gastropoda: Muricidae) in the southeastern Black Sea // 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.
- Thiriou-Quievreux C. Les caryotypes de quelques espèces de bivalves et de gastéropodes marins // Marine Biology. 1982. No. 70. P. 165–172.
- Thiriou-Quievreux C. Advances in Chromosomal studies of gastropod mollusks // Journal of Molluscan Studies. 2003. Vol. 69. Is. 3. P. 187–202.
- Vitturi R., Berica Rasotto M., Farinella-Ferruzza N. The chromosomes of 16 molluscan species // Italian Journal of Zoology. 1982. No. 49. P. 61–71.
- Yang J., Li Q., Kong L. Genetic structure of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) population along the coast of China // Biochemical Genetics. 2008. Vol. 46. No. 9–10. P. 539–548.
- Yaseen A.E., Ebaid A.M., Kawashti I.S. Karyological studies on some Egyptian marine species of gastropods (Prosobranchia–Mollusca) // Journal of the Egyptian German Society of Zoology. 1995. Vol. 17. P. 297–316.
- Zibrowius H. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species // Mésogée. 1991. Vol. 51. P. 83–107.

CHARACTERISTICS OF MITOTIC CHROMOSOMES OF *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) (GASTROPODA, MURICIDAE)

© 2019 Pirkova A.V.

A.V. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences
Sevastopol 299011, Russia;
e-mail: apirkova@ukr.net

Predatory gastropod mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) was brought from the Sea of Japan to the Black Sea; it has spread in lots of areas of the World Ocean. The article presents the description of the karyotype in embryonic cells. There are 70 chromosomes in rapa whelk karyotype belonging to the following three morphological groups: metacentric (32), submetacentric (36), and telocentric (2) chromosomes, which are from 1.499 ± 0.019 to 5.575 ± 0.125 microns in length. The length of haploid chromosome set is 100.783 microns. Multiple type of crossing provides high genetic diversity of *R. venosa* that explains the adaptive capabilities of the species reproductive strategy and its eurybioticity.

Key words: rapa whelk *Rapana venosa*, embryos, mitosis, chromosomes, karyotype, the Black Sea.