

ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭПИБИОНТНЫХ СООБЩЕСТВ ИНТРОДУЦИРОВАННОГО КАМЧАТСКОГО КРАБА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

© 2024 Дворецкий А.Г.*, Дворецкий В.Г.**

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183038

e-mail: *ag-dvoretsky@yandex.ru, **v-dvoretsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.10.2024; после доработки 30.12.2024; принята к публикации 14.01.2025

Представлены результаты сравнительного анализа эпибионтных сообществ интродуцированного камчатского Баренцева моря по данным многолетних исследований, выполненных на акватории губы Дальнезеленецкая. Отмечено повышение видового богатства в два раза в период с 2004 по 2013 г. Отмечен рост экстенсивности и средней интенсивности заселения хозяев. Повышение индексов био-разнообразия обусловлено расширением видового состава симбионтов за счет появления как новых редких эпибионтов, так и новых распространенных симбионтов, в частности веслоногих ракообразных. Изменения в структуре эпибионтных сообществ связаны с продолжающейся адаптацией камчатско-го краба к условиям Баренцева моря, а динамика индексов заселенности связана с изменениями в размерно-возрастной структуры местной группировки краба и межвидовыми взаимоотношениями между симбионтами.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, эпибионты.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-1-026-035

Введение

Биологические инвазии считаются значительной угрозой для сообществ-реципиентов, поскольку ведут к серьезным изменениям в экосистемах [Алимов, Богуцкая 2004]. Как правило, вселение новых видов нарушает сложившийся баланс и затрагивает устоявшиеся биологические взаимодействия между организмами, как в пищевых цепях, так и в плане освоения жизненного пространства. Исследование последствий вселения новых видов является важной задачей современной науки.

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus*, который был вселен в Баренцево море в 1960-х гг., сформировал новую устойчивую популяцию и продемонстрировал взрывной рост численности, сопровождавшийся расселением в прибрежных водах Кольского полуострова [Кузьмин, Гудимова, 2002]. В настоящее время камчатский краб достиг Белого моря и распространился в водах Норвегии. Цель интродукции камчатского краба – расширение промыслового потенциала Баренцева моря – была успешно достигнута. В настоящее время популяция камчатского

краба обеспечивает крупномасштабный промысел, и ее появление может быть оценено положительно с экономической точки зрения [Dvoretsky and Dvoretsky, 2009c, 2022a, b].

Экологические последствия от вселения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* изучены не так хорошо, как хотелось бы, однако считается, что взрослые и ювенильные камчатские крабы могут изменять структуру донных сообществ за счет выедания эпибентосных видов [Дворецкий 2012]. В частности, было показано, что после вселения краба в некоторых районах Баренцева моря зарегистрировано сокращение биоразнообразия и биомассы бентоса, а также упрощение структуры донных сообществ в результате прямого воздействия краба как хищника и влияния его деятельности на биогеохимические процессы и подводные ландшафты [Oug et al., 2011; Pavlova and Dvoretsky 2022]. Есть сведения о том, что краб может быть пищевым конкурентом ряда видов [Дворецкий, 2013]. Хотя некоторые авторы полагают, что поедание камчатскими крабами икры рыб может иметь последствия для пинагора и мойвы [Falk-Petersen et al., 2011], кросс-корреляци-

онный анализ показал, что интродукция краба не оказала негативного воздействия на экологию и рыболовство в Баренцевом море, по крайней мере в российских водах [Dvoretzky, Dvoretzky, 2015, 2023a].

Помимо пищевых взаимодействий виды-вселенцы, как и все прочие организмы [Asar, 2024], вступают в другие биотические взаимоотношения, включая симбиотические. Поскольку экзоскелет камчатского краба является подходящим субстратом как для прикрепленных, так и для подвижных видов беспозвоночных животных [Zaklan, 2002; Клитин 2003] косвенное воздействие *P. camtschaticus* на экосистему может быть обусловлено совместным вселением новых видов или распространением местных паразитов и эпибионтов, как это было показано для ряда видов-вселенцев [Dunn, 2009]. По этой причине систематические исследования эпибионтных организмов в рамках регулярного мониторинга популяции камчатского краба имеют большое значение [Dvoretzky, Dvoretzky 2009a, b, 2010a, b, 2013, 2021, 2022c, 2023b; Dvoretzky et al., 2023b]. Результаты ранних работ показали, что интродукция камчатского краба не привела к вселению сопутствующих дальневосточных видов-эпибионтов. Однако некоторые местные виды стали довольно распространенными в районах, где они ранее не встречались, что позволяет связать их распространение с интродукцией камчатского краба и расширением его ареала [Dvoretzky, Dvoretzky 2010a]. Для изучения процесса взаимной адаптации камчатского краба и местной биоты друг к другу важно отслеживать изменения в структуре эпибионтных сообществ этого инвазивного вида. Стоит отметить, что подобных достаточно длительных исследований в мировой практике нет.

Целью работы являлось изучение многолетней динамики биоразнообразия и индексов заселенности крабов в Баренцевом море.

Материал и методы

Камчатские крабы были отловлены в губе Дальнезеленецкая Восточного Мурмана Баренцева моря (рис. 1).

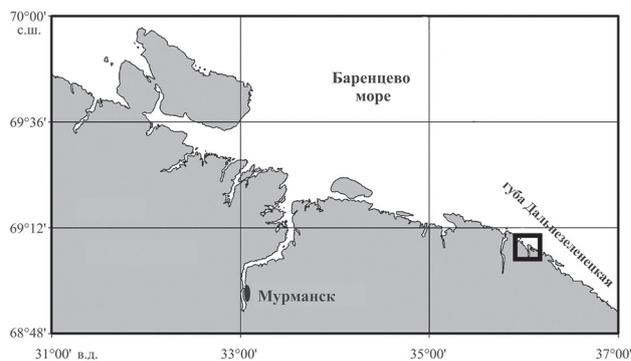


Рис. 1. Район исследований.

Для выполнения поставленной цели исследования были использованы данные о встречаемости ассоциированных с крабов организмов в период с 2004 по 2008 г. [Dvoretzky, Dvoretzky 2010a], когда общее количество проанализированных крабов составило 915 экз., а также результаты исследований в последующий пятилетний период [Dvoretzky, Dvoretzky 2023b], когда было изучено 388 крабов. Животные были отловлены водолазами на стандартных транссектах с глубин от 5 до 40 м.

В береговой лаборатории крабы были измерены и обследованы на наличие симбиотических видов по стандартной методике [Dvoretzky, Dvoretzky 2010a, 2021]. Отобранный материал фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида. В лаборатории производили видовую идентификацию. Для сравнительного анализа крабы были разделены на 2 группы: ювенильные (ширина карапакса менее 100 мм) и взрослые (ШК >100 мм) в соответствии с опубликованными данными по размеру и созреванию [Кузьмин Гудимова, 2002]. Ширину карапакса измеряли без учета шипов. Использовали следующие стандартные индексы заселенности: экстенсивность заселения – доля крабов, колонизированных данным видом (%), и интенсивность заселения – количество особей, приходящееся на каждого заселенного хозяина.

В качестве индекса биоразнообразия использовали видовое богатство (количество видов). Также рассчитывали выравненность Пиелу [Magurran, 1988]. Для сравнения индексов разнообразия, рассчитанных для обобщенных данных за два пятилетних периода исследований, использовали непараметрический пермутационный тест. Для оцен-

ки полноты изученности видового богатства рассчитывали индексы Chao1 и Chao2. Для оценки сходства эпибионтных сообществ был использован критерий Брэя-Куртиса, рассчитанный по экстенсивности заселения крабов. Для графического изображения изменения видового состава эпибионтных сообществ краба в 2004–2008 гг. и 2009–2013 гг. использовали диаграммы Венна, показывающие число общих и уникальных видов для каждого периода исследований.

Для сравнения экстенсивности заселения крабов использовали критерий χ^2 , а среднюю интенсивность сравнивали при помощи однофакторного дисперсионного анализа или его непараметрического аналога, теста Крускала-Уоллиса, который применялся, когда данные не соответствовали нормальному распределению.

Для статистических расчетов использовали программу PAST 4.16.

Результаты

Обобщение данных за 2004–2008 гг. выявило 41 вид ассоциированных организмов. Эта величина повысилась до 90 видов в 2009–2013 гг. Данные различия были достоверны при уровне значимости $p < 0.05$. В 2004–2008 гг. число видов, приходящееся на каждого заселенного краба, составило 1–18 (среднее 3.2 ± 0.3), а в 2009–2013 гг. 1–23 (4.8 ± 0.2), ин-

декс Chao1 составил 4.8 ± 0.4 и 7.0 ± 0.6 соответственно. Индексы Chao2, показывающие ожидаемое количество видов, составили 53 ± 6 и 106 ± 9 соответственно, что свидетельствует о достаточности наших данных для характеристики сообществ.

Повышение видового разнообразия отмечено как для ювенильных, так и для взрослых особей (рис. 2). Также отмечены более высокие показатели выравненности для эпибионтных сообществ взрослых камчатских крабов ($p < 0.05$), для неполовозрелых особей выравненность сообществ была сходной ($p > 0.05$)

Сообщества эпибионтов, отмеченные на неполовозрелых крабах, показали степень сходства на уровне 32.8%, тогда как для половозрелых крабов этот показатель составил 52.1%

В 2004–2008 гг. относительно высокая встречаемость ($>10\%$) отмечена у шести видов, в 2009–2013 – у десяти. Среди них наиболее часто обнаруживались амфиподы *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes*, веслоногие ракообразные *Tisbe furcata* и *Harpacticus uniremis*, гидроды *Obelia* spp., мидии, а также рыба-пиявка *Johanssonia arctica*. Анализ данных по ювенильным крабам показал, что все 12 видов, найденные в более ранний период, встречались и позднее, а за период с 2009 по 2013 г. видовой список расширился за счет находок 22 новых видов (рис. 3).

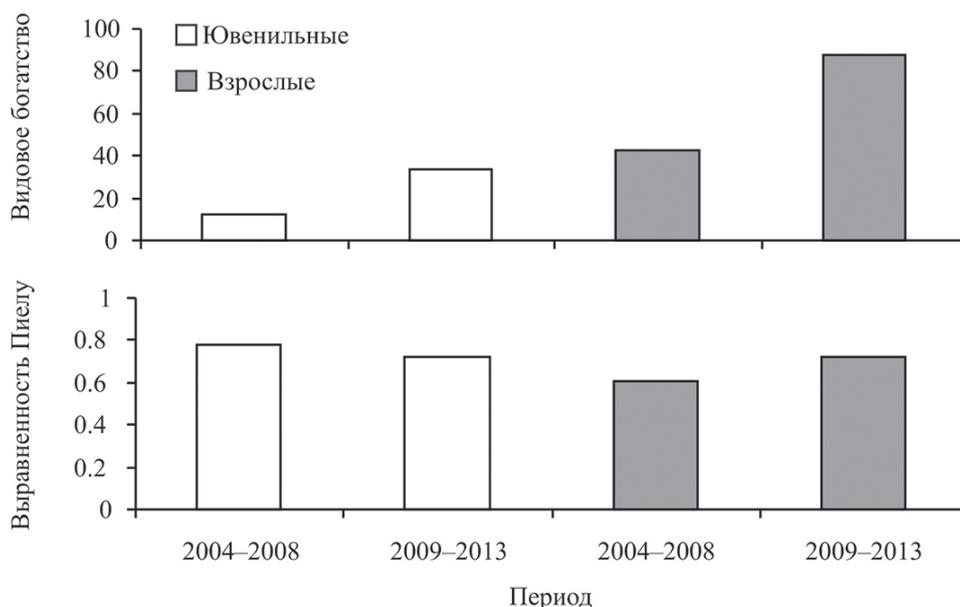


Рис. 2. Динамика видового богатства и выравненности эпибионтных сообществ камчатского краба.

Что касается половозрелых особей, то за весь период наблюдений отмечено повышение числа новых видов за счет появления 52 новых, при этом 7 видов, отмеченных в 2004–2008 гг., не были зарегистрированы в последующий период. Общее количество видов для двух периодов составило 36 (рис. 4).

При сопоставлении данных за 10-летний период исследований, бросается в глаза появление новой группы симбиотических организмов – копепод, которые впервые были отмечены на камчатских крабах в 2009 г. Сравнительный анализ показал, что изменился не только видовой состав, но и индексы заселенности крабов. В частности, отмечена более высокая встречаемость для большинства массовых видов на половозрелых крабах в более поздний период (табл. 1). Исключениями были мидии и гидроиды, а также симбиотический вид амфипод *Ischyrocerus anguipes*, для которого отмечено снижение экстенсивности заселения в 2009–2013 гг.

В отношении средней интенсивности заселения достоверные различия отмечены лишь в случае симбиотических амфипод. При этом межгодовые вариации соответствовали тем, что отмечались для экстенсивности заселения крабов этими видами: для *Ischyrocerus commensalis* отмечен рост этого индекса, а для *Ischyrocerus anguipes* – снижение с течением времени (табл. 2). Следует отметить, что подвижные симбиотические амфиподы надежно прикреплялись к телу краба при помощи урпод и общее количество «сбежавших особей» не превышало погрешности измерения среднего, что подтверждает корректность сравнения интенсивности заселения крабов этими симбионтами.

Для более точной интерпретации данных был проведено сравнение размеров камчатских крабов, отловленных в каждом из исследованных периодов. Были выявлены достоверные различия в размерном составе особей. Как ювенильные, так и половозрелые особи

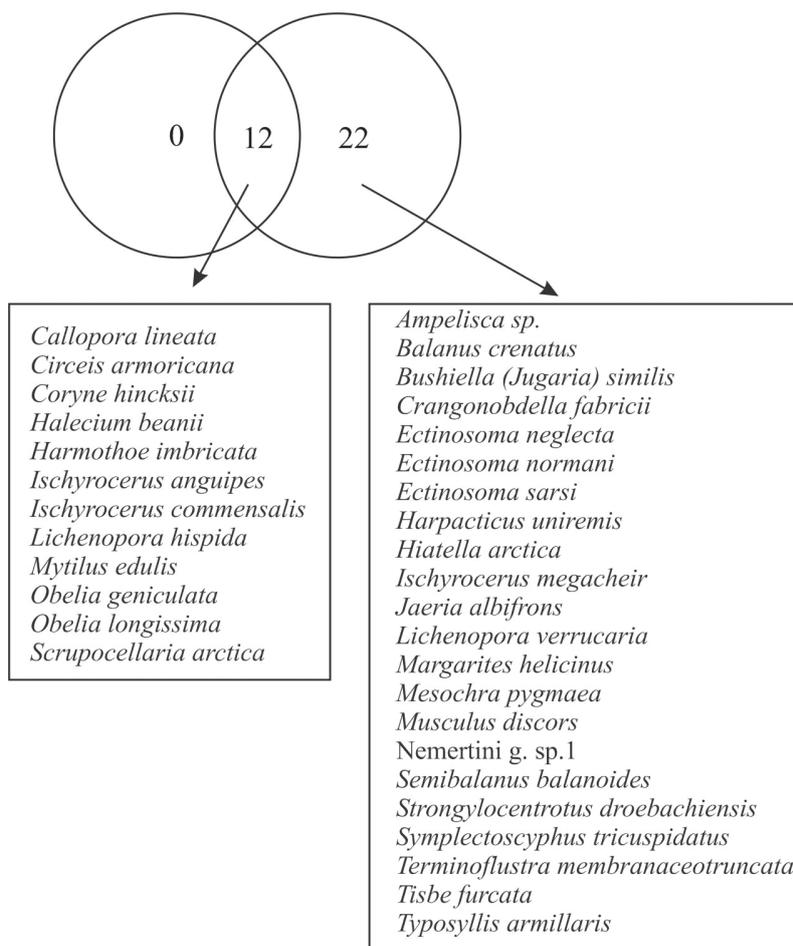


Рис. 3. Диаграмма Венна, показывающая различия видового состава эпибионтных сообществ ювенильных камчатских крабов.

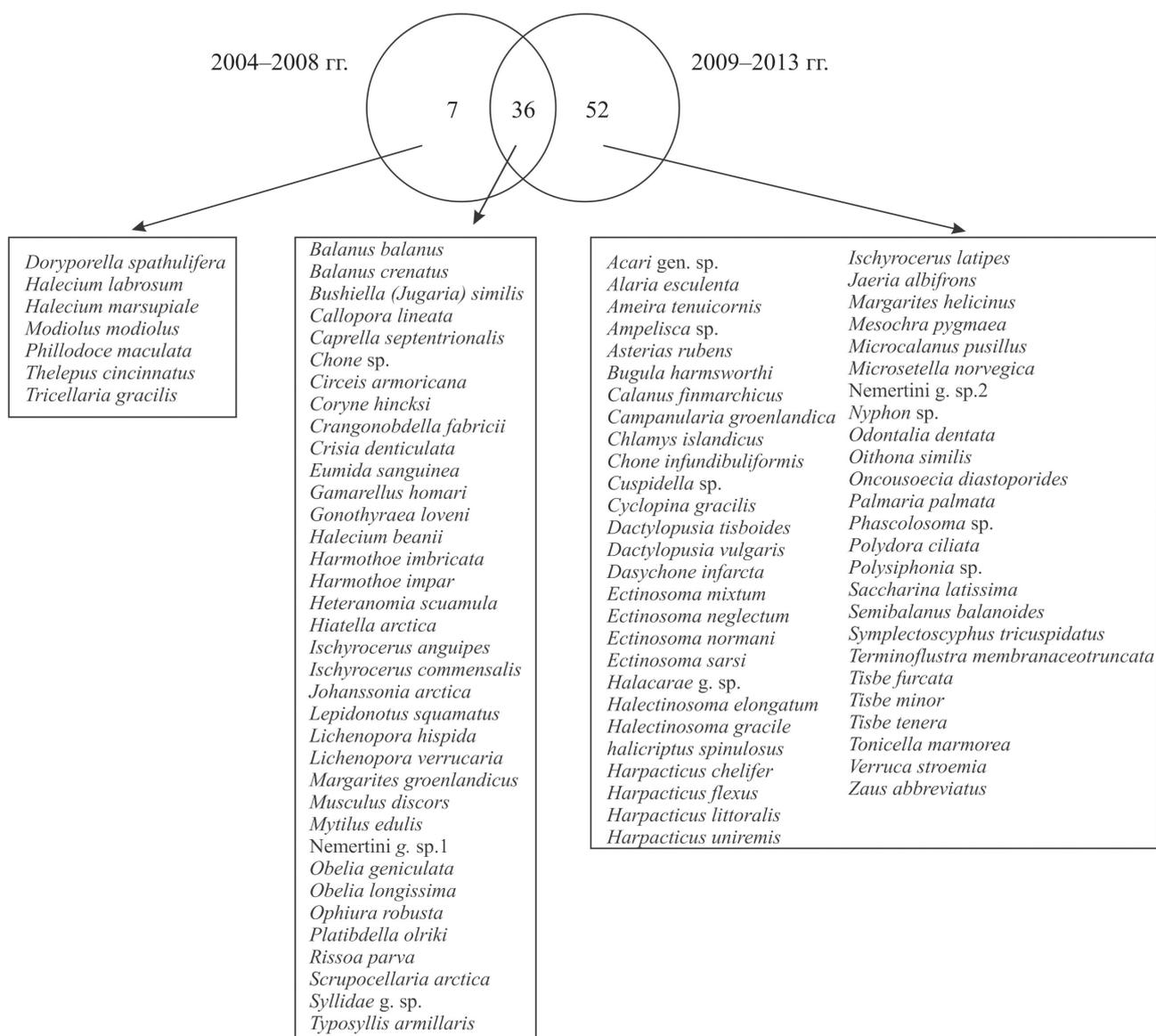


Рис. 4. Диаграмма Венна, показывающая различия видового состава эпибионтных сообществ половозрелых камчатских крабов.

были крупнее в 2009–2013 гг. (ШК 59.8 ± 1.7 и 147.7 ± 1.1 мм соответственно) по сравнению с 2004–2008 гг. (32.3 ± 0.6 и 144 ± 0.9 мм) ($p < 0.001$ в обоих случаях).

Обсуждение

Обобщение результатов многолетних исследований и сравнительный анализ данных позволил выявить динамику видового разнообразия и индексов заселенности камчатского краба представителями местной донной флоры и фауны. Изначальные сводки эпибионтов камчатского краба, сделанные на основе данных первых исследований, проведенных в середине 90-х гг. прошлого века, включали в себя довольно ограниченное число видов.

Так, в норвежских водах Баренцева моря у крабов было отмечено 9 видов эпибионтов [Jansen et al., 1998], а в российских водах – около двух десятков [Кузьмин, Гудимова, 2002], без точной видовой идентификации для большинства форм. Наши исследования позволили существенно расширить список видов, колонизирующих камчатского краба, и проследить многолетние изменения в структуре сообществ с достаточной степенью достоверности, поскольку отлов крабов проводился в одном и том же районе и в один и тот же сезон.

Исследование расширило список таксонов, которые можно обнаружить на теле *P. camtschaticus* в Баренцевом море. Большин-

Таблица 1. Экстенсивность заселения половозрелых камчатских крабов массовыми видами эпибионтов в губе Дальнезеленецкая и результаты сравнительного анализа данных, обобщенных за два пятилетних периода

Таксон	Вид	2004–08 гг.	2009–2013 гг.	χ^2	df	p
Cirr	<i>Balanus crenatus</i>	9.6	19.4	9.82	1	0.002
Bry	<i>Callopora lineata</i>	3.1	5.5	1.80	1	0.180
Pol	<i>Circeis armoricana</i>	3.8	7.2	2.70	1	0.100
Cop	<i>Cyclopina gracilis</i>	0.0	6.8	18.21	1	<0.001
Cop	<i>Ectinosoma neglectum</i>	0.0	5.9	15.86	1	<0.001
Cop	<i>Ectinosoma normani</i>	0.0	18.1	51.83	1	<0.001
Pol	<i>Harmothoe imbricata</i>	6.5	17.7	14.94	1	<0.001
Cop	<i>Harpacticus chelififer</i>	0.0	5.5	14.70	1	<0.001
Cop	<i>Harpacticus uniremis</i>	0.0	47.7	160.97	1	<0.001
Biv	<i>Hiatella arctica</i>	3.1	5.9	2.38	1	0.123
Amph	<i>Ischyrocerus anguipes</i>	42.9	33.3	4.82	1	0.028
Amph	<i>Ischyrocerus commensalis</i>	96.6	99.6	5.78	1	0.016
Amph	<i>Ischyrocerus latipes</i>	0.0	5.9	15.86	1	<0.001
Hir	<i>Johanssonia arctica</i>	5.7	26.6	40.82	1	<0.001
Gas	<i>Margarites groenlandicus</i>	0.4	5.5	11.83	1	0.001
Cop	<i>Mesochra pygmaea</i>	0.0	16.5	46.60	1	<0.001
Biv	<i>Mytilus edulis</i>	11.1	13.1	0.45	1	0.500
Nem	Nemertini g. sp. 1	3.1	8.9	7.61	1	0.006
Hyd	<i>Obelia longissima</i>	12.6	13.1	0.02	1	0.884
Bry	<i>Patinella verrucaria</i>	0.4	5.5	11.83	1	0.001
Cop	<i>Tisbe furcata</i>	0.0	90.3	413.25	1	<0.001
Cop	<i>Tisbe minor</i>	0.0	9.7	26.56	1	<0.001
Bry	<i>Tricellaria arctica</i>	1.5	5.9	6.82	1	0.009

Примечание. Amph – Amphipoda, Biv – Bivalvia, Bry – Bryozoa, Cirr – Cirripedia, Cop – Copepoda, Gas – Gastropoda, Hir – Hirudinea, Hyd – Hydrozoa, Nem – Nemertini, Pol – Polychaeta, df – число степеней свободы, χ^2 – критерий хи-квадрат, p – уровень достоверности различий.

ство этих организмов встречаются с низкой частотой и могут считаться случайными. В группу симбиотических видов входят амфиподы, веслоногие раки, полиноидные полихеты и рыбы-пиявки. Амфиподы *Ischyrocerus* spp. являются сожителями камчатского краба, обитающего в тихоокеанском регионе [Клитин, 2003]. Также они колонизируют краба-стригуна *Chionoecetes opilio* [Steele et al., 1986]. В Баренцевом море комменсальные бокоплавы отмечаются на северных литода *Lithodes maja* [Дворецкий, Дворецкий 2019] и крабах-пауках *Hyas araneus* [Dvoretzky, 2012], хотя и в меньших количествах, чем на камчатском крабе. Данные симбионты успешно размножаются на ракообразных хозяевах и получают некоторые преимущества от подобного сожительства, связанные с дополнительными источниками питания (о чем свидетельствует локализация на ротовом аппарате) и защитой от хищников [Dvoretzky and Dvoretzky 2009a, b, 2011]. Со своей стороны амфиподы обыч-

но не оказывают воздействия на хозяина, поскольку не способны повреждать его ткани, однако при массовом заселении жабр у старых крабов могут ухудшать процессы газообмена [Dvoretzky and Dvoretzky 2009b]. В ряде случаев при локализации на икре камчатского краба амфиподы могут выполнять санитарную функцию, поскольку поедают преимущественно мертвые икринки [Dvoretzky and Dvoretzky, 2010b].

Копеподы – новая группа симбионтов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая. Для ряда видов характерна высокая экстенсивность заселения хозяев, в частности после 2009 г. крупные крабы почти поголовно были заселены видом *Tisbe furcata*. Однако о первом обнаружении *Tisbe* sp. на *Paralithodes camtschaticus* сообщалось гораздо раньше [Jansen et al., 1998] в Варангер-фьорде, где экстенсивность заселения хозяев этим видом достигала 67%. Появление этого симбионта на Восточном Мурмане (примерно

Таблица 2. Интенсивность заселения камчатских крабов массовыми видами эпибионтов в губе Дальнезеленецкая и результаты сравнительного анализа данных, обобщенных за два пятилетних периода

Вид	2004–2008 гг.		2009–2013 гг.		Дисперсионный анализ			Тест Крускала-Уоллиса		
	X	SE	X	SE	F	df	p	H	df	p
Ювенильные крабы										
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	2.7	0.4	2.8	0.5	0.04	1	0.840	–	–	–
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	3.4	0.6	4.3	0.6	0.50	1	0.482	–	–	–
<i>Mytilus edulis</i>	1.8	0.6	2.6	1.1	0.18	1	0.676	–	–	–
Взрослые крабы										
<i>Balanus crenatus</i>	2.9	0.5	5.1	1.6	1.04	1	0.312	–	–	–
<i>Circeis armoricana</i>	8.8	5.5	47.9	19.2	–	–	–	2.50	1	0.107
<i>Crangonobdella fabricii</i>	1.0	0.0	1.2	0.1	–	–	–	0.38	1	0.325
<i>Eumida sanguinea</i>	1.0	0.0	2.3	1.0	–	–	–	0.50	1	0.232
<i>Gamarellus homari</i>	1.4	0.3	1.0	0.0	–	–	–	0.66	1	0.171
<i>Harmothoe imbricata</i>	1.9	0.4	1.6	0.2	0.52	1	0.475	–	–	–
<i>Heteranomia scuumula</i>	1.6	0.2	14.8	10.7	–	–	–	0.24	1	0.602
<i>Hiatella arctica</i>	2.4	0.7	1.9	0.4	0.40	1	0.535	–	–	–
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	7.2	1.2	2.5	0.3	–	–	–	19.39	1	<0.001
<i>Ischyrocerus commensalis</i>	56.6	3.3	75.7	3.9	–	–	–	17.51	1	<0.001
<i>Johannsonia arctica</i>	1.6	0.2	1.9	0.2	0.46	1	0.498	–	–	–
<i>Mytilus edulis</i>	2.6	0.4	2.8	0.7	0.05	1	0.816	–	–	–
<i>Nemertini g. sp. 1</i>	2.4	0.7	2.5	0.8	0.01	1	0.941	–	–	–

Примечание. X – среднее, SE – стандартная ошибка, F – критерий Фишера, H – критерий хи-квадрат, df – число степеней свободы, p – уровень достоверности различий.

в 285 км к востоку от Варангер-фьорда) в 2009 г. и последующее увеличение разнообразия копепод [Dvoretzky, Dvoretzky, 2013] можно объяснить расширением ареала обитания камчатских крабов. В результате миграционной активности крабы переносят симбионтов в новые местообитания, где они расселяются среди местных особей. Аналогичные ситуации были описаны для амфипод *Ischyrocerus commensalis*, которые стали обычными в губе Дальнезеленецкой после интродукции камчатского краба [Dvoretzky, Dvoretzky, 2010a]. Для глубоководных акваторий Баренцева моря отмечена роль краба в распространении рыбеи пиявки *Johannsonia arctica* и в открытых частях Баренцевом море [Hemmingsen et al., 2005]. При этом заметного влияния на здоровье трески и состояние популяции этого вида рыб не регистрируется.

Почти все прикрепленные виды не обладают специфическими предпочтениями в отношении субстрата, встречаются на поверхностях разного происхождения и явля-

ются типичными малоспецифичными эпибионтами. Исключением можем считаться гидроид *Coryne hincksi*, который отмечается преимущественно на панцирях ракообразных [Panteleeva et al., 2023].

Значительное повышение численности видов эпибионтов камчатского краба с течением времени, по всей вероятности, отражает процесс освоения местными видами нового хозяина, когда за счет увеличения численности крабов и их достаточно долгого обитания в пределах новой акватории происходит повышение вероятности их заселения новыми организмами и последующее закрепление симбионтов на новом для себя субстрате (McDermott, 2011; Creed et al., 2022). Этот процесс также сопровождается повышением экстенсивности заселения крабов некоторыми массовыми видами. По всей видимости, процесс может быть связан и с изменением в структуре группировки краба в губе Дальнезеленецкая. В частности, была отмечена тенденция к увеличению среднего размера камчатского краба, как для половозрелых, так

и для неполовозрелых особей, вероятно, связанная со старением текущего поколения особей и преобладанием крабов более крупных размеров и с более старыми экзоскелетами [Dvoretzky, Dvoretzky 2023b]. Как известно, чем больше краб, тем больше симбионтов колонизирует его, а у особей, которые пропустили линьку, отмечается накопление эпибионтов разных поколений [Dvoretzky, Dvoretzky 2022c, 2024a, b]. Интересно отметить, что тенденция к повышению индексов заселенности отмечена не для всех видов. Так, для симбиотического бокоплава *Ischyrocerus anguipes* отмечено снижение обоих индексов заселенности. Скорее всего, этот результат является отражением межвидовых взаимоотношений в симбиотических сообществах. Ранее было показано, что данный вид проигрывает межвидовую конкуренцию более крупным особям *Ischyrocerus commensalis* [Дворецкий, Дворецкий, 2010].

Не следует исключать и роль внешних факторов среды в расширении спектра эпибионтов камчатского краба. Как известно, процесс потепления в Арктике ведет к повышению температуры воды и интенсивности течений. Эти процессы являются благоприятными для распространения планктонных личинок многих донных животных, включая краба [Dvoretzky, Dvoretzky, 2022b], что повышает возможности их распространения и оседания на камчатских крабов, численность которых тоже демонстрирует тенденцию к росту [Dvoretzky, Dvoretzky 2022a].

Заключение

Результаты многолетнего мониторинга позволили проследить динамику видового состава и индексов биоразнообразия эпибионтных сообществ камчатского краба, обитающего в губе Дальнезеленецкая. Сравнение обобщенных данных за два пятилетних периода (2004–2008 гг. и 2009–2013 гг.) показало рост числа ассоциированных с крабом организмов с 41 до 90. Также увеличились и выравненность Пиелу. Отмечено повышение экстенсивности заселения крабов для большинства массовых видов эпибионтов, тогда как интенсивность заселения оказалась более

консервативным показателем. Появление новой крупной группы симбиотических организмов – копепод – может быть связано с их привнесением вместе с мигрирующими крабами из западных участков побережья Кольского полуострова.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ РАН за счет финансирования Минобрнауки.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / ред. Н.Г. Богуцкая. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Дворецкий А.Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему: обзор. 1. Выедание бентоса // Вопросы рыболовства. 2012. Т. 13, № 1 (49). С. 18–34.
- Дворецкий А.Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему: обзор. 2. Конкуренция с местными видами // Вопросы рыболовства. 2013. Т. 14, № 1 (53). С. 16–25.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Межвидовые взаимоотношения симбиотических амфипод на камчатском крабе в Баренцевом море // Доклад РАН. 2010. Т. 433, № 5. С. 715–717.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпибионты и комменсалы северного литода (*Lithodes maja*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 4. С. 365–370.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: КНЦ РАН, 2002. 236 с.
- Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала. М.: Нацрыбресурсы, 2003. 253 с.
- Acar S. Epibionts of mediterranean green crab, *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 in Çanakkale Strait: Based on seasonal, sexual and color variation // Biologia 2024. Vol. 79. P. 3625–3635
- Creed R.P., Brown B.L., Skelton J. The potential impacts of invasions on native symbionts // Ecology. 2022. Vol. 103, № 8. Article e3726.

- Dunn A.M. Parasites and biological invasions // *Advances in Parasitology*. 2009. Vol. 68. P. 161–184.
- Dvoretzky A.G. Epibionts of the great spider crab, *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758), in the Barents Sea // *Polar Biology*. 2012. Vol. 35. P. 625–631.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Some aspects of the biology of the amphipods *Ischyrocerus anguipes* associated with the red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, in the Barents Sea // *Polar Biology*. 2009a. Vol. 32 (3). P. 463–469.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Distribution of amphipods *Ischyrocerus* on the red king crab, *Paralithodes camtschaticus*: Possible interactions with the host in the Barents Sea // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2009b. Vol. 82 (3). P. 390–396.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Limb autotomy patterns in *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), an invasive crab, in the coastal Barents Sea // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2009c. Vol. 377. P. 20–27.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Epifauna associated with an introduced crab in the Barents Sea: a 5-year study // *ICES Journal of Marine Science*. 2010a. Vol. 67. P. 204–214.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. The amphipod *Ischyrocerus commensalis* on the eggs of the red king crab *Paralithodes camtschaticus*: egg predator or scavenger? // *Aquaculture*. 2010b. Vol. 298. P. 185–189.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Population biology of *Ischyrocerus commensalis*, a crab-associated amphipod, in the southern Barents Sea: a multi-annual summer study // *Marine Ecology*. 2011. Vol. 32, № 4. P. 498–508.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Copepods associated with the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) in the Barents Sea // *Zoological Studies*. 2013. Vol. 52. Article 17.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Commercial fish and shellfish in the Barents Sea: Have introduced crab species affected the population trajectories of commercial fish? // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2015. Vol. 25, № 2. P. 297–322.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. New echinoderm-crab epibiotic associations from the coastal Barents Sea // *Animals*. 2021. Vol. 11. Article 917.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Renewal of the amateur red king crab fishery in Russian waters of the Barents Sea: Potential benefits and costs // *Marine Policy*. 2022a. Vol. 136. Article 104916.
- Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Ecology and distribution of red king crab larvae in the Barents Sea: a review // *Water*. 2022b. Vol. 14. Article 2328.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Epibiotic communities of common crab species in the coastal Barents Sea: biodiversity and infestation patterns // *Diversity*. 2022c. Vol. 14. Article 6.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Shellfish as biosensors in online monitoring of aquatic ecosystems: a review of Russian studies // *Fishes*. 2023a. Vol. 8. Article 102.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Epibionts of an introduced king crab in the Barents Sea: a second five-year study // *Diversity*. 2023b. Vol. 15. Article 29.
- Dvoretzky A.G., Plaksina M.P., Dvoretzky V.G. First record of nematode larvae in the amphipod *Ischyrocerus commensalis* colonizing red king crabs in the Barents Sea // *Diversity*. 2023. Vol. 15. Article 40.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Winter epibiotic community of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* in Sayda Bay (Barents Sea) // *Animals*. 2024a. Vol. 15. Article 100.
- Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. Impact of biotic and abiotic factors on epibiotic communities of the Barents Sea red king crab // *Biology Bulletin*. 2024b. Vol. 51, № 5. P. 1498–1503.
- Falk-Petersen J., Renaud P., Anisimova N. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea – A review // *ICES Journal of Marine Science*. 2011. Vol. 68. P. 479–488.
- Hemmingsen W., Jansen P.A., MacKenzie K. Crabs, leeches and trypanosomes: an unholy trinity? // *Marine Pollution Bulletin*. 2005. Vol. 50. P. 336–339.
- Jansen P.A., Mackenzie K., Hemmingsen W. Some parasites and commensals of red king crab *Paralithodes camtschaticus* in the Barents Sea // *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*. 1998. Vol. 18. P. 46–49.
- Magurran A.E. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey, Princeton university press, 1988. 185 p.
- McDermott J.J. Parasites of shore crabs in the genus *Hemigrapsus* (Decapoda: Brachyura: Varunidae) and their status in crabs geographically displaced: a review // *Journal of Natural History*. 2011. Vol. 45. P. 2419–2441.
- Oug E., Cochrane S.K.J., Sundet J.H., Norling K., Nilsson H.C. Effects of the invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) on soft-bottom fauna in Varangerfjorden, northern Norway // *Marine Biodiversity*. 2011. Vol. 41. P. 467–479.
- Panteleeva N.N., Dvoretzky A.G., Dvoretzky V.G. New records of the hydrozoan *Coryne hincksi* Bonnevie, 1898 on red king crabs in the Barents Sea // *Diversity*. 2023. Vol. 15. Article 100.
- Pavlova L.V., Dvoretzky A.G. Prey selectivity in juvenile red king crabs from the coastal Barents Sea // *Diversity*. 2022. Vol. 14. Article 568.
- Steele D.H., Hooper R.G., Keats D. Two corophioid amphipods commensal on spider crabs in Newfoundland // *Journal of Crustacean Biology*. 1986. Vol. 6. P. 19–24.
- Zaklan S.D. Review of the Family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): distribution, biology and fisheries. // *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-02-01*. Anchorage: Anchorage College. 2002. Pp. 751–845.

DYNAMICS OF BIOLOGICAL DIVERSITY IN EPIBIOTIC COMMUNITIES OF THE INTRODUCED RED KING CRAB FROM THE BARENTS SEA

© 2024 Dvoretzky A.G.*, Dvoretzky V.G.**

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183038
e-mail: *ag-dvoretzky@yandex.ru , **v-dvoretzky@yandex.ru

The results of a comparative analysis of epibiotic communities of the introduced Barents Sea red king crabs are presented according to long-term studies carried out in the waters of the Dalnezelenetskaya Bay. There was a two-fold increase in species richness in the period from 2004 to 2013. There was an increase in the prevalence and mean intensity of infestation. The increase in biodiversity indices is explained by the expansion of symbionts due to the appearance of both new rare epibionts and new common symbionts, in particular, copepods. Changes in the structure of epibiotic communities are associated with the ongoing adaptation of the red king crab to the conditions of the Barents Sea, and the dynamics of population indices is associated with the changes in size and age structure of the local crab population and interspecific relationships between symbionts.

Key words: red king crab, Barents Sea, epibionts.