Rapana venosa (Valenciennes, 1846)

Noms vernaculaires: Rapana veiné (FR), Murex de mer Noire (FR), Pourpre veinée (FR), Rapane (FR), Veined rapa whelk (EN), Rapana whelk (EN), Asian whelk (EN), Cocozza (IT), Bobolone (IT), Busano veteado (ES)

AphiaID: 140416

CD_NOM: 369757

Classification: Phylum: > Mollusca Classe: > Gastropoda Ordre: > Neogastropoda Famille: >

Muricidae **Sous-famille :** > Rapaninae **Espèce** : *Rapana venosa*

Synonymes: Purpura venosa (Valenciennes, 1846, nom d'origine), Rapana marginata Valenciennes, 1846), Rapana pechiliensis (Grabau & S. G. King, 1928), Rapana pontica (F. Nordsieck, 1968), Rapana thomasiana (Crosse, 1861)

Risque de confusion avec : Rapana bezoar (Linnaeus, 1767), Stramonita haemastoma (Linnaeus, 1767), Rapana rapiformis (Born, 1778), Urosalpinx cinerea (Say, 1822), Ocinebrellus inornatus (Récluz, 1851)

DESCRIPTION ET IDENTIFICATION

Rapana venosa est un gastéropode de grande taille (généralement 12-15 cm, jusqu'à 19,5 cm) (1) (2) (3) (4) à coquille épaisse, trapue et à enroulement dextre. Les spires sont courtes, la suture et l'ombilic très marqués et le canal siphonal court, non fermé. La columelle est large, lisse et légèrement concave (2) (5).

Des petites dents sont présentes sur le bord extérieur de l'ouverture très large et ovale. La couleur de la coquille varie du brun-rouge au gris, occasionnellement beige. Des taches blanches et brunes/noires parallèles aux spires d'enroulement sont parfois visibles, d'où l'appellation rapana « veiné ». L'intérieur du pavillon est caractéristique avec une couleur orange vif à beige jaunâtre (2) (5).



Le pied de *R. venosa* est large et musculeux. Il rabat l'opercule sur la partie ventrale de la coquille lorsqu'il est sorti. À l'avant on distingue les deux tentacules et deux yeux situés à la base des tentacules (2).

Le rapana veiné peut être confondu avec le Pourpre, *Stramonita haemastoma*, qui est morphologiquement proche mais plus conique, plus petite (8 cm maximum), et qui présente des nodules rugueux et saillants sur ses spires (2) (3). On retrouve fréquemment cette dernière en Méditerranée ainsi qu'en Atlantique. *Rapana venosa* peut également être confondue avec *Rapana rapiformis* introduite en mer Méditerranée ou encore avec *Rapana bezoar* native de la mer du Japon qui est blanche à l'intérieur du pavillon. Parfois les juvéniles de *R. venosa* peuvent être confondus avec *Urosalpinx cinerea* ou *Ocinebrellus inornatus*, deux espèces invasives beaucoup plus petites, qui possèdent des structures foncièrement différentes (6).

BIOLOGIE ECOLOGIE

Reproduction – Cycle de vie :

Rapana venosa est une espèce à sexes séparés (7). Les premiers accouplements interviennent dès l'hiver et peuvent être observés jusqu'à la fin du printemps. La femelle possédant un réceptacle séminal pour stocker les spermatozoïdes, l'accouplement et la fécondation ne sont pas synchrones (15 à 17 jours entre les deux (8)). La fécondation de la femelle rapana a lieu juste avant la ponte (7), au moment où elle confectionne les oothèques qui renfermeront les larves. Grâce à son réceptacle, une femelle peut effectuer plusieurs pontes dans la saison sans avoir besoin de renouveler l'accouplement. Les oothèques, longues de 3 à 3,5 cm (9), sont produites par la glande coquillière située en aval du réceptacle séminal et achevées par la glande pédieuse juste avant la ponte. La ponte a lieu entre la fin du mois de mai et le mois d'août selon les zones géographiques et la température des eaux, qui doit être suffisante (8) (10) (11). Les oothèques sont fixées par la femelle sur un substrat dur (cela peut parfois être la coquille d'un congénère (2) ou encore des déchets plastiques (12)) au fur et à mesure qu'elles sont confectionnées. Des métamorphoses spontanées ont cependant été observées en l'absence de substrat, libérant des larves compétentes (5). Chaque ponte comporte 200 à 400 oothèques et chaque oothèque contient en moyenne entre 500 et 1000 œufs (7) (8). Environ 100 000 à 400 000 œufs sont donc produits par un seul individu à chaque ponte dans la saison de reproduction. La durée d'incubation varie de 14 à 45 jours (13). Les oothèques sont blanches/jaunes, elles renferment des larves nageuses blanches qui s'assombrissent jusqu'à devenir noires juste avant d'être libérées. Ces larves sortent des oothèques par un pore apical fermé par un bouchon muqueux. Une fois libérée la larve nage à l'intérieur d'un vélum bilobé et se nourrit de plancton. La période larvaire est variable, d'une moyenne de 14 à 17 jours (7) mais peut durer jusqu'à 80 jours (5). La capacité de l'espèce à adapter ses stratégies de dispersion et de recrutement pourrait faciliter son invasion.

Rapana venosa atteindrait sa taille adulte de 74 mm en 13 mois (14). Cette espèce vit en moyenne de 12 à 18 ans (15), avec une durée de vie maximale estimée à 24-26 ans selon l'étude d'Harding & Mann en 2016 (4).

Groupe trophique : □ producteur primaire / □ brouteur / □ suspensivore / □ déposivore / □ détritivore / ☑ prédateur
Ecosystème : ☑ estuaire / ☑ côte / □ large
Compartiment : • ☑ benthique / ☑ pélagique (phase larvaire) • ☑ épifaune / ☑ endofaune / □ fixée / □ sessile / ☑ vagile
Zone : ✓ subtidale / □ intertidale
Substrat: •☑ meuble / ☑ dur
• ☑ naturel / □ artificiel
• ☑ vase / ☑ sable / □ graviers / □ débris coquillers / ☑ rocheux / □ biogénique /
☐ infrastructures.

Ecologie, profondeur(s), salinité(s), température(s):

Dans son aire de répartition native, en mer de Chine, *R. venosa* se retrouve en zone subtidale (7). Les individus adultes vivent enfouis 95% du temps dans le sédiment sableux ou vaseux, en ne laissant dépasser qu'un à trois centimètres de siphon, organe très sensible qui se rétracte à la moindre perturbation (5) (16). Ils émergeraient du sédiment seulement la nuit pour se nourrir (11) ou à certains

moments de l'année pour s'accoupler ou pondre leurs œufs (15). Cependant Harding & Mann ont observé en 1999 (16) en laboratoire que *R. venosa* était capable de se nourrir et de se reproduire en restant enfouie. En Amérique du Sud, dans la baie de Rio de la Plata, très peu de lumière pénètre dans les eaux profondes, ce qui amène les rapanas à passer plus de temps à l'extérieur du sédiment que dans d'autres écosystèmes (12). Pour leur part, les juvéniles et les individus de petites tailles (jusqu'à 70 mm) vivent sur substrat dur peu profond à la recherche de proies tels que les balanes ou les petits bivalves (5) (15). Ces petits individus (jusqu'à 25 mm) sont capables de se déplacer vers de nouveaux substrats durs en suivant les courants. Pour cela ils gonflent leur pied et flottent (17).

Rapana venosa est capable de se déplacer dans le sédiment, notamment pour chercher des proies, à une vitesse relative d'une longueur de leur corps par minute (16). Hu et al. en 2016 (18) indiquent un déplacement plus lent de l'ordre de 10 cm par minute.

Rapana venosa est une espèce très tolérante aux variations de température, de salinité et à la pollution des eaux (19) (20). En effet, dans son aire native, elle supporte des températures entre 4 et 27°C en Corée (7) avec un maximum de 35°C observé à Hong Kong, où R. venosa a été remplacée par Rapana bezoar (Linnaeus 1767) (21) (22). Selon Wu, 1988 (23) R. venosa est capable de vivre dans des estuaires, où les températures sont très chaudes en été et où la surface peut être gelée en hiver, en migrant dans des eaux plus profondes. Sa tolérance à la salinité dans son aire native n'est cependant pas décrite dans la littérature (5). En Mer Noire, lieu de sa première introduction en Europe, elle supporte des salinités allant de 25 à 32 et des températures entre 7°C et 24°C (24). Dans la mer d'Azov, l'extension de R. venosa semble être limitée dans la partie Sud par l'isohaline 12 ‰ (5). En baie de Chesapeake aux Etats-Unis, la température de l'eau varie entre 2,5 °C et 29 °C (13), et R. venosa se retrouve dans des eaux de salinités de 30 en moyenne (25) mais peut survivre dans des eaux dont la salinité peut atteindre 15-16 (4) (5). Rapana venosa est donc une espèce capable de prospérer dans des eaux mésohalines. L'étude de Zhang et al. en 2017 (26) en laboratoire montre une température optimale entre 25 et 31°C à une salinité de 30 et une limite basse de dispersion des oothèques par les femelles à 16°C. Lors de son stade larvaire, R. venosa a également une large tolérance aux changements de salinité et de températures (25).

Le comportement fouisseur du rapana rend difficile son observation *in-situ* et sa capture. La période entre la première introduction et la première découverte de l'espèce peut être de plusieurs dizaines d'années selon la taille, la complexité du système impliqué et la présence ou l'absence d'effort de pêche ou de suivi (4).

Nutrition

Rapana venosa est un gastéropode carnivore qui se nourrit essentiellement de mollusques bivalves (11). Il utilise plusieurs méthodes de prédation pour se nourrir. Les individus les plus petits (coquille inférieure à 34 mm) utiliseraient la partie la plus antérieure de leur radula (27) pour percer un trou à travers la coquille de leur proie et s'en nourrir, laissant des trous visibles sur la coquille (15) (28) (29). Ces juvéniles utilisent exclusivement cette pratique de perçage car ils sont trop petits pour exercer les autres. Les individus adultes ont également parfois recours à la technique du perçage, mais généralement en perforant un petit trou au niveau du bord de la coquille pour pouvoir ensuite insérer leur trompe (18) (30). Néanmoins, la méthode la plus employée par les rapanas adultes semble celle nommée de « suffocation », technique consistant à recouvrir sa proie à l'aide de son pied et effectuer une traction pour ouvrir les valves puis insérer sa trompe pour se nourrir (16). Afin de faciliter l'ouverture du bivalve, il sécrète une grande quantité de mucus épais contenant des biotoxines qui provoquent une paralysie (11). Cette méthode ne laisse aucune trace de prédation sur les bivalves, les coquilles sont vides, propres et sans trace d'ouverture visible (2) (11) (16).

Rapana venosa se nourrirait tout au long de la journée, sans moment spécifique d'après une étude de Seyhan et al. en 2003 en mer Noire (31), tandis que pour Cesari et al., 1993 en Italie (11) et Harding et al., 2007 aux Etats-Unis (15), les rapanas se nourrissent exclusivement la nuit. Le comportement alimentaire du rapana pourrait alors être différent en fonction de l'écosystème.

Au maximum (à une température de 26°C) il est estimé que des rapanas de grandes tailles (101 à 160 mm) pourraient ingérer jusqu'à 0.8% de leurs poids en une journée et les petits individus (60 à 100 mm) 3.6%, selon une étude réalisée en baie de Chesapeake aux États-Unis (32). Seyhan et al., en 2003 (31)

ont évalué que *R. venosa* pourrait ingérer 7 à 13 kg de moules en une journée sur une surface de 1 km² seulement. En outre, il a été observé qu'elle pouvait survivre sans s'alimenter durant plus de 5 mois, période à laquelle les individus montraient une détérioration organique et de la coquille (11).

Plusieurs études ont montré que *R. venosa* favoriserait certaines proies, préférant généralement les Veneridae (*Venus verrucosa* (Linnaeus, 1758) la praire commune, *Merceneria merceneria* (Linnaeus, 1758) la palourde américaine ou encore la petite praire *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758)) aux moules ou aux huitres (*Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758), *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758), *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) et Magallana gigas (Thunberg, 1793)) qui sont consommées en second choix (11) (16) (18). Les huîtres sont beaucoup moins vulnérables à la prédation de *R. venosa* car leurs coquilles sont plus épaisses et souvent bien fermées donc plus difficiles à percer ou à ouvrir (18). De plus, *R. venosa* ne se nourrirait qu'uniquement de proies vivantes et éviterait les charognes (16) (33).

INTRODUCTION

Distribution globale:

Distribution native : Japon, Chine, Russie, Corée du Nord, Corée du Sud, Taïwan

Distribution dans son aire d'introduction : France, Italie, Espagne, Grèce, Ukraine, Irlande, Royaume-Unis, Belgique, Pays-Bas, Turquie, Bulgarie, Etats-Unis, Argentine, Uruguay

Distribution européenne: France, Italie, Espagne, Grèce, Turquie, Bulgarie, Ukraine, Irlande, Royaume-Unis, Belgique, Pays-Bas

Distribution en France métropolitaine :

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Date de première observation			1997	2019	2005
Date de premier signalement			2001 (3)	2019 (34)	2005 (6)
Lieu			Quiberon	Arcachon	Etang de Berre
Distribution actuelle			26 spécimens observés	Population implantée dans les Pertuis Charentais	Inconnue

Voie d'introduction (\Delta probable / \Delta certain):	Vecteur (\(\superrobable\) probable \(\subseteq \subseteq \text{certain} \) :
☑ Trafic maritime	☑ Eau et/ou sédiment de ballast
☑ Mariculture	☑ Salissures de coques
□ Pêche	☑ Aquaculture, ostréiculture
☐ Canaux de navigation	☐ Appâts
☐ Inconnue	☐ Canal de Suez
	☐ Inconnu

Introduction et propagation:

Rapana venosa est une espèce native de l'océan Pacifique de l'Ouest, présente en mer du Japon (avec Vladivostok comme limite nord), en mer Jaune et en mer de Chine Orientale jusqu'à Taïwan (16). Elle est signalée pour la première fois en Europe en mer Noire en 1947 dans la baie de Novorossiysky (35), mais elle y serait présente depuis au moins le début des années 1940 (36). L'espèce aurait pu être introduite par les eaux de ballast de navires provenant d'Asie, mais cette hypothèse a été écartée car la distance à parcourir est trop importante pour que les larves aient pu survivre, si on tient compte de la vitesse des navires de l'époque. De plus, au début des années 1940 dans le contexte de la seconde guerre mondiale, l'arrivée de bateaux en provenance de l'orient était fortement limitée (5). Rapana venosa a donc plus vraisemblablement été introduite en mer Noire par des individus fixés sur la coque de navires ou par des œufs importés en même temps que des coquillages destinés à l'aquaculture (5) (10) (35) (37). Elle s'est rapidement installée et répandue sur les côtes caucasiennes (29) et un peu plus tard dans l'ensemble de la mer Noire, avec des observations sur les côtes de la péninsule de Crimée (38), bulgares (39), turques et roumaines entre 1954 et 1963 (40). Par la suite, R. venosa a colonisé la mer de Marmara puis la mer Méditerranée, avec un premier signalement en 1973 en mer Adriatique sur les côtes italiennes (41) (42) et en mer Egée en 1986 (43). Quelques spécimens ont également été observés dans les mers Tyrrhénienne, Ionienne et Ligure (6) (44) (45). Le rapana veiné est aujourd'hui l'une des espèces les plus pêchées et commercialisées en mer Noire en Turquie. Les mollusques sont ensuite vendus et exportés vers le Japon et la Chine où ils sont consommés (10).

Rapana venosa a également été introduite sur la côte est des Etats-Unis dans la baie de Chesapeake où elle a été découverte pour la première fois en 1998 (16). Elle a certainement été introduite par des larves présentes dans les eaux de ballast de navires provenant de la mer Noire dans les années 1980 (4) (5) (13). Aujourd'hui R. venosa est installée dans une majeure partie de la baie de Chesapeake où les conditions de salinité et de température lui sont favorables (4). Elle a été identifiée en 2011 sur la carapace d'une tortue Caouanne (Caretta caretta (Linnaeus, 1758)) en Géorgie, ce qui pourrait mener à une introduction en dehors de la baie de Chesapeake (46).

En 1998, des spécimens de *R. venosa* ont été identifiés sur les côtes uruguayennes du Rio de la Plata et en 1999, des œufs et un adulte sont échantillonnés dans la baie de Samborombón en Argentine (9). Ce sont les premiers signalements du rapana veiné en Amérique du Sud. L'espèce a certainement été introduite de la même façon qu'en Amérique du Nord, par les eaux de ballast de bateaux en provenance de la mer Noire (9). Aujourd'hui *R. venosa* est établie dans l'estuaire du Rio de la Plata (12) et se disperse au sud sur les côtes argentines (47). Elle a également été observée sur la côte sud du Brésil à partir de 2016, même si elle y est déjà certainement présente et installée depuis 2008 (48). Le vecteur d'introduction sur la côte brésilienne est incertain. Même si l'introduction provient sûrement de la baie de Rio de la Plata, il pourrait s'agir seulement de dispersion de larves par les courants marins depuis l'Argentine, d'introduction par des eaux de ballast ou encore de rapanas transportés par des tortues vertes *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) (48).

Des spécimens de *R. venosa* ont également été identifiés en 2005 dans le sud de la mer du Nord en face des Pays-Bas et entre l'Angleterre, la France et la Belgique (49) (50). En Espagne, quelques individus sont également identifiés en 2003 et en 2007 dans la baie d'Arousa sur la côte atlantique (51) (52).Des observations ont été recensées sur la côte pacifique du Canada (1966) ainsi qu'en Nouvelle-Zélande (1979) mais elles n'ont pas été confirmées (25) (48). En Nouvelle-Zélande il s'agirait seulement d'observations de quelques coquilles vides certainement rejetées par un bateau de pêche de passage (2) (5).

Sur les côtes françaises, le premier individu *R. venosa* est capturé par un pêcheur en baie de Quiberon en 1997 (3). Quelques autres individus ont ensuite été observés dans l'anse du Pô entre 1998 et 2001, mais jamais plus de quatre individus par an, et un individu a été signalé à Bouin en Vendée en 2002 (2). L'espèce n'a pas semblé être en mesure de se reproduire. Elle a certainement été introduite avec l'import de coquillages pour l'aquaculture : des sacs de palourdes en provenance d'Italie auraient

été lestés de rapanas vivants puis remis à l'eau (53). En juin 2012, un rapana veiné est de nouveau observé en baie de Quiberon, sans que l'on puisse savoir s'il s'agit d'une nouvelle introduction ou si les individus introduits en 1997 ont finalement produit une descendance (53). Selon l'analyse de risque européenne (6) des rapanas sont régulièrement identifiés en baie de Quiberon et dans le golfe du Morbihan (26 spécimens au total).

En 2015, en mer Méditerranée dans l'étang de Berre, un spécimen de *R. venosa* a été identifié pour la première fois par un pêcheur ((6), site source Med-obs aujourd'hui supprimé). En 2020, un plongeur amateur publie des photos de plusieurs rapanas et de leurs pontes, observés dans le même étang (54). En août 2019, un rapana veiné est pêché dans le bassin d'Arcachon, ce qui pourrait constituer le premier signalement de l'espèce dans la partie Sud du golfe de Gascogne (34) mais il n'est pas possible à ce jour de conclure sur la présence effective ou non de *R. venosa* dans le bassin d'Arcachon. Depuis 2019, des observations et des captures dans les Pertuis Charentais sont régulièrement rapportées par les professionnels de la pêche et de la conchyliculture. Toutefois, certains signalements se sont révélés être du pourpre *S. haemostoma*; cette confusion taxonomique devra être éclaircie avant de pouvoir quantifier précisément le nombre de signalements. L'espèce est tout de même considérée comme établie dans cette zone.

IMPACTS

Impact(s) mis en évidence en France métropolitaine :

L'introduction de *R. venosa* sur les côtes françaises pourrait constituer une menace, notamment en baie de Quiberon et dans la baie de Marennes-Oléron, pour les cultures d'huitres creuses *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) en eaux profondes directement exposées à la prédation (55).

Impact(s) mis en évidence ailleurs :

Impacts écologiques

En une vingtaine d'années après son introduction en mer Noire, *R. venosa* a radicalement modifié les réseaux trophiques et décimé les populations d'huitre plate *Ostrea edulis* et de moule méditerranéenne *Mytilus galloprovincialis* (35) (29) (19) (56). Aujourd'hui, elle représente une des espèces commerciales les plus pêchées en mer Noire, ce qui freine son développement (10).

Rapana venosa est également suspectée de contribuer à la diminution de la population de Mytilus edulis, déjà en déclin, dans la baie de Rio de la Plata en Argentine/Uruguay (57).

Des études suspectent également une potentielle compétition pour la nourriture entre *R. venosa* et des espèces natives, comme *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) dans la baie de Rio de la Plata (58). D'autres suggèrent que *R. venosa* occuperait en baie de Chesapeake la même niche écologique que *Urosalpinx cinerea* et lui porterait préjudice (4).

En Amérique du Sud, des rapanas veinés ont été observés fixés sur la carapace de juvéniles de tortues vertes *Chelonia mydas* (espèce en danger). Si leur fixation sur les carapaces de tortues caouannes s'apparente à du commensalisme, ce n'est pas le cas pour la tortue verte et elle pourrait potentiellement affecter leur nage, leur prédation et leur flottabilité (59).

En baie de Chesapeake aux Etats-Unis, la présence de *R. venosa* va constituer un nouvel habitat pour certaines espèces de pagures (*Pagurus pollicaris*, *Clibanarius vittatus*), entrainant une augmentation de leurs populations. La forme de sa coquille, plus épaisse et plus large, est plus propice que celles des espèces natives en offrant un habitat plus protecteur face au prédateur et favorisant le développement des pontes (16).

Impacts économiques

Rapana venosa est un prédateur et se nourrit essentiellement de mollusques. Sa présence dans ses aires d'introduction pourrait affecter négativement les productions conchylicoles comme celles des clams (Merceneria merceneria) ou des huitres (Crassostrea virginica) dans la baie de Chesapeake (5) (16) (32), ou encore Mactra isabelleana (d'Orbigny, 1846) et Ostrea puelchana (d'Orbigny, 1842) dans la baie de Rio de la Plata (12).

AUTRES INFORMATIONS:

Le rapana veiné fait partie de l'alimentation des populations japonaises, chinoises et coréennes. Il est consommé sous le nom de « Akani shi » et est considéré comme un mets fin et délicieux (55). L'espèce serait aujourd'hui surpêchée et en déclin dans son aire native (26). Elle est également consommée en Bulgarie et en Roumanie (60).

Dans ses aires d'introduction, *R. venosa* n'a que très peu de prédateurs. Les œufs et les larves sont plus vulnérables et pourraient être consommés par plusieurs espèces de crabes et de poissons (2) (4). Les juvéniles sont également des proies pour le crabe bleu américain *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) en baie de Chesapeake, qui pourrait exercer un contrôle sur le développement de la population du rapana veiné (61). Les individus adultes peuvent être attaqués par d'autres espèces de gastéropodes de la famille des Buccinidae dans la baie de Chesapeake (16), par des tortues caouannes dans l'estuaire de Rio de la Plata (57), ou encore par le requin *Mustelus schmitti* (Springer, 1939) (62).

STATUT DE L'ESPECE

	Manche – Mer du Nord	Mers Celtiques	Golfe de Gascogne Nord	Golfe de Gascogne Sud	Méditerranée Occidentale
Observée					X
Etablie			X	X	
Envahissante					
Impactante (impact avéré ou fortement pressenti)			X		
Cryptogénique					

Rédaction: Suzie Humbert (UMR EPOC) – Janvier 2022

Contribution: Cécile Massé (Service Patrimoine Naturel), Amélia Curd (Ifremer)

(1) Du Petit-Thouars, A.A., Des Murs, M.A.P.Œ., Duméril, A.H.A., Geoffroy Saint-Hilaire, I., Prévost, F., Valenciennes, M., 1846. Voyage autour du monde sur la frégate la Vénus Zoologie: mammifères, oiseaux, reptiles, et poissons. *Gide et J. Baudry, Paris*

- (2) **Joly, J.-P., Bouget, J.-F., Hirata, T., 2002**. Le gastéropode prédateur *Rapana venosa*: point sur les connaissances et expérimentations au laboratoire. Contrat IFREMER 01/2210542/F. Rapport du laboratoire DRV/RA/LCB
- (3) **Camus, P., 2001** Un bien discret et redoutable prédateur de coquillages, L'exotique globe-trotter : *Rapana venosa La Vigie*, n° 26, 3-9
- (4) **Harding, J.M., Mann, R., 2016**. Habitat Disturbance Combined with Life History Traits Facilitate Establishment of *Rapana venosa* in the Chesapeake Bay. *Journal of Shellfish Research* 35, 885–910
- (5) **Mann, R., Occhipinti, A., Harding J.M, 2004**. Alien species alert: *Rapana venosa* (Veined whelk), ICES cooperative research report (International Council for the Exploration of the Sea), Copenhagen
- (6) **Zenetos, A., Galanidi, M. (2017).** EU Non-native Species Risk Analysis Risk Assessment *for Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). Technical note prepared by IUCN for the European Commission
- (7) **Chung, E-Y., Kim, S-Y., Kim, Y-G., 1993.** Reproductive Ecology of the purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, deposition of egg capsules and hatching of larvae. *Korean Journal of Malacology*, 9 (2), 25-38
- (8) **Chung, E-Y., Kim, S-Y., Seong, C-N., 2002.** First Sexual Maturity, Spawning Frequency and Deposition of the Egg Capsules of the Female Purple Shell *Rapana venosa* in the Slag Deposit Area, Gwangyang Bay, *Korea Development and Reproduction*, 6(1), 37-44

- (9) **Pastorino, G., Penchaszadeh, P. E., Schejter, L., Bremec, C. S. 2000**. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca: Muricidae): A new gastropod in South Atlantic waters. *Journal of Shellfish Research*, 19(2), 897-899
- (10) **Sağlam, H., Düzgüneş, E., Öğüt, H., 2009**. Reproductive ecology of the invasive whelk *Rapana venosa* Valenciennes, 1846, in the southeastern Black Sea (Gastropoda: Muricidae). ICES, *Journal of Marine Science* 66, 1865–1867
- (11) **Cesari, P., Mizzan, L. 1993**. Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattivita (Gastropoda, Muricidae, Thaidinae). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturalea di Venezia*, 42, 9–21
- (12) **Giberto D.A., Bremec C.S., Schejter L., Schiarti A., Mianzan H., Acha E.M., 2006.** The invasive rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes 1846): status and potential ecological impacts in the Rio de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Journal of Shellfish Research*, 25, 919–924
- (13) **Mann, R., & Harding, J. M., 2000.** Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusc. *Biological Invasions* 2(1), 7-22
- (14) Wang, J., Wang, Z., Yang, G., Wang, X., Tang, X., Qiu, Y., Sun, X. 1997. Preliminary study on cultivating *Rapana venosa* with raft in the Laizhou Bay, *Shandong. Fish: Qilu Yuye*, 14(5), 7–9 (in Chinese)
- (15) **Harding, J.M., Kingsley-Smith, P., Savini, D., Mann, R., 2007.** Comparison of predation signatures left 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* 352, 1–11
- (16) **Harding, J.M., Mann, R. 1999.** Observations on the biology of the veined Rapa Whelk, *Rapana venosa*, (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay. *Journal of Shellfish Research*, 18(1), 9–17
- (17) **Harding, J.M., 2011.** Observations on the Early Life History and Growth Rates of Juvenile Channel Whelks *Busycotypus canaliculatus* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research* 30, 901–903
- (18) **Hu, N., Wang, F., Zhang, T., Song, H., Yu, Z.-L., Liu, D.-P., 2016** Prey selection and foraging behavior of the whelk *Rapana venosa*. *Marine Biology* 163, 233
- (19) **Zolotarev, V. 1996.** The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species. P.S.Z.N. I: *Marine Ecology* 17(1–3), 227–236
- (20) Moncheva, S., Namiesnik, J., Apak, R., Arancibia-Avila, P., Toledo, F., Kang, S.-G., Jung, S.-T., Gorinstein, S., 2011. *Rapana venosa* as a bioindicator of environmental pollution. *Chemistry and Ecology* 27, 31–41
- (21) **Tsi, C.Y., Ma, X.T., Lou, Z.K., and Zhang, F.S. 1983**. Illustrations of the Fauna of China (Mollusca).. *Beijing: Science Press* 2, 1–150; plates I–IV
- (22) **Morton, B. 1994.** Prey preference and method of attack by *Rapana bezoar* (Gastropoda: Muriciidae) from Hong Kong. In The Malacofauna of Hong Kong and Southern China. *Hong Kong University Press* 3, 309–325. Ed. by B. Morton
- (23) **Wu, Y. 1988.** Distribution and shell height-weight relation of *Rapana venosa* Valenciennes in the Laizhou Bay. *Marine Science/Haiyang Kexue* 6, 39–40
- (24) Golikov, A.N. 1967. Gastropoda, Animals and Plants of Peter the Great Bay. Nauka Leningrad. 79–91
- (25) **Mann, R., Harding, J.M., 2003.** Salinity Tolerance of Larval *Rapana venosa*: Implications for Dispersal and Establishment of an Invading Predatory Gastropod on the North American Atlantic Coast. *The Biological Bulletin* 204, 96–103
- (26) Zhang, T., Song, H., Bai, Y.-C., Sun, J.-C., Zhang, X.-F., Ban, S.-J., Yu, Z.-L., Yang, M.-J., Wang, H.-Y., 2017. Effects of temperature, salinity, diet and stocking density on development of the veined Rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) larvae. *Aquaculture International*, 25(4), 1577-1590

- (27) **Harding, J. M., Gera, S. M., & Mann, R. 2008.** Radula morphology in veined rapa whelks, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846 (Gastropoda: Muricidae)) from Chesapeake Bay, USA. *Nautilus*, *122*(4), 217
- (28) **Gomoiu, M. T., 1972.** Some ecologic data on the gastropod *Rapana thomasiana* Crosse along the Romanian Black Sea shore. *Cercetari marine, IRCM*, 4, 169-180
- (29) **Ciuhcin, V. D., 1984.** Ecology of the gastropod molluscs of the Black Sea. *Acad. Sc. USSR, Kiev Naukova Dumka*, 175
- (30) **Kosyan, A., 2015.** Predation mechanisms of *Rapana venosa* (Gastropoda : Muricidae) in different biotopes along the Black Sea coast. *Marine Pollution Bulletin* 102, 265–270
- (31) **Seyhan, K., Mazlum, E. R., Emiral, H., Engin, S., & Demirhan, S., 2003.** Diel feeding periodicity, gastric emptying, and estimated daily food consumption of whelk (*Rapana venosa*) in the south eastern Black Sea (Turkey), Marine ecosystem
- (32) **Savini, D., Harding, J. M., & Mann, R. L., 2002.** Rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) predation rates on hard clams *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research*, 21(2), 777
- (33) **Savini, D., Occhipinti-Ambrogi, A., 2006**. Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*, 60(2), 153-159
- (34) **Bulletin de la Surveillance de la Qualité du Milieu Marin Littoral 2019.** Résultats acquis jusqu'en 2019. Ifremer/ODE/LITTORAL/LERAR/20.009/Laboratoire Environnement Ressources Arcachon, 162 p
- (35) **Drapkin, E. 1963**. Effect of *Rapana bezoar* Linné (Mollusca, Muricidae) on the Black Sea fauna. *Doklady Akademii Nauk SRR* 151(3), 700–703
- (36) **Bondarev, I. P., 2014.** Dynamics of *Rapana venosa* (VALENCIENNES, 1846) (Gastropoda: Muricidae) Population in the Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 4(3)
- (37) **Slynko, E.E., Slynko, Y.V., Rabushko, V.I., 2020.** Adaptive strategy of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) in the invasive population of the Black Sea. *Biosystems Diversity* 28, 48–52
- (38) **Golikov, A.N., Starobogatov, Y., 1972.** The guide to fauna of the Black Sea and the Sea of Azov. Bivalves. III. Kiev, *Naukova Dumka*, 82-166
- (39) **Marinov, T.M., 1990**. The zoobenthos from the Bulgarian sector of the Black Sea. Bulgarian Academy of Sciences Publication, Sofia. 195 p
- (40) **Danilov, C. S., Tiganov, G., Anton, E., Nenciu, M. I., Nita, V. N., Cristea, V., 2018.** *Rapana venosa* New Exploitable Resource At The Romanian Black Sea Coast. *Scientific Papers. Series D. Animal Science* 61(2), 274-279
- (41) **Ghisotti, F., 1974**. *Rapana venosa* (Valenciennes), nuova ospite Adriatica? *Conchiglie, Milano*, 10(5–6), 125–126
- (42) **Savini, D., Castellazzi, M., Favruzzo, M., Occhipinti-Ambrogi, A., 2004**. The alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the Northern Adriatic Sea: Population structure and shell morphology. *Chemistry and Ecology* 20, 411–424
- (43) **Koutsoubas, D., Voultsiadou-Koukoura, E., 1990.** The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Thaididae) in the Aegean Sea. *Bolletino Malacologico*, 26(10–12), 201–204
- (44) **Crocetta, F., & Soppelsa, O., 2006.** Primi ritrovamenti di *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) per alcune lagune costiere italiane. *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste* 52, 215-218
- (45) **Paolini, P., 1987.** Nuova segnalazione di *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) nell'alto adriatico. *Quad. Mus. Stor. Nat. Livorno* 8, 111–112

- (46) **Harding, J.M., Walton, W.J., Trapani, C.M., Frick, M.G., Mann, R., 2011.** Sea Turtles as Potential Dispersal Vectors for Non-Indigenous Species: The Veined Rapa Whelk as an Epibiont of Loggerhead Sea Turtles. *Southeastern Naturalist* 10, 233–244
- (47) **Giberto, D. A., & Bruno, L. I., 2014.** Recent records of the exotic gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) along the Argentine coastline: is the invasion progressing southwards? *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 9(4), 324-330
- (48) **Spotorno-Oliveira**, P., Lopes, R.P., Larroque, A., Monteiro, D., Dentzien-Dias, P., Tâmega, F.T. de S., **2020.** First detection of the non-indigenous gastropod *Rapana venosa* in the southernmost coast of Brazil. *Continental Shelf Research* 194, 104047
- (49) **Kerckhof, F., Vink, R. J., Nieweg, D. C., & Post, J. N., 2006.** The veined whelk *Rapana venosa* has reached the North Sea. *Aquatic Invasions*, 1(1), 35-37
- (50) Vink, R. J., Nieweg, D. C., & Post, J. N. J., 2005. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae: Rapaninae): een nieuwe invasieve soort voor Nederland (en Engeland?). *Spirula*, 347(1), 152-155
- (51) **Bañón, R., Mascato, J., 2014.** Nuevas citas de Rapana venosa (Valenciennes, 1846) (Gastropoda : Muricidae) en aguas de Galicia. *Noticiario SEM*. 62, 39-41
- (52) **Rolán, E., Bañón, R., 2007.** Primer hallazgo de la especie invasora Rapana venosa y nueva información sobre Hexaplex trunculus (Gastropoda, Muricidae) en Galicia. *Noticiario SEM*, 47, 57-59
- (53) **Le Duff, M., Cadiou, S., Grall, J., 2013.** *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), une nouvelle trouvaille inquiétante. *An aod-les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin* 2(1), 27–30
- (54) **Bazil, P., 2020.** L'installation du *Rapana venosa*. Accessible sur : https://souslasurfacedeletang.home.blog/2020/05/20/linstallation-du-rapana-venossa/ (visité le 01/06/2021).
- (55) **Bouget, J-F., Camus, P., Joly, J-P., 2001.** *Ocinebrellus inornatus* (Recluz, 1851) et *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), deux nouveaux gastérodes introduits en Baie de Quiberon. Contrat SRC Bretagne Sud / Ifremer n° 01/2.210 261. Rapport du laboratoire DRVRA-LCB / 01-02, 22 p
- (56) Galil, B. S., 2000. A sea under siege-alien species in the Mediterranean. Biological Invasions 2(2), 177-186
- (57) **Carranza, A., Estrades, A., Scarabino, F., Segura, A., 2010.** Loggerhead turtles *Caretta caretta* (Linnaeus) preying on the invading gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes) in the Río de la Plata Estuary: *C. caretta* predation on *R. venosa. Marine Ecology* 32, 142–147
- (58) **Lercari, D., Bergamino, L., 2011**. Impacts of two invasive mollusks, *Rapana venosa* (Gastropoda) and *Corbicula fluminea* (Bivalvia), on the food web structure of the Río de la Plata estuary and nearshore oceanic ecosystem. *Biological Invasions* 13(9), 2053-2061
- (59) **Lezama, C., Carranza, A., Fallabrino, A., Estrades, A., Scarabino, F., López-Mendilaharsu, M., 2012.** Unintended backpackers: bio-fouling of the invasive gastropod *Rapana venosa* on the green turtle *Chelonia mydas* in the Río de la Plata Estuary, Uruguay. *Biological Invasions* 15, 483–487
- (60) **ABC Travel Romania, 2020.** Recipe of the month RAPANE. Accessible sur: https://abctravelromania.com/recipe-of-the-month-rapane/ (visité le 18/01/2022).
- (61) **Harding, J.M., 2003.** Predation by blue crabs, *Callinectes sapidus*, on rapa whelks, *Rapana venosa*: possible natural controls for an invasive species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 297, 161–177
- (62) **Bonelli, A.G., Giachetti, C.B., Jaureguizar, A.J., Milessi, A.C., 2016.** First report of predation by a small shark on the invasive rapa whelk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in Argentinean waters. BioInvasions Records 5(3), 169–172