

РИБОГОСПОДАРСЬКА ГІДРОБІОЛОГІЯ І ІХТІОЛОГІЯ

УДК 594:639.2

Б.С. ГУЛАК, д-р. філос., наук. співроб.,
Інститут морської біології НАН України
вул. Італійська, 37, м. Одеса, Україна, 65048,
gulak.bogdan94@gmail.com
ORCID 0000-0002-5991-3715

С.В. СТАДНІЧЕНКО, к. б. н., ст. наук. співроб.,
Інститут морської біології НАН України
вул. Італійська, 37, м. Одеса, Україна, 65048,
svestad63@gmail.com
ORCID 0000-0001-5944-3170

ПРОСТОРОВІ ОСОБЛИВОСТІ ВЗАЄМОДІЇ ПОПУЛЯЦІЙ РАПАНИ *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) ТА МІДІЇ *MYTILUS* *GALLOPROVINCIALIS* (LAMARCK, 1819) У ПІВНІЧНО-ЗАХІДНІЙ ЧАСТИНІ ЧОРНОГО МОРЯ

Під час дослідження виявлені просторові особливості взаємодії популяції інвазивного молюска рапани *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) та мідії *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) у північно-західній частині Чорного моря в 2020—2024 рр. За допомогою тралових і водолазних зйомок оцінено чисельність, біомасу та структурні характеристики популяцій на континентальному шельфі України. Зйомки обліковим бімтралом показали, що рапана домінує на мілководді (5—15 м) з піщаними та черепашковими ґрунтами (біомаса до 21—29 г/м²), тоді як мідія формує щільні поселення на середніх глибинах (15—25 м, біомаса 9—17 г/м²). За допомогою водолазних зйомок із застосуванням бентосної рамки виявлено, що на окремих ділянках з твердими субстратами біомаса мідії може складати до 54 кг/м². Негативна кореляція між біомасою видів ($r = -0,245$, $p = 0,0018$) підтверджує хижацький тиск рапани. Придонна гіпоксія, антропогенні фактори (евтрофікація, дампінг) та тип субстрату суттєво впливають на розподіл молюсків, знижуючи чисельність мідії. Просторова сегрегація видів, викликана екологічними факторами частково обмежує хижацький вплив рапани на окремих ділянках шельфу. Рекомендується посилення промислу рапани, створення штучних рифів і розвиток аквакультури мідій для відновлення екосистемного балансу.

Ключові слова: рапана, мідія, північно-західна частина Чорного моря, чисельність, біомаса, хижацький тиск.

Ц и т у в а н н я: Гулак Б.С., Стадніченко С.В. Просторові особливості взаємодії популяцій рапани *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) та мідії *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) у північно-західній частині Чорного моря. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62. № 4. С. 66—81.

Двостулковий молюск мідія *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) є ключовим компонентом екосистеми Чорного моря, виконуючи важливі екологічні функції та маючи значний промисловий потенціал. Масові поселення мідій впливають на структуру донних угруповань, забезпечуючи субстрат для організмів-обростачів і укриття для різних видів гідробіонтів [2, 17, 18, 37]. Як фільтратори, мідії сприяють біофільтрації, очищенню морської води від суспензій і меліорації середовища, серед іншого і на штучних субстратах, таких як гідротехнічні споруди [20, 21]. Висока харчова цінність, значний репродуктивний потенціал і доступна кормова база роблять мідію перспективним об'єктом для промислу та аквакультури, особливо в північно-західній частині Чорного моря (ПЗЧМ), де широкий континентальний шельф і висока біопродуктивність прибережних вод створюють оптимальні умови для її існування. Проте з 1970-х років у ПЗЧМ спостерігається зниження чисельності мідійних поселень через комплекс чинників, зокрема через регулярне виникнення зон придонної гіпоксії, зумовлене вертикальним градієнтом солоності та щільності води [4, 7, 8, 11]. Антропогенні фактори, такі як зарегулювання річкового стоку, евтрофікація та дампінг, посилюють ці процеси. Внаслідок масових заморів у 1960-х—1990-х рр. площі мідійних полів скоротилися з 20 до 10 тис. км², біомаса зменшилася з 8—12 до 5—6 млн. т, а промисловий запас скоротився вшестеро [3, 5, 11, 23]. Ще одним суттєвим фактором деградації популяції мідії стало вселення інвазивного хижого молюска рапани *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), виявленого в Чорному морі в 1947 р. [6, 8, 15, 23]. Нативний ареал цього виду охоплює Японське, Жовте, Бохайське та Східно-Китайське моря [25, 38]. Завдяки толерантності до коливань температури, солоності та вмісту кисню, а також через відсутність природних хижаків, рапана стала успішним інвазивним видом у Чорному морі [15, 22, 26, 39]. З 2010 р. вона масово фіксується в розпріснених водах ПЗЧМ, зокрема в передгірлових ділянках річок Дунай, Дніпро та Дністер, чого раніше не спостерігалось [23]. На тлі скорочення уловів промислових риб рапана стала ключовим об'єктом промислу, складаючи до 70 % видобутку водних біоресурсів України в Чорному морі [19, 23]. Харчова пластичність рапани забезпечує її значний вплив на популяції двостулкових молюсків, зокрема мідій [33]. Дослідження харчової поведінки *R. venosa* показали залежність інтенсивності живлення від статі, розміру та морфологічних особливостей жертв [6, 31, 34, 36]. Проте вплив рапани на структуру природних поселень мідій залишається недостатньо вивченим. Метою цього дослідження є оцінка просторової структури популяцій рапани та мідії в ПЗЧМ, а також аналіз взаємозв'язків між їхньою чисельністю, біомасою та структурними характеристиками.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження популяцій рапани та мідії проводили у 2020—2024 рр. у північно-західній частині Чорного моря на континентальному шельфі України, обмеженому морським кордоном із Румунією на півдні та основою Тендрівської коси — на північному сході (західніше меридіану

32.00° сх. д.). Збір матеріалів здійснювали у межах науково-дослідних програм ДП «Одеський центр Південного науково-дослідного інституту морського рибного господарства та океанографії» і фундаментальних тем Інституту морської біології НАН України.

Для оцінки біомаси, чисельності та біологічних характеристик молюсків застосовували тралові та водолазні зйомки¹. Біомасу і чисельність молюсків, відібраних за допомогою тралових зйомок, розраховували на 1 м² площі дна. Характеристики мідій, відібраних за допомогою водолазного спорядження, визначали на 1 м² зареєстрованого поселення. Тралові зйомки проводили у 2020—2021 рр. (осінь 2020 р., весна та осінь 2021 р.) у межах програми Rapa Whelk Survey проекту BlackSea4Fish під егідою Генеральної комісії з рибальства у Середземному морі (GFCM-FAO). Використовували бімтрал (горизонтальне розкриття 300 см, розмір вічка 35 мм), сконструйований за рекомендаціями [24]. Тралення виконували на стандартних 48 станціях, розподілених за трьома стратами глибин: 5—15 м (18 станцій), 15—25 м (19 станцій) та 25—35 м (11 станцій) (рис. 1).

Станції розміщували рівномірно, з вищою щільністю на мілководді (5—25 м), оскільки, за даними рибалок, чисельність рапани на цих глибинах була вищою, ніж на більш глибоких. На ділянках з найбільш масовими скупченнями рапани, зокрема в акваторії, прилеглий до Тендрівської коси, на Одеській та Дністровській банках, а також у прибережній зоні від с. Лебедівки до гирла Дунаю, під час кожної зйомки додатково виконували по п'ять додаткових станцій для детальнішого картографування скупчень цього молюска. Кожне тралення тривало 30 хв зі швидкістю 1,5—2 вузли. Роботи виконували лише в світлу пору доби. Загалом виконано 159 тралень. Коефіцієнт уловистості бімтрала вважали рівним 1. Придонну температуру вимірювали логером НОВО МХ2201.

Водолазні обстеження проводили у 2021 р. у районі Одеської банки (46°31'07.5"N 31°11'19.6"E) та у 2021 і 2024 рр. — в районі Одеської затоки (Біостанція ОНУ, 46°26'22.3"N 30°46'27.2"E) на глибинах 6—8 м. Застосовували метод трансект на площах 50—150 м² (2021 р.) та 50—85 м² (2024 р.). Проби мідій відбирали бентосною рамкою (0,01 м²), оцінюючи покриття дна, рельєф, тип ґрунту, співвідношення живих і мертвих молюсків, наявність макрофітів та кормових об'єктів рапани. Для аналізу з водолазних зйомок вимірювали всіх зібраних особин молюсків обох видів.

У всіх відібраних з донних прибережних поселень мідій штангенциркулем з точністю до 0,1 мм вимірювали довжину стулок (L , мм), висоту (H), товщину двох стулок (B), оцінювали характеристики маси мушлі (W) з точністю до 0,01 г за допомогою ваг Axis AD500: загальну масу моллюска в стулці (W , г), сиру (W_w , г) і суху (W_d , г) масу їхніх м'яких тканин, а також масу стулок (W_{st} , г). Результати вимірювань маси і розмірів мідій

¹ Автори висловлюють щире вдячність своїм колегам, О.М. Куракіній — за допомогу в опрацюванні проб молюсків, А.П. Куракіну — за відбір морських зразків.



Рис. 1. Схема розташування постійних станцій облікових тралових зйомок рапани у водах України в 2020—2021 рр.

служили основою для визначення співвідношень між їхніми лінійними і ваговими показниками: $Y = a + L^b$, де Y — одна з характеристик маси мушлі молюска (W , W_w , W_d , W_{st}); L — довжина мушлі молюска, B — товщина, H — висота мушлі; a і b — алометричні коефіцієнти, які визначаються за емпіричними даними. Відмінності однойменних залежностей, отримані для поселень мідії з різних районів, вважали значущими, якщо порівнювані лінії регресії розрізнялися кутом нахилу або одна з них значимо перевищувала іншу при рівні довірчої ймовірності не менше 95 %.

Для рапани розраховували масивність мушлі (M/H) [1] та коефіцієнт вгодованості ($K_{год} = 100 \cdot M_1/H^3$, де M_1 — загальна маса рапани, H — висота мушлі, см). Стать визначали за копулятивним органом або кольором гонад [12, 14]. Вік рапани визначали за методом В.Д. Чухчіна [13], підраховуючи нерестові мітки, що утворюються на поверхні мушлі через уповільнення росту молюска. Оскільки перший нерест у рапани відбувається на третьому році життя, загальний вік розраховували за формулою $n+2$, де n — кількість нерестових міток. При цьому враховували морфологічні особливості мушель, що впливають на точність визначення віку, встановлені в наших попередніх дослідженнях [23].

Дані обробляли в Microsoft Excel 2016, Statgraphics Plus 5.0, Statistica 2010 та RStudio. Нормальність розподілу перевіряли критерієм Шапіро — Уїлка. Для оцінки зв'язку між біомасою рапани та мідії застосовували коефіцієнт Спірмена [35]. Залежність моделювали за допомогою узагальненої лінійної моделі (GLM) з гамма-розподілом та логарифмічною функцією зв'язку для проб з ненульовими значеннями біомаси мідії ($n = 64$). Формула моделі: біомаса мідії ~ біомаса рапани + factor (страта) + factor (Survey), де factor (страта) — категоріальний фактор глибинних страт

(1: 5—15 м; 2: 15—25 м; 3: 25—35 м), а factor (Survey) — категоріальний фактор періодів зйомки (три зйомки). Мультиколінеарність предикторів оцінювали за допомогою коефіцієнта інфляції дисперсії (VIF); усі значення VIF були нижчими за 2,5, що свідчить про відсутність значущої мультиколінеарності. Якість моделі оцінювали за критерієм Акайке (AIC) [16]. Статистичну значущість оцінювали при $p < 0.05$. Просторову автокореляцію оцінювали глобальним індексом Moran's I (999 перестановок, метод Монте-Карло) [28, 29, 30] з використанням матриці просторових ваг на основі $k = 6$ найближчих сусідів (k-nearest neighbors).

Порівняння вибірок проводили за t -критерієм Стьюдента (нормальний розподіл) або U -критерієм Манна — Уїтні (ненормальний розподіл). Статистичну значущість оцінювали при $p < 0,05$, якість моделей — за критерієм Акайке [16]. Загалом зібрано 159 проб з тралових зйонок та проби з трьох водолазних станцій. Для визначення розмірно-масової, статеві та вікової структури рапани було обстежено 148 особин, розмірно-масові структури мідії — 130 особин.

Результати досліджень

Під час облікових зйонок у північно-західній частині Чорного моря було досліджено розподіл чисельності та біомаси рапани *R. venosa* та мідії *M. galloprovincialis* за різними діапазонами глибин. Розподіл молюсків залежав від глибини, типу донного субстрату, сезонних умов та екологічних факторів, зокрема температури придонного шару (8—20 °C) і, в деяких випадках, явищ придонної гіпоксії. Рапана була найпоширенішою на мілководних ділянках (5—15 м), особливо на піщаних і черепашкових ґрунтах, де її частота зустрічальності сягала 79—100 %, а біомаса досягала високих значень (до 21—29 г/м² у районах Дністровської банки, Тендрівської коси та від гирла Дністровського лиману до Дунаю). На середніх глибинах (15—25 м) частота зустрічальності знижувалася до 65—91 %, а біомаса була помірною (рис. 2).

На глибоководних ділянках (25—35 м) рапана зустрічалася нечасто або була відсутня, особливо на замулених субстратах, де її біомаса не перевищувала 10 г/м². Найвищі показники чисельності та біомаси рапани зафіксовано восени 2020 р., з максимальним запасом до 72,7 тис. т, тоді як у червні 2021 р. запас знизився до 29 тис. т (табл. 1). Головною причиною зменшення запасу було зниження уловистості бімтрала через те, що більша частка особин рапани ще не вийшла на поверхню ґрунту після зимівлі внаслідок низьких температур придонного шару води. Також в цей час в уловах спостерігалась велика кількість нитчастих водоростей, що скупчуючись на нижній підборі знаряддя ускладнювали облов. Восени 2021 р. запас частково збільшився до 43 тис. т.

Мідія формувала найщільніші поселення на глибинах 15—25 м, де її біомаса досягала 9—17 г/м², а частота зустрічальності коливалася від 32 до 50 %. На мілководді (5—15 м) показники були нижчими, а на глибоководних ділянках (25—35 м) чисельність і біомаса мідії були мінімальними, хоча частота зустрічальності іноді сягала 55 %. Максимальний запас мідії

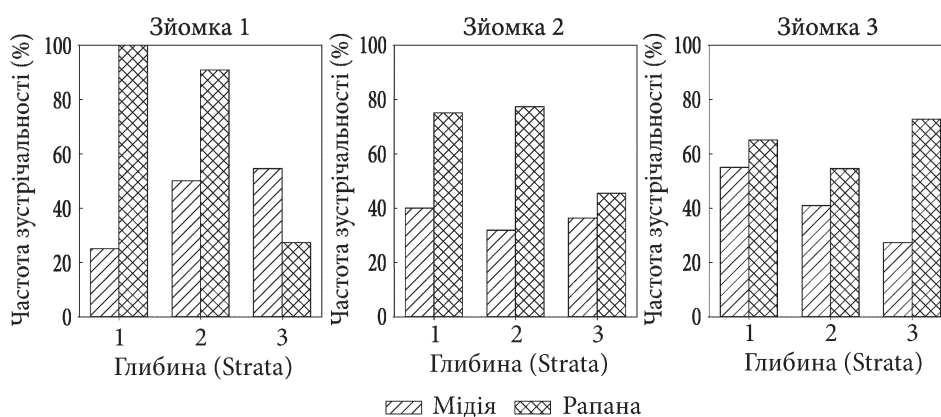


Рис. 2. Частота зустрічальності рапани (I) і мідії (II) в північно-західній частині Чорного моря в 2020—2021 рр.

(до 146 тис. т) зареєстровано восени 2021 р. на середніх глибинах, тоді як у червні 2021 р. він був найнижчим (близько 104 тис. т) (див. табл. 1). Найщільніші поселення мідії спостерігалися в найбільш продуктивних районах шельфу збагачених біогенами, які виносяться річковим стоком — поблизу гирл Дунаю, Дністровського та Дніпровсько-Бузького лиманів (рис. 3).

Виявлено, що на розподіл молюсків суттєво впливали екологічні умови. Придонна гіпоксія, особливо виражена восени 2020 р. на глибинах 15—25 м (68 % станцій), призводила до масової загибелі мідій, тоді як рапана демонструвала більшу стійкість до цих умов. У зонах гіпоксії в уловах мідії переважали здебільшого дрібні особини довжиною 15—20 мм. Більші молюски були або мертвими, або лише їхні великі порожні ступки.

Кореляційний аналіз за допомогою коефіцієнта Спірмена виявив негативну залежність між біомасою рапани та мідії для всіх проб ($n = 159$, $\rho = -0,245$, $p = 0,0018$), що вказує на статистично значущий зв'язок, який підтверджує хижацький вплив рапани на мідію. Для ненульових проб, де обидва види були присутні ($n = 43$), кореляція виявилася слабкою позитивною, але незначущою ($\rho = 0,269$, $p = 0,0807$), що може бути зумовлено недостатньою вибіркою або впливом екологічних факторів, що не були враховані моделлю. Аналіз за стратами глибин показав значущу негативну кореляцію на мілководді (5—15 м, $n = 60$, $\rho = -0,336$, $p = 0,0087$) та середніх глибинах (15—25 м, $n = 66$, $\rho = -0,339$, $p = 0,0054$), що відображає сильний хижацький тиск рапани в цих зонах. На глибоководній страті (25—35 м, $n = 33$) кореляція була слабкою позитивною та незначущою ($\rho = 0,078$, $p = 0,6674$), що пояснюється низькою чисельністю рапани через несприятливі умови, такі як мулисті ґрунти та низька температура придонного шару. Найсильніша негативна кореляція спостерігалася в жовтні 2021 р. ($n = 53$, $\rho = -0,430$, $p = 0,0013$), а у жовтні 2020 р. ($\rho = -0,225$,

Таблиця 1
Розподіл чисельності, біомаси та промислового запасу рапани і мідії за діпазонами глибини в північно-західній частині Чорного моря

№ страти	Глибина, м	Середня температура придонного шару °С	Площа, км ²	Чисельність рапани, екз/м ²	Біомаса рапани, г/м ²	Запас рапани, т	Чисельність мідії, екз/м ²	Біомаса мідії, г/м ²	Запас мідії, т
Жовтень 2020 р.									
1	5—15	20,0±0,26	3220,40	0,13±0,02	8,2±1,50	26507,80	0,59±0,27	6,32±2,94	20352,90
2	15—25	—	7762,50	0,10±0,03	5,8±1,80	45289,90	0,97±0,45	10,45±5,16	81118,10
3	25—35	—	5488,20	0,0016±0,01	0,2±0,01	902,40	0,39±0,38	4,51±4,44	24751,80
Всього		—	16471,10	—	—	72700,10	—	—	126222,80
Червень 2021 р.									
1	5—15	11,8±0,52	3220,40	0,06±0,02	3,5±1,20	11374,50	0,69±0,33	6,93±3,37	22317,40
2	15—25	8,6±0,16	7762,50	0,04±0,01	2,2±0,80	17128,20	0,91±0,50	9,24±5,07	71725,50
3	25—35	8,0±0,11	5488,20	0,0	0,0	0,0	0,18±0,15	1,86±1,51	10208,10
Всього		—	16471,10	—	—	28502,70	—	—	104250,90
Жовтень 2021 р.									
1	5—15	13,8±0,12	3220,40	0,11±0,02	6,5±1,30	20785,30	1,29±0,70	4,19±1,54	13493,50
2	15—25	14,4±0,17	7762,50	0,05±0,01	2,9±0,90	22378,50	2,84±1,50	16,95±10,42	131574,40
3	25—35	14,2±0,22	5488,20	0,0002	0,02±0,02	137,19	0,07±0,05	0,25±0,19	1372,10
Всього		—	16471,10	—	—	43300,90	—	—	146439,90

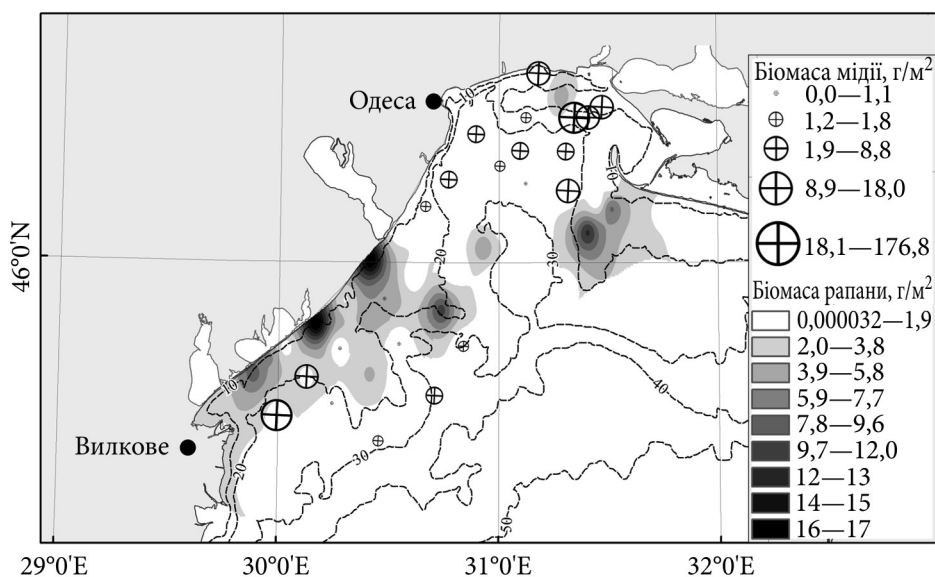


Рис. 3. Розподіл біомаси рапани та мідії в північно-західній частині Чорного моря в 2020—2021 рр.

$p = 0,1046$) та червні 2021 р. ($\rho = -0,137$, $p = 0,3281$) зв'язок був слабшим. Регресійний аналіз із використанням узагальненої лінійної моделі (GLM) з гамма-розподілом для ненульових значень біомаси мідії ($n = 64$) показав, що біомаса рапани не має статистично значущого впливу на біомасу мідії ($p = 0,966$). Глибина (страта 2: $p = 0,114$; страта 3: $p = 0,096$) та період зйомки (зйомка 2: $p = 0,862$; зйомка 3: $p = 0,467$) також не виявилися значущими. Це пояснюється насамперед просторовою сегрегацією поселень обох видів молюсків (див. рис. 3). Просторовий аналіз за допомогою коефіцієнта Moran's I виявив значну позитивну автокореляцію в розподілі біомаси рапани для всіх проб ($n = 159$, Moran's I = 0,190, $p = 7,44e-07$), що підтверджує її кластеризацію, переважно на мілководних ділянках (5—15 м), де умови (наприклад, м'який ґрунт і вища температура) є сприятливими для рапани. Для мідії автокореляція була слабшою, але значущою (Moran's I = 0,098, $p = 0,0018$), вказуючи на кластеризацію на середніх глибинах (15—25 м), де хижацький тиск рапани знижується через екологічні обмеження, зокрема щільний черепашковий ґрунт на певних ділянках, де рапана не може накопичуватися при сезонному охолодженні води. Для ненульових проб ($n = 43$) автокореляція була незначущою як для рапани (Moran's I = 0,038, $p = 0,1833$), так і для мідії (Moran's I = -0,020, $p = 0,4788$), що, ймовірно, пов'язано з малою вибіркою. Аналіз за стратами показав значну автокореляцію для рапани на мілководді (5—15 м, Moran's I = 0,211, $p = 0,0002$) та глибоководній страті (25—35 м, Moran's I = 0,215, $p = 0,0007$), але негативну та незначущу в страті 15—25 м (Moran's I = -0,047, $p = 0,7041$), де домінує мідія. Для мідії автокореляція була значущою лише в страті 15—25 м (Moran's I = 0,094, $p = 0,0187$). За

зйомками значна автокореляція для рапани спостерігалася в жовтні 2021 р., що підтверджує сезонне зростання її популяції восени, тоді як для мідії автокореляція залишалася незначущою ($p > 0,3$).

Для більш детального аналізу особливостей хижацького впливу рапани на популяцію мідії були використані дані, отримані під час підводних зйомок, проведених в районі Одеської банки ($46^{\circ}31'07.5''N$ $31^{\circ}11'19.6''E$) у 2021 р. та Біостанції ОНУ ($46^{\circ}26'22.3''N$ $30^{\circ}46'27.2''E$) у 2021 та 2024 рр. Це дозволило оцінити чисельність, біомасу та структурні характеристики популяцій обох видів на мілководних ділянках (глибини 6—8 м). У 2021 р. чисельність мідій у районі Біостанції ОНУ становила 933 екз/м², біомаса — 21,3 кг/м², тоді як на Одеській банці ці показники досягали 1400 екз/м² та 8,6 кг/м² відповідно. Статистично значущими відмінностями є середні значення загальної маси молюска, маси мушлі, м'якого тіла та його сухого залишку в аналізованих поселеннях мідії (табл. 2).

У 2024 р. в районі Біостанції чисельність зросла до 1900 екз/м², а біомаса — до 54,4 кг/м², що пов'язано зі збільшенням середньої маси молюсків (з $26,27 \pm 2,05$ г у 2021 р. до $35,03 \pm 1,65$ г у 2024 р.; $F = 28,23$, $p < 0,0001$) завдяки присутності у поселенні більших особин. Середня довжина ступок мідій у 2021 р. становила $60,81 \pm 2,44$ мм (Біостанція) та $41,59 \pm 0,69$ мм (Одеська банка). Діапазон довжини варіював від 10,4 до 79,0 мм на Біостанції та від 32,4 до 54,2 мм — на Одеській банці. Модальні класи мідій за довжиною складали 60—70 мм (Біостанція, 42,86 %) та 40—50 мм (Одеська банка, 61,90 %) (табл. 3). У 2024 р. в районі Біостанції модальний клас змістився до 70—80 мм (36,67 %), а частка особин промислового розміру (>40 мм) зменшилася з 96,4 % у 2021 р. до 81,7 %, тоді як частка

Таблиця 2

Показники	Райони		
	Біостанція		Одеська банка
	2024 р.	2021 р.	
$L_{\text{серед.}}$	$60,08 \pm 3,00$	$60,81 \pm 2,44$	$41,59 \pm 0,69$
$L_{\text{мін-макс}}$	7,10—89,90	10,40—79,00	32,40—54,20
W , г	$35,03 \pm 1,65$	$26,27 \pm 2,05$	$6,13 \pm 0,32$
W_{st} , г	$18,27 \pm 0,87$	$10,65 \pm 0,87$	$2,52 \pm 0,13$
W_w , г	$5,40 \pm 0,52$	$4,83 \pm 0,37$	$1,23 \pm 0,06$
W_d , г	$0,93 \pm 0,09$	$0,75 \pm 0,07$	$0,19 \pm 0,01$
B , кг/м ²	54,38	21,27	8,60
N , екз/м ²	1900	933	1400

П р и м і т к а. L — довжина стулки, мм; W — середня загальна маса молюска; W_{st} — середня маса мушлі; W_w — сира маса м'яких тканин; W_d — суха маса м'яких тканин; B — біомаса; N — чисельність.

молоді (<20 мм) зросла до 15 % (проти 3,6 % у 2021 р.). Дисперсійний аналіз не виявив значущих відмінностей у співвідношенні висоти, товщини та довжини стулок між районами. Водночас регресійний аналіз залежності маси стулок (Wst) від співвідношення висоти до товщини (H/B) виявив значущі відмінності між районами ($F = 190,26, p < 0,0001$ для незалежної змінної; $F = 15,92, p = 0,0002$ для кута нахилу):

$$Wst = 4,565 + 1,458 H/B \text{ (Одеська банка);}$$

$$Wst = 42,952 + 23,949 \text{ (Біостанція).}$$

Чисельність рапани варіювала від 0,26 екз/м² (Одеська банка, 2021) до 0,38 екз/м² (Біостанція, 2021), а біомаса — від 24,9 г/м² до 38,7 г/м² відповідно. У 2024 р. в районі Біостанції біомаса знизилася через зменшення середньої маси молюсків (з 98,51±6,0 г у самців і 105,08±8,81 г у самок у 2021 р. до 94,31±6,9 г і 70,95±3,64 г у 2024 р.; $F = 10,38, p = 0,0020$ для загальної маси).

Статеву структуру в районі Біостанції у 2021 р. була збалансованою (співвідношення самців до самок 1:1), тоді як на Одеській банці переважали самці (2:1). У 2024 р. на Біостанції спостерігалось домінування самок 1,29:1 (40:31). Висота мушель рапани в 2021 р. варіювала від 65,0 до 87,0 мм (Одеська банка) та від 72,9 до 106,8 мм (Біостанція), з модальним класом 70—80 мм (65—77 %) для обох районів. У 2024 р. модальний клас на Біостанції змістився до 70—90 мм (73,68 %). Частка особин промислового розміру (>50 мм) становила 100 % у всіх вибірках. Коефіцієнт вгодованості ($K_{вгод}$) був вищим на Одеській банці (18,41±0,46 для самців, 18,89±0,52 для самок) порівняно з Біостанцією (15,27±0,54 і 16,71±0,43 у 2021 р.; $F = 19,47, p = 0,0001$ для самців; $F = 10,48, p = 0,0029$ для самок). Масивність

Таблиця 3

Розподіл чисельності мідій (%) по розмірних групах в районі відбору рапан у північно-західній частині Чорного моря в 2021—2024 рр.

Розмірні групи мідій, мм	Одеська банка	Біостанція ОНУ	
	2021 р.	2021 р.	2024 р.
0—10	0	0	3,33
10—20	0	3,57	11,67
20—30	0	0	3,33
30—40	35,71	0	0
50—60	2,38	25,00	11,67
60—70	0	42,86	21,67
70—80	0	17,86	36,67
80—90	0	0	10,0
Всього, екз	42	28	60

мушель (M_2/H) варіювала від 0,66 до 0,74, зі значущими відмінностями лише для самок між районами ($F = 3,31, p = 0,0790$). Вікова структура показала більшу різноманітність на Біостанції (максимальний вік: 7 років для самців, 8 років для самок) порівняно з Одеською банкою (6 років для обох статей).

Отже, розподіл і структурні характеристики обох видів залежали від типу субстрату (кам'янистий на Біостанції, мідійна щітка на Одеській банці). Зміни в чисельності та розмірній структурі мідій впливали на розмірно-масову, вікову та статеву структуру рапани, зокрема зменшення частки старших вікових груп і зростання частки самців у районах з обмеженою кормовою базою (Одеська банка).

Обговорення результатів досліджень

Тралові та водолазні зйомки, проведені у 2020—2024 рр., виявили особливості розподілу обох видів залежно від глибини, типу субстрату та екологічних умов, а також підтвердили хижацький вплив рапани на мідії. Результати досліджень вказують на негативну кореляцію між біомасою рапани і мідії, що свідчить про хижацький тиск, особливо виражений на мілководних ділянках (5—15 м). Виявлено, що просторовий розподіл популяцій рапани і мідії у північно-західній частині Чорного моря значною мірою визначається глибиною, типом донного субстрату та температурою придонного шару. Результати тралових зйомок, проведених у 2020—2021 рр., показали, що рапана домінувала на мілководних ділянках (5—15 м), де її частота зустрічальності становила 79—100 %, а біомаса варіювала від 21 до 29 г/м². Найвищі показники зафіксовано на піщаних і рихлих черепашкових ґрунтах у районах Дністровської банки та Тендрівської коси, де умови сприяють активному живленню та розмноженню рапани. Мідія, навпаки, формувала найщільніші поселення на глибинах 15—25 м, з біомасою 9—17 г/м² і частотою зустрічальності 32—50 %, переважно на твердих черепашкових ґрунтах. На глибоководних ділянках (25—35 м) чисельність і біомаса обох видів значно знижувалась через переважання замулених ґрунтів і зниження температури до 8—14 °С, що вочевидь обмежує їхню життєдіяльність. Ці спостереження узгоджуються з літературними даними: рапана демонструє високу толерантність до широкого діапазону температури (6—28°C) і солоності (10—35 ‰), що дозволяє їй адаптуватися до змінних умов ПЗЧМ [25, 26, 39]. В той час як мідія, навпаки, є чутливою до екологічного стресу, зокрема до гіпоксії та низької температури [4, 10]. На сьогодні ключовим фактором, що впливає на розподіл мідій в північно-західній частині Чорного моря, є придонна гіпоксія, яка була особливо вираженою восени 2020 р., охопивши 68 % станцій на глибинах 15—25 м. Це явище спричинило масову загибель мідій, тоді як рапана виявила вищу стійкість завдяки здатності закопуватись у м'які ґрунти та знижувати метаболізм у несприятливих умовах [15, 22, 23]. Відомо, що антропогенний вплив, зокрема евтрофікація а також дампінг ґрунту під час днопоглиблювальних робіт і будівництва портів, значно посилює ймовірність виникнення гіпоксійних зон. За да-

ними Чорноморсько-Азовського управління морських шляхів, з 1963 р. в ПЗЧМ щорічно захоронювали близько 5 млн. м³ ґрунту, що призводило до екранування сонячного світла, зменшення фотосинтезу макрофітів і, відповідно, зниження аерації придонного шару [10, 11]. У 1960—1990-х роках регулярно виникнення гіпоксійних зон спричинило скорочення площі промислових поселень мідій з 9 до 2,6 тис. км², а їхньої біомаси — у 6 разів.

Аналогічна деградація спостерігалася в біоценозі фазеоліни *Modiolula phaseolina* (R.A. Philippi, 1844), де площі поселень скоротилися з 24 до 16 тис. км², а біомаса — з 6 до 0,5 млн. т. Замори також негативно вплинули на донну іхтіофауну, зокрема на бичкових риб (Gobiidae) [10]. Екологічні переваги рапани, такі як більша толерантність до гіпоксії та здатність закопуватися в м'які ґрунти, забезпечують їй конкурентну перевагу над мідіями в умовах деградації середовища. Водночас щільні поселення мідій на черепашкових субстратах середніх глибин частково обмежують хижацький тиск рапани через її меншу активність на твердих поверхнях, оскільки вона не може закопуватись в ґрунт для перечікування несприятливих умов. Просторова сегрегація, виявлена в дослідженні, відображає складну взаємодію екологічних факторів, які необхідно враховувати при управлінні популяціями. Наприклад, зменшення дам্পінгу та регулювання днопоглиблювальних робіт можуть сприяти відновленню мідійних поселень на окремих ділянках моря і зниженню частоти виникнення зон гіпоксії, що матиме позитивний вплив на екосистему ПЗЧМ.

Кореляційний аналіз за коефіцієнтом Спірмена виявив слабку негативну залежність між біомасою рапани та мідій у ПЗЧМ, що підтверджує хижацький тиск рапани, особливо виражений на мілководді (5—15 м) та середніх глибинах (15—25). Ці результати узгоджуються з літературними даними про харчову поведінку рапани, де зазначено, що *R. venosa* віддає перевагу двостулковим молюскам, зокрема мідіям, через їхню високу поживну цінність і легку доступність [9, 32, 33]. Для ПЗЧМ встановлено, що інтенсивність хижацтва залежить від статі та розміру рапани, причому більші самки споживають більше мідій [6], що підтверджує сезонне посилення тиску восени, коли рапана активно харчується перед зимівлею.

Водолазні зйомки 2021 і 2024 рр. у районах Одеської банки та Біостанції ОНУ на мілководді (6—8 м) дозволили оцінити популяційні характеристики мідій і рапани, зосередившись на впливі типу субстрату та трофічних умов для хижака. У 2021 р. чисельність мідій в районі Біостанції була нижчою, ніж на Одеській банці, але до 2024 р. вона значно зросла, супроводжуючись збільшенням біомаси через більшу середню масу молюсків внаслідок присутності особин розмірного класу 80—90 мм, які раніше не були зафіксовані. В районі Біостанції переважали більші особини з модальним класом середнього та великого розміру, тоді як на Одеській банці домінували дрібніші молюски, ймовірно через інтенсивне хижацтво рапани. Зареєстроване в районі біостанції в 2024 р. збільшення частки молодих особин мідій свідчить про активне поповнення популяції, можливо, через покращення екологічних умов або зни-

ження хижацького тиску. Чисельність рапани залишалася невисокою в обох районах, але її загальна біомаса в районі Біостанції знизилася до 2024 р. через зменшення середньої маси моллюсків. Статеву структуру рапани змінилася: на Біостанції з рівного співвідношення самців і самок у 2021 р. до 2024 р. почали домінувати самки, тоді як на Одеській банці переважали самці. Вгодованість рапани була вищою на Одеській банці вірогідно завдяки щільним мідійним поселенням, які забезпечували достатню кормову базу, особливо присутність мідій довжиною 30-40 мм, які є основним розміром в живленні рапани [36]. Ширший віковий діапазон рапани в районі Біостанції (до восьми років порівняно з шістьма на Одеській банці), може бути пов'язаний з меншим промисловим тиском. Ці результати підкреслюють необхідність урахування ряду інших факторів, що впливають на трофічні умови при прогнозуванні динаміки популяцій і розробці заходів для їхнього управління.

Очевидно, що з метою покращення загального стану екосистеми північно-західної частини Чорного моря відновлення чисельності поселень моллюсків-фільтраторів, зокрема мідій, є вкрай важливим завданням. Оскільки тепер популяція мідії *M. galloprovincialis* в ПЗЧМ перебуває у вразливому стані через поєднання екологічних стресових факторів (регулярне виникнення зон придонної гіпоксії, хижацький пресинг з боку рапани, антропогенне забруднення, дампінг ґрунту, комплексний вплив воєнних дій в Україні та ін.), слід проводити ряд заходів спрямованих на їх зменшення. Зокрема, з метою контролю чисельності рапани доцільно збільшити її промисловий вилов. Створення штучних рифів сприятиме відновленню мідійних поселень, покращуючи їхню стійкість до гіпоксії та штормової активності. Розвиток аквакультури мідій, адаптованої до низьких зимових температур (можливе замерзання моря), високої турбулентності на мілководді та хижацтва рапани також може виступити важливим фактором для збереження екосистемного балансу та сталого використання біоресурсів у північно-західній частині Чорного моря.

Висновки

Виявлено негативну кореляцію між біомасою рапани та мідії на мілководних (5—15 м, $\rho = -0,336$, $p = 0,0087$) і середніх (15—25 м, $\rho = -0,339$, $p = 0,0054$) глибинах у північно-західній частині Чорного моря, що свідчить про значний хижацький тиск рапани.

За допомогою облікових зйомок бімтралом встановлено, що рапана домінує на мілководних ділянках (5—15 м) з піщаними та черепашковими ґрунтами, тоді як мідія на таких субстратах формує найщільніші поселення на середніх глибинах (15—25 м) з твердими субстратами. Під час водолозних зйомок було виявлено, що на твердих кам'яних субстратах на глибинах до 5 м все ще зберігаються щільні поселення мідій з високим рівнем біомаси (до 54 кг/м²).

Придонна гіпоксія, посилена антропогенними факторами, такими як евтрофікація та дампінг, суттєво знижує чисельність і біомасу мідій, тоді як рапана демонструє більшу стійкість до цих умов, що підкреслює не-

обхідність заходів для зменшення антропогенного впливу та відновлення мідійних поселень через створення штучних рифів і розвиток аквакультури. Водночас слід збільшити промисловий вилов рапани задля зниження тиску на популяцію мідій.

Список використаної літератури

1. Бондарев И.П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *Ruthenica*. 2010. Вип. 20 №2. С. 69—90.
2. Бондарев И.П. Динамика руководящих видов современных фаций Черного моря. *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2013. № 3. С. 78—93.
3. Говорин И.А., Куракин А.П. Оценка влияния хищного брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) на фильтрационный потенциал мидийных поселений. *Экол. безпека прибереж. та шельф. зон та комплекс. використ. ресурсів шельфу*. Севастополь. 2011. Вип. 25, Т. 1. С. 435—442.
4. Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Чёрного моря; отв. ред. В.Е. Заика. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.
5. Ковалева М.А., Болтачева Н.А., Костенко Н.С. Многолетняя динамика состояния поселений митилид на скалах Карадага (Черное море). *Мор. экол. журн.* 2012. Т. 2, № 11. С. 39—44.
6. Куракин А.П., Говорин И.А. Интенсивность потребления мидий рапаной *Rapana venosa* в северо-западной части Черного моря. *Гидробиол. журн.* 2011. Т. 47. № 4. С. 15—22.
7. Одесский регион Черного моря: гидробиология пелагиали и бентали / Л.В. Воробьева, И.И. Кулакова, И.А. Синегуб и др.; отв. ред. Б.Г. Александров. Одесса: Астропринт, 2017. 324 с.
8. Снігірьов С.М., Чернявський О.В., Наум Є.А. та ін. Стан макрзообентосу в прибережній зоні острова Зміїний у 2016—2017 рр. *Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія «Екологія»*. 2019. № 21. С. 81—98. <https://doi.org/10.26565/1992-4259-2019-21-07>
9. Стадниченко С.В., Куракин А.П. Избирательность питания брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) мидиями *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819). *Вісн. Одес. нац. ун-ту. Сер.: Біологія*. 2014. Т. 19, вип. 1 (34). С.102—109.
10. Фашук Д.Я., Самышев Э.З., Себах Л.К., Шляхов В.А. Формы антропогенного воздействия на экосистему Черного моря и ее состояние в современных условиях. *Экология моря*. 1991. Вып. 38. С. 19—28.
11. Фашук Д.Я., Себах Л.К. Вклад физических и гидрохимических факторов в процесс развития придонной гипоксии на северо-западном шельфе Черного моря. *Океанологические и рыбохозяйственные исследования Черного моря: сб. научн. тр.* Москва: ВНИРО, 1985. С. 19—99.
12. Чухчин В.Д. Размножение рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Чёрном море. *Тр. Севаст. Биол. Станции*. 1961. № 14. С. 163—168.
13. Чухчин В.Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте. *Там же*. С. 169—177.
14. Чухчин В.Д. Функциональная морфология рапаны. Киев : Наук. думка, 1970. 139 с.
15. Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев Наук. думка, 1984. 176 с.
16. Akaike H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*. 1974. Vol 19, №6. P. 716—723.
17. Çinar M.E., Gonlugur-Demirci G. Polychaete assemblages on shallow-water benthic habitats along the Sinop Peninsula (Black Sea, Turkey). *Cahiers de Biologie Marine*. 2005. Vol. 46. P. 253—263.
18. Çinar M.E., Katağan T., Koçak F. et al. Faunal assemblages of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in and around Alsancak Harbour (Izmir Bay, eastern Mediterranean) with special emphasis on alien species. *J. Mar. Syst.* 2008. Vol. 71. P. 1—17.

19. GFCM. Report of Working Group on the Black Sea Eighth meeting of the Subregional Group on Stock Assessment in the Black Sea (SGSABS) Online, 4—8 July 2022. Rome : FAO, 2022. 37 p.
20. Govorin I.A., Adobovsky V.V., Shatsillo E.I. 2004. Fouling of hydroengineering structures with mussels as a natural biofilter component in the coastal zone of the Black Sea. *Hydrobiol. J.* Vol. 40, N 5. P. 62—69.
21. Govorin I.A., Shatsillo E.I. 2010. Formation of the filtering potential of the mussel and Mytilaster settlements within anthropogenically transformed coastal zone of the Black Sea. *Ibid.* Vol. 46, N 2.P. 3—12.
22. Harding J.M., Mann R. Observations on the biology of the veined Rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay. *J. Shellfish Res.* 1999. Vol. 18. P. 9—17.
23. Hulak B.S., Leonchuk Y.Y., Chashchyn O.K. The main biological parameters of Rapa Whelk *Rapana venosa* population in the north-western section of the Black Sea. *Hydrobiol. J.* 2022. Vol. 58, N 3, P. 29—45.
24. Kaykaç M.H., Zengin M., Akpınar İ.Ö., Tosunoğlu Z. Samsun (Karadeniz) kıyılarında kullanılan sürükleme av araçlarının yapısal özellikleri. *J. Fish. Aquat. Sci.* 2014. Vol. 31, N 2. P. 87—96.
25. Mann R., Harding J.M. Invasion of the North American atlantic coast by a large predatory Asian mollusc. *Biol. Invasions.* 2000. Vol. 2. P. 7—22.
26. 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.
27. McCullagh P. & Nelder J.A. Generalized Linear Models. New York: Routledge. 1989. 532 p.
28. Moran P.A. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika.* 1950. Vol. 37 Iss. 1—2. P. 17—23.
29. Ripley B.D.. Spatial statistics. New York: John Wiley & Sons, 1981. 252 p.
30. RStudio Team. RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA, 2022. <https://www.rstudio.com/>
31. Sağlam H., Düzgünes E. Biological parameters and feeding behaviour of invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846 in the south-eastern Black Sea of Turkey. *J. Coastal Life Medicine.* 2014. Vol. 2 N 6. P. 442—446.
32. Savini D., Harding J.M., Mann R. Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) predation rates on hard clams *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *J. Shellfish Res.* 2002. Vol. 21. P. 777—779.
33. Savini D., Occhipinti-Ambrogi A. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Res.* 2006. Vol. 60. P. 153—159.
34. Seyhan K., Evren R., Emiral H., Engin S., Demirhan S. Diel feeding periodicity, gastric emptying and estimated daily food consumption of whelk (*Rapana venosa*) in the south eastern Black Sea (Turkey) marine ecosystem. *Indian J. Geo-Marine Sci.* 2003. Vol. 32. P. 249—251.
35. Spearman C. The proof and measurement of association between two things. *Amer. J. Psychol.* 1904. Vol. 15, Iss 1. P 72—101.
36. Stadnichenko S., Kurakin A. Feeding intensity and daily mussel consumption of Rapa whelk (*Rapana venosa*) in the north-western Black Sea. *Oceanol. Hydrobiol. Studies.* 2022. Vol. 51. № 4. P. 344—354.
37. Topaloglu B., Kihara, K. Community of Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 in the Bosphorus Strait. *J. Tokyo Univer. Fisher.* 1993. Vol. 80. P. 113—120.
38. Tsi CY., Ma XT., Lou ZK., Zhang FS. Illustrations of the fauna of China (Mollusca), Beijing: Science Press, 1983. Vol. 2. P. 1—150.

39. Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to introduction of new mollusc species. *Marine Ecology*. 1996. Vol. 17. P. 227—236.

Надійшла 14.11.2025

B.S. Hulak, PhD (Biol.), Researcher,
Institute of Marine Biology of the NAS of Ukraine,
Italiyska St., 37, Odesa, 65048, Ukraine
gulak.bogdan94@gmail.com
ORCID: 0000-0002-5991-3715

S.V. Stadnichenko, PhD (Biol.), Senior researcher,
Institute of Marine Biology of the NAS of Ukraine,
Italiyska St., 37, Odesa, 65048, Ukraine
svestad63@gmail.com
ORCID 0000-0001-5944-3170

SPATIAL FEATURES OF THE INTERACTION BETWEEN POPULATIONS OF RAPA
WHELK *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846) AND MEDITERRANEAN
MUSSEL *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (LAMARCK, 1819) IN THE
NORTH-WESTERN BLACK SEA

The study revealed spatial patterns in the interaction between populations of the invasive gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) and the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) in the north-western Black Sea during 2020—2024. Using trawl and diving surveys, population abundance, biomass, and structural characteristics were assessed on the Ukrainian continental shelf. Beam-trawl surveys showed that rapa whelk dominates shallow waters (5—15 m) with sandy and shell substrates (biomass up to 21—29 g/m²), while mussels form dense settlements at mid-depths (15—25 m, biomass 9—17 g/m²). Diving surveys using a benthic frame revealed that on isolated hard-substrate sites, mussel biomass can reach 54,000 kg/m². A negative correlation between species biomass ($\rho = -0.245$, $p = 0.0018$) confirms predatory pressure from rapa whelk. Near-bottom hypoxia, anthropogenic factors (eutrophication, dumping), and substrate type significantly influence mollusk distribution, reducing mussel abundance. Spatial segregation driven by ecological factors partially limits rapa whelk predation on certain shelf areas. To restore ecosystem balance, intensified rapa whelk fishery, creation of artificial reefs, and development of mussel aquaculture are recommended.

Key words: rapa whelk, Mediterranean mussel, north-western part of the Black Sea, abundance, biomass, predatory pressure.