

Научная статья
 УДК 577.58:577.21
 doi:10.35694/YARCX.2024.66.2.009

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ АДАПТАЦИИ НЕКОТОРЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ-ГИДРОБИОНТОВ

**Елена Евгеньевна Слынько¹, Евгений Николаевич Белкин²,
Сергей Викторович Климкин³**

^{1, 2, 3}Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ), Москва, Россия

¹elena.slynko.76@mail.ru, ORCID 0000-0003-1261-1100

²Evg628@yandex.ru

³s3047573@yandex.ru

Реферат. Проведены молекулярно-генетические и морфологические исследования рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) крымской акватории Чёрного моря с целью определения возможных причин инвазионного успеха этого моллюска. Молекулярно-генетический анализ проводили по гену COI в сравнении с данными по исходным и другим инвазионным популяциям. Полностью подтверждён необычайно низкий уровень генетической изменчивости рапаны в Чёрном море, однако в естественных популяциях Жёлтого, Восточно-Китайского и Японского морей её генетическая изменчивость весьма высокая. Показано, что большое значение в расселении рапаны имеет внутривидовое морфо-экологическое формообразование. У *Rapana venosa* крымской акватории Чёрного моря выявлены две морфо-экологические формы, связанные с особенностями развития пропорций раковины.

Ключевые слова: рапана, ген COI, инвазии, морфо-экологические формы, расселение

ECOLOGICAL AND GENETIC ADAPTATION STRATEGY OF SOME INVASIVE HYDROBIONT SPECIES

Elena E. Slynko¹, Evgeniy N. Belkin², Sergey V. Klimkin³

^{1, 2, 3}Russian Biotechnological University, Moscow, Russia

¹elena.slynko.76@mail.ru, ORCID 0000-0003-1261-1100

²Evg628@yandex.ru

³s3047573@yandex.ru

Abstract. Molecular genetic and morphological studies of rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) of the Crimean Black Sea were carried out in order to determine the possible reasons for the invasive success of this mollusk. Molecular genetic analysis was carried out by COI gene in comparison with the data on initial and other invasive populations. The unusually low level of genetic variability of rapa whelk in the Black Sea is fully confirmed, however, in the natural populations of the Yellow, East China seas and Sea of Japan, its genetic variability is very high. It has been shown that intraspecific morpho-ecological formation is of great importance in the settlement of rapa whelk. *Rapana venosa* of the Crimean Black Sea has two morpho-ecological forms associated with the peculiarities of the development of shell proportions.

Keywords: rapa whelk, COI gene, invasions, morpho-ecological forms, settlement

Введение. Рапана *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) – один из самых ярких примеров глобальной экспансии гидробионтов. Нынешнее оригинальное название вида имеет целый ряд синонимов: *Purpura venosa* Valenciennes, 1846; *Rapana thomasi* Crosse, 1861; *Rapana marginata* (Valenciennes, 1846); *Rapana pechiliensis* Grabau & King, 1928 и *Rapana pontica* Nordsieck, 1969. Естественный ареал рапаны – акватории Жёлтого, Бохайского, Восточно-Китайского и

Японского морей. Молекулярные исследования показали высокое генетическое разнообразие среди естественных популяций и что это не связано с географическим расстоянием между популяциями [1–6]. Численность популяций морей Дальнего Востока, подвергавшихся чрезмерной эксплуатации, резко сократилась [7].

Впервые за пределами своего ареала *Rapana venosa* зарегистрирована в акватории Чёрного моря в 1947 г. По некоторым сведениям, данный

вид был завезён на днищах советских торпедных катеров, переброшенных из Японского моря [8; 9]. Из Чёрного моря рапана уже к 1950-м годам проникла в Азовское море, а в 1960-х годах распространилась в Мраморном море и далее в Средиземном море, где была обнаружена в Адриатическом море в 1973 г. и Эгейском море в 1986 г. Есть несколько записей обнаружения *R. venosa* в Тирренском море [10]. В 1997 г. она обнаружена в Бретани на атлантическом побережье Франции, в 1992 г. – в Северном море к югу от Доггер-Бэнк [11]. В 2005 г. этот моллюск был зарегистрирован на юге Северного моря, в 2007 г. найден на атлантическом побережье Испании. *R. venosa* была также занесена в Чесапикский залив на восточном побережье США, где впервые обнаружена в 1998 г. [11], и в этом же году – в устье реки Ла-Плата между Уругваем и Аргентиной [4; 12; 13]. Предполагается, что вероятным вектором её проникновения к берегам Америки, в т.ч. и в тихоокеанские воды Северной Америки, был завоз вместе с культивируемыми устрицами, хотя достоверно последний факт не подтверждён.

Молекулярные и генетико-биохимические исследования позволили установить, что в районах вселения рапаны отмечается необычайно низкое падение уровня генетической изменчивости по генам мтДНК и микросателлитам [14; 15]. Так, по генам мтДНК обнаружен только один гаплотип, присутствующий и в двух аборигенных популяциях Восточно-Китайского и Японского морей, что указывает на то, что именно эти регионы послужили источником интродукции в Чёрное море [1].

Rapana venosa – хищный брюхоногий моллюск, питающийся в основном двустворчатыми моллюсками. Мелкие улитки питаются путём сверления створки раковины, тогда как крупные улитки могут атаковать и поглощать двустворчатых моллюсков, применяя удушающий способ [5]. В Чёрном море рапана за первый год вырастает до 20–40 мм, средний размер раковины для второго года составляет 65 мм и 92 мм – для раковины шестого года. Продолжительность жизни *R. venosa* может достигать 12–18 лет. *R. venosa* имеет широкие экологические интервалы обитания по температуре, солёности, дефициту кислорода и загрязнению [16], толерантна к изменениям солёности (7–32‰) [11] и температуры (4–27°C) (ICES, 2004), что, вероятно, позволяет этим животным переносить длительные перевозки и заселять новые ареалы. В новых местообитаниях *R. venosa* предпочитает скальные, каменистые, песчаные или песчано-илистые грунты [17; 11; 18].

По причине отсутствия в Чёрном и Азовском морях естественных врагов, популяция моллюсков быстро разрослась и нанесла значительный ущерб местной фауне. Хотя полевые наблюдения за хищ-

никами, которые поедают рапану в местах интродукции, отсутствуют, лабораторные эксперименты показали, что некоторые крабы способны питаться мелкими моллюсками [5]. *R. venosa* в естественном ареале и новых местах обитания демонстрирует стабильность основных конхологических характеристик, что позволяет легко диагностировать этот вид [9], при этом половой диморфизм по раковине у рапаны отсутствует [19]. В целом складывается парадоксальная ситуация: один из наиболее эффективных и успешных инвазионных видов на всём громадном и разнородном пространстве своего нового ареала характеризуется необычайно низкой генетической изменчивостью (низкой гетерозиготностью, крайне низким гаплотипическим и нуклеотидным разнообразием, слабой внутригрупповой подразделённостью). Этот парадокс пытаются объяснить репродуктивными и онтогенетическими особенностями рапаны: высокой плодовитостью, наличием планктонной личинки (велигера), быстрым онтогенезом и созреванием [1].

Поэтому основной задачей настоящей работы стало описание генетической изменчивости *R. venosa* в инвазионной популяции, обитающей на шельфе Крымского полуострова Чёрного моря, и поиск причин адаптивного успеха этого моллюска.

Материал и методы. Моллюсков собирали в Карантинной бухте (Севастополь) под коллекторами мидийно-устричной фермы. 10 половозрелых экземпляров были отобраны для проведения молекулярно-генетического анализа. Сразу после доставки живых моллюсков в лабораторию тело извлекали из раковины, и из ноги брали пробу, которую фиксировали в 96% этаноле. Тотальную ДНК выделяли из ткани ноги моллюска при помощи набора innuPREP DNA Mini Kit (компания Analytik Jena, Германия). Анализ нуклеотидных последовательностей проводили по митохондриальному гену COI. Амплификацию фрагмента COI длиной 608 п.н. проводили с использованием ранее разработанных праймеров:

прямого – LC01490: 5'–GGTCAACAAATCATAAA-GATATTGG–3', и

обратного – HCO2198: 5'–TAAACTTCAGGGT-GACCAAAAAATCA–3'.

В качестве амплификационных смесей использовали готовые лиофилизованные реакционные смеси (мастермиксы), предназначенные для проведения амплификаций ДНК в объёме 20 мкл. Мастермиксы для проведения отдельной реакции содержали все необходимые для реакции компоненты, включая ингибированную для «горячего старта» Taq ДНК полимеразу, dNTP и краску для электрофореза (ООО «Научно-производственная фирма «Генлаб», Москва). Полимеразную цепную реакцию проводили в следующей последова-

тельности: 94°C – 2,5 мин, 94°C – 30 сек 35 циклов, 58°C – 1 мин 35 циклов, 72°C – 1 мин 35 циклов, 72°C – 10 мин. По гену COI мтДНК получены ампликоны для номеров с 1 по 10 включительно. Полученные ПЦР-продукты секвенировали на базе ЗАО «Евроген Ру» (Москва) в прямом и обратном направлениях. Филогенетическое древо с расчётом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1000 репликаций) строили в программе MEGA 7.0 с применением метода «ближайшего соседства» (Neighbor Joining, NJ) [20].

Расчёты параметров генетической изменчивости осуществляли с применением программного пакета DNASP 5.10 [21]. Для сравнения использовали данные по гаплотипам COI соответствующей длины *R. venosa*, взятым из GenBank, NCBI (NCBI) из Чесапикского залива [1], акватории Чёрного моря возле берегов Турции [15] и Восточно-Китайского, Жёлтого и Охотского морей с побережий Кореи и Японии [1; 7; 22]. В качестве внешней группы использовали другого представителя семейства Muricidae – *Ergalatax margariticola* (Broderip in Broderip & Sowerby, 1833) (FR853861).

Индивидуальные онтогенетические каналы выявляли на 25 половозрелых моллюсках, для чего проводили оценку морфологической изменчивости раковины по 6 признакам: высота (H), ширина (D), высота завитка (ls), длина основного тела раковины от устья до начала верхнего завитка (lps), длина устья (lu), ширина устья (hu). Для измерений использовали половозрелых особей с высотой раковины от 65 до 95 мм. Пластические признаки внешней морфологии представляли в виде индексов в % от высоты раковины. Статистическую обработку данных проводили с использованием многомерных методов анализа программного пакета Statistica 6.0. В анализе главных компонент собственные векторы рассчитывали по вариационно-корреляционной матрице. Длина вектора принималась равной 1. Контуры скаттера, образуемого особями на плоскости ГК, рассматривали как границы онтогенетического канала, т.е.

проекции той области многомерного пространства признаков, в которой располагаются индивидуальные онтогенетические траектории [23; 24].

Результаты и обсуждение. У всех 10 особей *R. venosa* из крымской акватории по фрагменту длиной 608 п.н. выявлен единственный гаплотип COI, соответствующий идентичным фрагментам из Жёлтого, Восточно-Китайского и Японского морей [1], и массово присутствующий в популяциях турецкой акватории Чёрного моря KP136660, KP136661 [14] и в Чесапикском заливе США MN087553, EU250090, EU250111 [1]. Филогенетический анализ подтверждает высокую степень униформности рапаны на всём протяжении естественного и новоприобретённых ареалов. Важно, что у рапаны из разных популяций замены нуклеотидов носят единичный характер, при этом однозначно преобладают замены типа транзиций, трансверсий же, как правило, на порядок меньше (табл. 1).

С одной стороны, отмеченное соотношение транзиций и трансверсий свидетельствует об устойчивости гена COI у рапаны, а с другой, о крайне низком мутационном потенциале этого гена у данного вида.

Полученные данные по точечным мутациям подтверждаются и при анализе параметров генетической изменчивости. Так, наиболее высокие значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, внутрigrupповой дифференциации, количества гаплотипов, доли мутаций отмечены в естественной части ареала, а минимальные значения всех этих параметров – в инвазионных популяциях (табл. 2). Причём самые низкие значения наблюдались как раз в Чёрном море, и более того, именно в популяции крымской акватории.

При анализе морфологических признаков раковины установлено, что в пространстве главных компонент отсутствует дифференциация особей (рис. 1).

Это вполне очевидно, поскольку половозрелых особей подбирали примерно близких разме-

Таблица 1 – Оценка максимального правдоподобия схемы нуклеотидного замещения по сумме 607 пар нуклеотидов у рапаны *Rapana venosa* крымской акватории Чёрного моря

	A	T	C	G
A	–	2.53	1.07	11.83
T	1.66	–	17.87	1.33
C	1.66	42.34	–	1.33
G	14.77	2.53	1.07	–

Примечание: скорости замен по типу транзиций показаны жирным шрифтом, а коэффициенты трансверсий – курсивом. Частоты нуклеотидов составляют 25,19% (A), 38,41% (T), 20,18% (C) и 16,21% (G). Коэффициенты скорости транзиций/трансверсий составляют: k1 = 8,886 (пурины) и k2 = 16,707 (пиримидины). Общее смещение транзиций/трансверсий составляет $R = 6,021$, где $R = [A * G * k1 + T * C * k2] / [(A + G) * (T + C)]$.

Таблица 2 – Параметры генетической изменчивости гена COI в некоторых инвазионных и исходных популяциях рапаны *Rapana venosa*

Популяция	n	S	H	H _d	π	K
<i>R. venosa</i> крымской акватории Чёрного моря	10	0.0	1	0.0	0.0	0.0
<i>R. venosa</i> турецкой акватории Чёрного моря	10	0.0	1	0.0	0.0	0.0
<i>R. venosa</i> Чесапикского залива США	10	0.0	1	0.0	0.0	0.0
<i>R. venosa</i> дальневосточных морей	30	40.0	23	0.933	0.002	6.206

Примечание: n – количество изученных экземпляров; S – число полиморфных сайтов; h – количество гаплотипов; H_d – гаплотипическое разнообразие; π – нуклеотидное разнообразие; K – внутригрупповая нуклеотидная дифференциация.

ров (высота от 65 до 95 мм). Однако при аппроксимации собственных значений 1-й и 2-й компонент на высоту раковины наблюдали формирование двух траекторий развития. Особенно чётко скаттеры распределения выявляются при проекции 2-й компоненты на высоту раковины.

Изучение нуклеотидной структуры гена COI подтвердило вывод, установленный предыдущими исследователями, о мономорфизации, в том числе данного гена, в популяциях рапаны на новых акваториях [1]. Более того, если принять во внимание, что экспансия рапаны началась именно с Чёрного моря, то гаплотипическая равномерность COI в крымской акватории наглядно демонстрирует, что за более чем 70 лет своего обитания в новом

бассейне никакого накопления изменчивости не наблюдается. Это особенно отчётливо подтверждается при сравнении с рапанами из турецкой и румынской акваторий Чёрного моря [14]. Вместе с тем следует отметить, что популяция рапаны Чёрного моря вошла в период своей стабилизации, характеризующейся периодическими стандартизированными колебаниями численности. При этом, несмотря на значительный промысел, популяция Чёрного моря выглядит весьма устойчивой, плотность уже много лет удерживается в диапазоне 0,01–0,05 экз/м² [17; 9].

Попытки объяснить такое уникальное состояние инвазионных популяций рапаны предпринимались неоднократно как с экологических

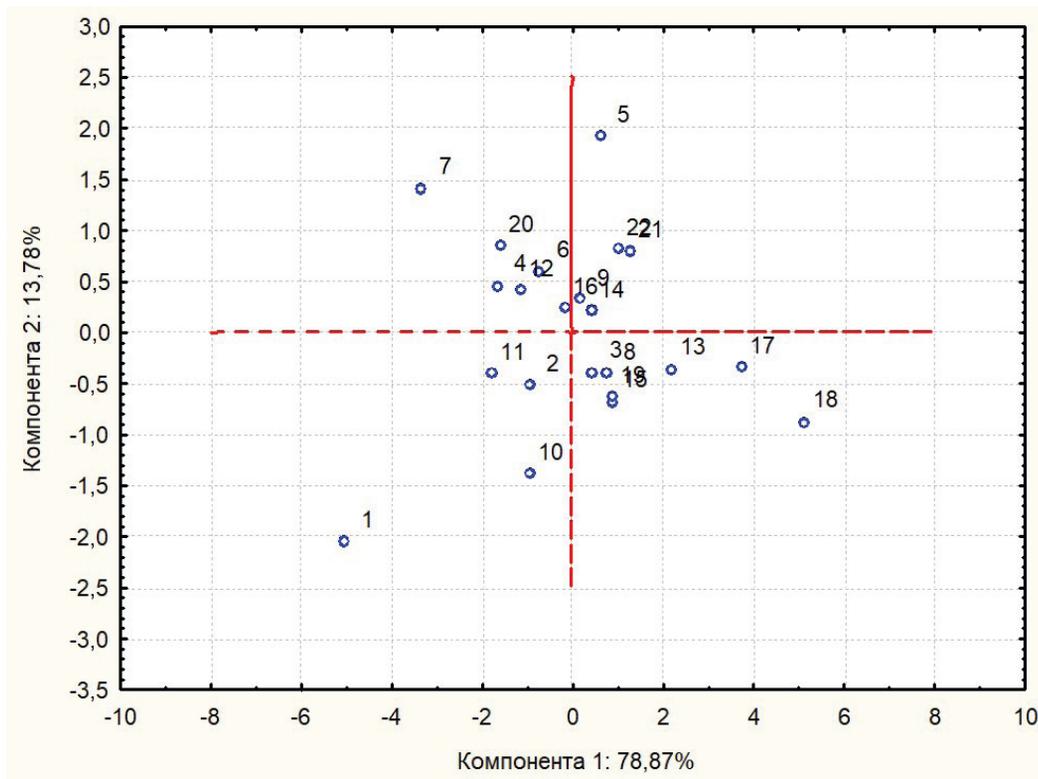


Рисунок 1 – Распределение особей *Rapana venosa* в пространстве главных компонент по совокупности 7 морфометрических признаков раковины

позиций (активное хищничество, отсутствие врагов, хорошая кормовая база, высокая плодовитость и быстрое созревание, наличие планктонной стадии – велигера, высокая устойчивость к колебаниям гидролого-гидрохимических факторов и химическим загрязнениям) [17; 9; 19; 11; 16], так и с генетических (высокая селективная ценность отдельных гаплотипов, закрепившихся на новых акваториях) [1; 22]. Объяснение последнему феномену дано с позиций принципа основателя и эффекта «горлышка бутылки». На самом деле, единственным успехом актуализации данного принципа в отношении рапаны стало доказательство того факта, что вселения из разных мест и множественного проникновения этого моллюска в Чёрное море, по-видимому, не происходило [25]. Однако попыток объяснить столь значительную генетическую мономорфизацию рапаны в Чёрном море не предпринималось. Отмечено лишь, что долгосрочная стабильность такой популяции невозможна, тогда как анализ экологических и морфологических особенностей рапаны на новых местообитаниях, и прежде всего в Чёрном море, позволил некоторым авторам утверждать, что данная популяция экологически пластичная, и её ожидает дальнейшее эволюционное процветание [17; 9]. Самым существенным аргументом этого стал анализ тенденций изменения роста и особенностей габитуса раковины у особей рапаны, представляющих как различные популяции, так и на внутривидовом уровне. В результате было выявлено существование нескольких экоморфологических форм (т.н. «типичной» и «карликовой», последняя включает в себя «таисную» форму) в разных районах Чёрного моря [17; 4]. В пользу о предположении существования разных форм свидетельствует информация об особенностях питания, а также разнообразии биотопов обитания рапаны. Сверлящий тип питания более характерен для мелких форм [19]. Вместе с тем, для естественной части ареала наличие экоморф рапаны не столь выражено, равно как и размерно-возрастная структурированность.

Выявление двух траекторий развития (креодов онтогенеза) всецело подтверждает справедливость предположения о существовании морфо-экологических форм рапаны в Чёрном море. Отчётливо прослеживается формирование скатерров именно по 2-й компоненте, что отражает различие в программах развития, непосредственно относящихся к формированию пропорций раковины, а не к её линейному росту. Это подтверждает, с одной стороны, существование у рапаны морфо-экологических форм, а с другой – не связывает их формирование с линейным ростом, как предполагали предыдущие авторы [17; 4]. Выявляемая фенотипическая дивергенция, обуславливающая внутривидовую диверсификацию [26], свидетельствует в пользу одного из базовых тезисов современной теории биоинвазий, согласно которому наиболее ярко механизмы биоинвазий проявляются при трансконтинентальных переносах и выражаются, прежде всего, в реализации концепции адаптивного компромисса эпигенетической теории эволюции [27; 28].

Выводы. Таким образом, *R. venosa*, спустя 70 лет после своего проникновения в Чёрное море, сохраняет высокую численность, экологическую пластичность и значительную толерантность к факторам среды. По гену COI подтверждено, что в инвазионных популяциях рапаны в разных частях Мирового океана наблюдается крайне низкий уровень генетической изменчивости. Вместе с тем, предполагается, что в популяции крымской акватории Чёрного моря наблюдаются, как минимум, две онтогенетические программы развития, затрагивающие морфометрические пропорции раковины и, возможно, нашедшее своё выражение во внутривидовой диверсификации рапаны – формировании двух морфо-экологических форм. Следовательно, феномен значительного экологического успеха рапаны в инвазионных популяциях по всему миру при необычайно низкой генетической изменчивости обеспечивается, прежде всего, достижением адаптивного компромисса и формированием нескольких трендов развития.

Список источников

1. Chandler E. A., McDowell J. R., Graves J. E. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa* // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17., № 18. P. 4079–4091. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03897.x.
2. Culha M., Bat L., Dogan A., Dagli E. Ecology and distribution of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in Sinop Peninsular (Southern Black Sea) Turkey // Journal of Animal and Veterinary Advances. 2009. Vol. 8 (1). P. 51–58. ISSN 1680-5593.
3. Slynko Y. V., Slynko E. E., Pirkova A. V. [et al.] Mitochondrial DNA Barcoding of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae), Cultivated in the Black Sea // Russian Journal of Genetics. 2018. Vol. 54. P. 1445–1451. DOI 10.1134/S1022795418120153.
4. Giberto D. A., Bremec C. S., Schejter L. [et al.] The invasive rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): status and potential ecological impacts in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay // Journal of Shellfish Research. 2006. Vol. 25 (3). P. 919–924. doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25[919:TIRWRV]2.0.CO;2.

5. Harding J. M., Kingsley-Smith P., Savini D., Mann R. Comparison of predation signatures by Atlantic oyster drills (*Urosalpinx cinerea* Say, Muricidae) and veined rapa whelks (*Rapana venosa* Valenciennes, Muricidae) in bivalve prey // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. Vol. 352. P. 1–11. doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.027.
6. Kim Dae-Won, Won Gi Yoo, Hyun Chul Park [et al.] DNA Barcoding of Fish, Insects, and Shellfish in Korea // Genomics & Informatics. 2012. Vol. 10 (3). P. 206–211. DOI 10.5808/GI.2012.10.3.206.
7. Yang J., Li Q., Kong L. [et al.] Genetic structure of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) populations along the coast of China // Biochemical Genetics. 2008. Vol. 46. P. 539–548. DOI 10.1007/s10528-008-9168-4.
8. Драпкин Е. И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
9. Переладов М. В. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // Труды ВНИРО. 2013. Т. 150. С. 8–20.
10. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgoland Marine Research. 2006. Vol. 60. P. 153–159. DOI 10.1007/s10152-006-0029-4.
11. 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 // Biological Bulletin. 2003. Vol. 204 (1). P. 96–103. DOI 10.2307/1543499.
12. Lanfranconi A., Hutton M., Brugnoli E., Muniz P. New record of the alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes 1846) in the Uruguayan coastal zone of Rio de la Plata // Pan-American Journal of Aquatic Sciences (PANAM-JAS). 2009. Vol. 4 (2). P. 216–221.
13. Pastorino G., Penchaszadeh P. E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): A New Gastropod in South Atlantic Waters // Journal of Shellfish Research. 2000. Vol. 19, № 2. P. 897–899.
14. Kolukirik M., Karahan A., Ozturk D. I. Development of a quick molecular based technique for identification of zooplankton in the Black Sea // Environ. Sci. 2014. Vol. 25. P. 104–109.
15. Xue D., Graves J. E., Carranza A. [et al.] Successful worldwide invasion of the veined rapa whelk, *Rapana venosa*, despite a dramatic genetic bottleneck // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. Is. 11. P. 3297–3314. DOI 10.1007/s10530-018-1774-4.
16. Zolotarev V. The Black Sea Ecosystem Changes Related to the introduction of New Mollusc Species // Marine Ecology. 1996. Vol. 17, Is. 1-3. P. 227–236. DOI 10.1111/j.1439-0485.1996.tb00504.x.
17. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Ruthenica: Русский малакологический журнал. 2010. Т. 20, № 2. P. 69–90. EDN TPVMFH.
18. Seyhan K., Mazlum R. E., Saglam H. [et al.] Diel feeding periodicity, gastric emptying, and estimated daily food consumption of whelk (*Rapana venosa*) in the south eastern Black Sea marine ecosystem // Indian Journal of Marine Science. 2003. Vol. 32 (3). P. 249–251. DOI 10.1007/s10750-016-2645-6.
19. Чухчин В. Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Черном море // Труды Севастопольской биологической станции. М. : Изд-во АН СССР, 1961. Т. 14. С. 163–168.
20. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. 1987. Vol. 4, № 4. P. 406–425. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454.
21. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25, № 11. P. 1451–1452. DOI 10.1093/bioinformatics/btp187.
22. Zou S., Li Q., Kong L. Multigene barcoding and phylogeny of geographically widespread muricids (Gastropoda: Neogastropoda) along the coast of China // Marine Biotechnology (NY). 2012. Vol. 14 (1). P. 21–34. DOI 10.1007/s10126-011-9384-5.
23. Mina M. V. Morphological diversification of fish as a consequence of the divergence of ontogenetic trajectories // Ontogenез. 2001. Vol. 32, No. 6. P. 471–476. EDN MPINSN.
24. Mina M. V., Mironovsky A. N., Dgebuadze Yu. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: Multivariate ontogenetic channels // Folia Zoologica. 1996. Vol. 45, Suppl. 1. P. 109–116.
25. Roman J., Darling J. A. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // Trends in Ecology & Evolution. 2007. Vol. 22 (9). P. 454–464. DOI 10.1016/j.tree.2007.07.002.
26. Berner D., Stutz W. E., Bolnick D. I. Foraging trait (co) variances in stickleback evolve deterministically and do not predict trajectories of adaptive diversification // Evolution. 2010. Vol. 64 (8). P. 2265–2277. DOI 10.1111/j.1558-5646.2010.00982.x.
27. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 3. С. 179–198. ISSN 0475-1450. EDN НТИПDR.
28. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избран. тр. М. : Наука, 1982. 383 с. ISBN 978-5-90598-642-0.

References

1. Chandler E. A., McDowell J. R., Graves J. E. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa* // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17, № 18. P. 4079–4091. DOI 10.1111/j.1365-294X.2008.03897.x.
2. Culha M., Bat L., Dogan A., Dagli E. Ecology and distribution of the veined rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in Sinop Peninsular (Southern Black Sea) Turkey // Journal of Animal and Veterinary Advances. 2009. Vol. 8 (1). P. 51–58. ISSN 1680-5593.
3. Slynko Y. V., Slynko E. E., Pirkova A. V. [et al.] Mitochondrial DNA Barcoding of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae), Cultivated in the Black Sea // Russian Journal of Genetics. 2018. Vol. 54. P. 1445–1451. DOI 10.1134/S1022795418120153.
4. Giberto D. A., Bremec C. S., Schejter L. [et al.] The invasive rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846): status and potential ecological impacts in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay // Journal of Shellfish Research. 2006. Vol. 25 (3). P. 919–924. doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25[919:TIRWRV]2.0.CO;2.
5. Harding J. M., Kingsley-Smith P., Savini D., Mann R. Comparison of predation signatures by Atlantic oyster drills (*Urosalpinx cinerea* Say, Muricidae) and veined rapa whelks (*Rapana venosa* Valenciennes, Muricidae) in bivalve prey // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2007. Vol. 352. P. 1–11. doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.027.
6. Kim Dae-Won, Won Gi Yoo, Hyun Chul Park [et al.] DNA Barcoding of Fish, Insects, and Shellfish in Korea // Genomics & Informatics. 2012. Vol. 10 (3). P. 206–211. DOI 10.5808/GI.2012.10.3.206.
7. Yang J., Li Q., Kong L. [et al.] Genetic structure of the veined rapa whelk (*Rapana venosa*) populations along the coast of China // Biochemical Genetics. 2008. Vol. 46. P. 539–548. DOI 10.1007/s10528-008-9168-4.
8. Drapkin E. I. Novyj molljusk v Chjornom more // Priroda. 1953. № 9. S. 92–95.
9. Pereladov M. V. Sovremennoe sostojanie populjicii i osobennosti biologii rapany (*Rapana venosa*) v severo-vostochnoj chasti Chjornogo morja // Trudy VNIRO. 2013. T. 150. S. 8–20.
10. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // Helgoland Marine Research. 2006. Vol. 60. P. 153–159. DOI 10.1007/s10152-006-0029-4.
11. 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 // Biological Bulletin. 2003. Vol. 204 (1). P. 96–103. DOI 10.2307/1543499.
12. Lanfranconi A., Hutton M., Brugnoli E., Muniz P. New record of the alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes 1846) in the Uruguayan coastal zone of Rio de la Plata // Pan-American Journal of Aquatic Sciences (PANAMJAS). 2009. Vol. 4 (2). P. 216–221.
13. Pastorino G., Penchaszadeh P. E., Schejter L., Bremec C. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): A New Gastropod in South Atlantic Waters // Journal of Shellfish Research. 2000. Vol. 19, № 2. P. 897–899.
14. Kolkirik M., Karahan A., Ozturk D. I. Development of a quick molecular based technique for identification of zooplankton in the Black Sea // Environ. Sci. 2014. Vol. 25. P. 104–109.
15. Xue D., Graves J. E., Carranza A. [et al.] Successful worldwide invasion of the veined rapa whelk, *Rapana venosa*, despite a dramatic genetic bottleneck // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. Is. 11. P. 3297–3314. DOI 10.1007/s10530-018-1774-4.
16. Zolotarev V. The Black Sea Ecosystem Changes Related to the introduction of New Mollusc Species // Marine Ecology. 1996. Vol. 17, Is. 1-3. P. 227–236. DOI 10.1111/j.1439-0485.1996.tb00504.x.
17. Bondarev I. P. Morfogenez rakoviny i vnutrividovaja differenciacija rapany *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Ruthenica: Russkij malakologicheskij zhurnal. 2010. T. 20, № 2. P. 69–90. EDN TPVMFH.
18. Seyhan K., Mazlum R. E., Saglam H. [et al.] Diel feeding periodicity, gastric emptying, and estimated daily food consumption of whelk (*Rapana venosa*) in the south eastern Black Sea marine ecosystem // Indian Journal of Marine Science. 2003. Vol. 32 (3). P. 249–251. DOI 10.1007/s10750-016-2645-6.
19. Chukhchin V. D. Razmnozenie rapany (*Rapana bezoar* L.) v Chernom more // Trudy Sevastopol'skoj biologicheskoy stancii. M. : Izd-vo AN SSSR, 1961. T. 14. S. 163–168.
20. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. 1987. Vol. 4, № 4. P. 406–425. DOI 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454.
21. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25, № 11. P. 1451–1452. DOI 10.1093/bioinformatics/btp187.
22. Zou S., Li Q., Kong L. Multigene barcoding and phylogeny of geographically widespread muricids (Gastropoda: Neogastropoda) along the coast of China // Marine Biotechnology (NY). 2012. Vol. 14 (1). P. 21–34. DOI 10.1007/s10126-011-9384-5.

23. Mina M. V. Morphological diversification of fish as a consequence of the divergence of ontogenetic trajectories // *Ontogenez*. 2001. Vol. 32, No. 6. P. 471–476. EDN MPINSN.
24. Mina M. V., Mironovsky A. N., Dgebuadze Yu. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: Multivariate ontogenetic channels // *Folia Zoologica*. 1996. Vol. 45, Suppl. 1. P. 109–116.
25. Roman J., Darling J. A. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22 (9). P. 454–464. DOI 10.1016/j.tree.2007.07.002.
26. Berner D., Stutz W. E., Bolnick D. I. Foraging trait (co) variances in stickleback evolve deterministically and do not predict trajectories of adaptive diversification // *Evolution*. 2010. Vol. 64 (8). P. 2265–2277. DOI 10.1111/j.1558-5646.2010.00982.x.
27. Shishkin M. A. Individual'noe razvitie i uroki jevoljucionizma // *Ontogenez*. 2006. T. 37, № 3. S. 179–198. ISSN 0475-1450. EDN HTIPDR.
28. Shmal'gauzen I. I. Organizm kak celoe v individual'nom i istoricheskom razvitii. Izbran. tr. M. : Nauka, 1982. 383 s. ISBN 978-5-90598-642-0.

Сведения об авторах

Елена Евгеньевна Слынько – кандидат биологических наук, доцент, заведующий лабораторией генетики и ПЦР-анализа, доцент кафедры биоэкологии и биологической безопасности, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ)», spin-код: 4927-5457.

Евгений Николаевич Белкин – аспирант факультета микробиологии и биотехнологии, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ)», Evg628@yandex.ru.

Сергей Викторович Климкин – аспирант факультета микробиологии и биотехнологии, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ)», s3047573@yandex.ru.

Information about the authors

Elena E. Slynko – Candidate of Biological Sciences, Docent, Head of the Laboratory of Genetics and PCR Analysis, Associate Professor of the Department of Bioecology and Biological Safety, Associate Professor of the Department of Bioecology and Biological Safety, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Russian Biotechnological University", spin-code: 4927-5457.

Evgeniy N. Belkin – postgraduate student of the Faculty of Microbiology and Biotechnology, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Russian Biotechnological University", Evg628@yandex.ru.

Sergey V. Klimkin – postgraduate student of the Faculty of Microbiology and Biotechnology, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "Russian Biotechnological University", s3047573@yandex.ru.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

