

НОВЫЙ ВИД ГРЯЗЕВОГО КРАБА *EURYPANOPEUS DEPRESSUS* (SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2025 Афанасьева М.С.^{а, *}, Симакова У.В.^{а, **}, Тимофеев В.А.^{б, ***}

^аИнститут океанологии им. П.П. Ширшова РАН

^бФедеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»
e-mail: *ananeva_marya@mail.ru; **yankazeisig@gmail.com; ***vatimofeev@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 11.12.2025. После доработки 04.02.2026. Принята к публикации 15.02.2026

При анализе образцов крабов семейства Panopeidae, собранных в Азовском море в 2022–2024 гг., был идентифицирован новый для этого водоёма вид – плоскоспинный грязевой краб *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869), ранее известный только у американских берегов Атлантического океана и в западной части Чёрного моря. Для отловленных особей получены последовательности фрагментов двух ядерных (18S, H3) и двух митохондриальных (COI, 16S) генов, описано генетическое разнообразие и рассчитаны генетические дистанции. Приведены сведения о распространении и морфологической изменчивости особей азовоморской популяции, а также подробно охарактеризованы предпочитаемые ими местообитания. Представлены морфологические признаки, позволяющие идентифицировать представителей семейства Panopeidae, чужеродных для Азово-Черноморского региона. Описаны предполагаемые пути интродукции и дальнейшего расселения данного вида, а также его роль в сообществах и значение в Азовском море.

Ключевые слова: биологические инвазии, *Eurypanopeus depressus*, Крым, Азовское море, молекулярное штрихкодирование.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-1-13-32

Введение

Идентификация видов с помощью сравнения последовательностей ядерных и митохондриальных генов, например, первой субъединицы цитохромоксидазы митохондриального генома (COI) с опубликованными в открытых базах данных, таких как GenBank и BOLD [Hebert et al., 2003; Ratnasingham, Hebert, 2013, Sayers et al., 2021], является надёжным и удобным подходом при изучении разнообразия авто- и аллохтонных видов [von Cräutlein et al., 2011; Rey et al., 2020; Sarower et al., 2016]. В рамках базы данных BOLD разработаны специальные алгоритмы определения принадлежности последовательности к конкретному существующему или новому кластеру, или BIN. BIN – это операционная таксономическая единица, в большинстве случаев соответствующая виду и определяемая с помощью алгоритма RESL [Ratnasingham, Hebert, 2013]. Ещё одним из подходов является исследование разброса значений генетических дистанций, напри-

мер, патристических (дистанций на дереве), в пределах видов и между видами, в пределах рода, семейства и других таксонов [Lefébure, et al., 2006]. На основании этого можно определить пороговое значение, разделяющее внутри и межвидовую изменчивость, и определять, принадлежат ли образцы к одному виду или нет. Кроме применения молекулярного штрихкодирования (баркодинга) в идентификации видов надёжным методом является использование филогенетических реконструкций, построенных на основании последовательностей нескольких локусов [Liu, et al., 2017]. Однако эти методы обладают рядом недостатков, таких как: наличие ядерных паралогичных копий участков митохондриального генома, митохондриальная интрогрессия, низкие генетические дистанции между близкими видами и др. [Hebert et al., 2003; Moritz, Cicero, 2004; Schubart, 2009]. Несмотря на ограничения, этот подход позволяет проводить объективную оценку видовой принадлежности.

Для корректной идентификации в качестве исходной базы данных необходимо использовать результаты исследований, включающие не только данные о нуклеотидных последовательностях, но и надёжные морфологические определения организмов и описания по возможности из нативной части ареала. Наполнение баз данных ошибочно идентифицированными образцами осложняет интерпретацию результатов.

Одной из широко представленных в генетических базах данных групп являются десятиногие ракообразные. Это одна из самых успешных групп среди видов-вселенцев в морских экосистемах [Roche, Torchin, 2007; Molnar et al., 2008; Compton et al., 2010; Bockerhoff, McLay, 2011; Galil et al., 2011; Galil, 2012]. Они имеют пелагическую личинку и могут распространяться с балластными водами и течениями, а взрослые формы – самостоятельно перемещаться и прикрепляться к обрастаниям на судах [Holdich, Pockl, 2007; Cuesta et al., 2016]. По-видимому, марикультура является также значимым вектором расселения этой группы [Stasolla, et.al., 2021].

Среди Decapoda больше всего видов-вселенцев отмечено у настоящих крабов (Brachyura). Из 73 чужеродных видов Brachyura у 48 сформировались самовоспроизводящиеся популяции в местах вселения. Являясь активными хищниками, крабы-вселенцы зачастую влияют на структуру нативных сообществ и даже способны изменить процессы жизнедеятельности местных видов [Seeley, 1986; Grosholz, Ruiz, 1996; Dittel, Epifanio, 2009; Bockerhoff, McLay, 2011].

Некоторые представители семейства Panopeidae, исходно обитающие у Атлантического побережья Америки, являются успешными вселенцами во многих регионах Мирового океана [Williams, 1984; Nizinski, 2003]. При этом многие виды этого таксона крайне сходны между собой морфологически [Martin, Abele, 1986; Oliveira-Rogeri et al., 2023]. Однако часто морфологическое сходство противоречит результатам исследований филогенетических отношений. С помощью митохондриальных и ядерных генетических маркеров в нескольких работах была показана полифилетичность ряда родов этого семей-

ства [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2009, 2014]. Так, например, *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869), обитающий в районе северо-западной Атлантики, морфологически сходен с *Eurypanopeus dissimilis* (Benedict & Rathbun, 1891) [Benedict, Rathbun, 1891]. Однако не образует с ним монофилетичную кладу [Schubart et al., 2000]. Полифилетичными также являются рода *Hexapanopeus* и *Panopeus* [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2009, 2014]. В целом морфологическое сходство внутри этой группы так велико, что возникают регулярные ошибки в определении вида. Нередко в базах данных представителей семейства не идентифицируют до видового или даже до родового уровня. Особенно это характерно для рода *Panopeus* s.l. [Oliveira-Rogeri et al., 2023].

В прошлом столетии в Азово-Черноморском бассейне семейство Panopeidae Ortmann, 1893 было представлено только крабом Харриса (*Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841)) [Макаров, 1939; Резниченко, 1967, Шаловенков, 2021]. За сравнительно короткий период (2008–2022 гг.) в Чёрном море было обнаружено ещё два новых вида этого семейства: *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) [Micu et al., 2010] и *E. depressus* [Petrescu et al., 2016], один из которых (*D. sayi*) был отмечен также в Азовском море [Тимофеев, Бондаренко, 2022]. Эти виды морфологически очень близки друг к другу, особенно *E. depressus* и *D. sayi* [Williams, 1965, 1984]. При этом для каждого из этих видов отмечены несколько отличительных признаков [Martin, Abele, 1986; Frogliа, Speranza 1993; Rodrigues et al., 2014; Aubert, Sauriau, 2015; Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019] и филогенетические различия [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2014].

Хорошая изученность представителей сем. Panopeidae у западных берегов Атлантического океана позволяет проводить молекулярно-генетическую идентификацию с высокой достоверностью [Schubart et al., 2000; Thoma et al., 2014].

Целью данного исследования является молекулярно-генетическая идентификация, а также описание морфологии и экологии нового вида грязевых крабов *E. depressus* в Азовском море и Керченском проливе по сбо-

рам с 2022 [Тимофеев, Бондаренко, 2022] по 2024 г. В задачи исследования входило: определение видовой принадлежности грязевого краба с помощью генетических маркеров, а также изучение генетического разнообразия популяции этого вида в Азовском море, подробное морфологическое описание найденных особей, выявление характерных для вида морфологических признаков и описание местообитаний.

Материалы и методы

Сбор материала и описание биотопов проводили в разные сезоны в 2022–2024 гг. во время полевых работ по изучению биологического разнообразия северного побережья Керченского полуострова (Азовское море) с 8 станций (рис. 1 и табл. 1) и экспедиции «Чёрное море 2024». Материал собран в открытой прибрежной акватории Караларского природного заказника (станции 1–3), в районе Казантипского природного заповедника (станции 4 и 5), Керченского пролива в районе Аршинцевской косы (станции 6 и 7) и в Таманском заливе (станция 8).

Общее количество исследованных крабов составило 68 экземпляров. Весь материал собран вручную во время подводных погружений с использованием легководолазного оборудования.

Для морфологической идентификации использовали признаки, указанные в качестве диагностических в ряде работ, в том числе посвящённых грязевым крабам, ранее обнаруженным в Чёрном море [Smith, 1869; Martin, Abele, 1986; Rodrigues et al., 2014; Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019]. Крабы были сфотографированы фотоаппаратом Olympus E-400, чтобы задокументировать их естественную окраску при жизни до фиксации и определить один из ключевых признаков вида. Гоноподы, максиллипед и 5-ю переоподу фотографировали под стереомикроскопом Olympus CX41 SZ61 с установленной цифровой камерой Olympus E-400. Цифровые изображения, полученные в разных фокальных плоскостях, были отредактированы с помощью редактора изображений.

При помощи штангенциркуля измерены: ширина карапакса (DC) от вершины правого

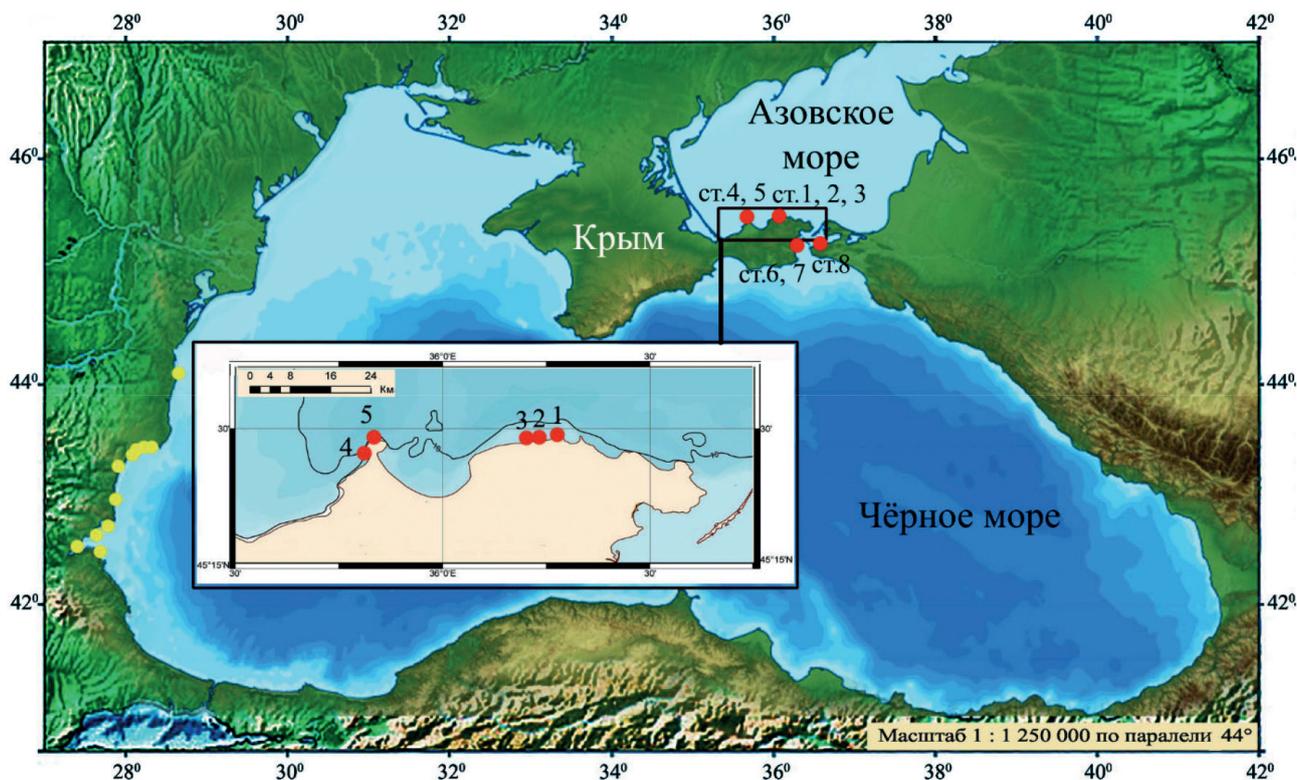


Рис. 1. Карта-схема района сборов грязевого краба в Азовском море, использованных в данной работе. Жёлтым цветом выделены районы обитания *E. depressus* [по Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019]; красным цветом – районы обнаружения в Азовском море.

Таблица 1. Сбор образцов *E. depressus* в Азовском море

Станица	Глубина, м	Координаты		2022 г.				2023 г.				2024 г.							
				Август (Тимофеев, Бондаренко, 2022)		Сентябрь		Август		Октябрь		Май		Июнь		Июль		Август	
				♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	2	45°28,64'	36°15,63'	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
2	1	45°28,41'	36°13,37'			1													
3	3-4	45°28,30'	36°12,50'			3	13(8)												
4	0.5-2	45°27,23'	35°49,13'	2	1			2+3	3(3)	2	1								
5	2-3	45°28,35'	35°51,13'					7	1							4			
6	0.5-1.5	45°15,53'	36°24,92'	1	1(1)			2						1	3(2)		4(3)		
7	0.5	45°15,35'	36°25,67'																
8	0.5	45°13,27'	36°42,07'													1			

Примечание. Числа в скобках – самки с икрой (входят в число самок, указанное вне скобок). Жирным шрифтом выделены образцы, использованные в молекулярно-генетическом анализе.

выступающего зубца до вершины левого выступающего зубца (как правило, это 4-е или 5-е зубцы), длина карапакса (LC) от середины лобного края до начала заднего дорсального края, высота карапакса (HC) от середины его дорсальной поверхности до середины вентральной поверхности, ширина проподоуса клешнеоносовых переопод (DP).

Для определения сырой массы каждой исследованной особи (W) в полевых условиях использовали лабораторные весы AD 200 (D = 0,001 г), а при камеральной обработке – электронные весы SARTORIUS (D = 0,1 г). Солёность (S, ‰) измеряли кондуктометром Sension-5 (D = 0,1 ppt), pH и температуру – с помощью откалиброванного pH-метра “pH52 & pH53 Microprocessor Waterproof pH & temperature meters” (D = 0,1).

Два экземпляра, собранные на ст. 3 (см. рис. 1), были переданы для депонирования в Научную коллекцию ББС МГУ им. Н.А. Перцова (филиал коллекции Зоологического музея МГУ) под номерами: самец – ZMMU WS25308 и самка – ZMMU WS25307. В молекулярно-генетический анализ в том числе были включены образцы, определённые ранее как *Dyspanopeus sayi* [Тимофеев, Бондаренко, 2022]: 3 образца из бухты Голубика (бывш. Шелковица) (собраны 9.08.2022; в коллекции молекулярно-генетических образцов ИО РАН BLS 1706; 1736; 1737) и 3 образца с Аршинцевской косы (собраны 18.08.2022; в коллекции ИО РАН BLS 1707; 1738; 1739).

Всего в молекулярно-генетическом анализе была использована мышечная ткань из ног и клешней 51 особи, зафиксированных в 96%-ном этаноле. Выделение ДНК проводили с помощью набора DNeasy 96 Blood & Tissue Kit (Qiagen) в соответствии с рекомендациями производителя. Были амплифицированы фрагменты следующих митохондриальных и ядерных генов: 1-я субъединица цитохромоксидазы (COI), 16S рДНК, 18S рДНК, гистон 3 (H3) (табл. 2). Для гена COI мы получили последовательности для 50 экземпляров *E. depressus* и один экземпляр *Rhithropanopeus harrisi* (из коллекции ИО РАН BLS 1707, Азовское море, 2022 г.). Для остальных генов использованы только 3 экземпляра грязевого краба и один *R. harrisi*.

Таблица 2. Праймеры, использованные в работе

Ген	Праймер	Последовательность	Ссылка	Т°С отжига, кол-во циклов
COI	CrustDF1	GGTCWACAAAYCATAAAGAYATTGG	Steinke et al. (2016)	48-51°С X 5 52 °С X 33
COI	CrustDR1	TAAACYTCAGGRTGACCRAARAAYCA	Steinke et al. (2016)	
COI	PanoF	GGTGCATGAGCYGGHATAGTWGG	Thoma et al. (2014)	54 °С X 33
COI	PanoR	RTGTTGRTATARTACAGGRTCTCC	Thoma et al. (2014)	
16S	16S H3	CCGGTTTGAAC TCAAATCATGT	Reuschel and Schubart (2006)	50 °С X 38
16S	16S L2	TGCCTGTTTATCAAAAACAT	Schubart et al. (2002)	
18S	18S 5F	GCGAAAGCATTTGCCAAGAA	Giribet et al. (1996)	52 °С X 36
18S	18S 9R	GATCCTTCCGACGGTTCACCTAC	Giribet et al. (1996)	
18S	TimA	AMCTGGTTGATCCTGCCAG	Norén & Jondelius (1999)	54 °С X 33
18S	1100R	CGGTATCTGATCGTCTTCGA	Norén & Jondelius (1999)	
H3	H3 F	ATGGCTCGTACCAAGCAGACG	Colgan et al. (1998)	56 °С X 30
H3	H3 R	ATATCCTTGGGCATGATGGTGAC	Colgan et al. (1998)	

ПЦР проводили в объёме 20 µL, содержащем: 14,5 µL ddH₂O, 4 µL 5XScreenMix-HS (Евроген), 0,5 µL смеси 10 пМ праймеров и 1 µL геномной ДНК. Условия ПЦР: начальная денатурация при 95°С – 5 мин, денатурация – 20 сек., отжиг – 30 сек. (см. табл. 2), элонгация при 72°С – 1 мин и финальная элонгация при 72°С – 15 мин. Результаты ПЦР контролировали с помощью гель-электрофореза (агароза 1,5%). Подготовку к секвенированию проводили с помощью прямого переосаждения ПЦР продукта с ацетатом аммония в мягких условиях. Секвенсовую реакцию и капиллярный электрофорез проводили в компании «Синтол» с помощью набора химических реагентов BrilliantDye v3 (NIMAGEN) с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ABI3500×1 (ThermoFisher). Полученные хроматограммы были обработаны в программе Codon Code Aligner (Codon Code Corporation, Dedham, Massachusetts).

Для выявления ядерных копий митохондриального гена COI (numts) [Calvignac et al., 2011] мы проводили проверку последовательностей на наличие инделов (indel – insertion or deletion) с помощью трансляции, стоп-кодона и выявления сдвига рамки считывания [Moulton et al., 2010]. С этой целью был использован митохондриальный генетический код беспозвоночных (invertebrate mitochondrial) [Hoffmann, 1992].

Последовательности сравнивали с базой данных GenBank с использованием алгоритма BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>

Blast.cgi). Кроме того, для идентификации проводили поиск близких последовательностей COI в полностью публично доступном не избыточном разделе (Non-redundant COI sequences animal library) базы данных BOLD (<https://id.boldsystems.org/>) с помощью функции Identification Engine в режиме поиска species and genus search [Ratnasingham et al., 2024]. В результате проверки были определён кластер (BIN), к которому относятся последовательности. После этого последовательности были внесены в базы данных GenBank с регистрационными номерами PV763898-PV763901 для 16S, PV771484-PV771487; PV771505 для 18S, PV763629-PV763679 для COI и PX932173-PX932176 для гистонов H3. При построении выравнивания для филогенетической реконструкции использовали последовательности, доступные в базе GenBank, опубликованные в наиболее полном исследовании эволюционных отношений отряда Xanthoidea [Thoma et al., 2014].

Множественное выравнивание проводили с помощью алгоритма MAFFT v.7.450 [Katoh, Standley, 2013] с визуальной проверкой. Выравнивания рибосомальных генов обрабатывали с помощью алгоритма Gblocks при стандартных условиях [Talavera, 2007]. Затем последовательности генов H3, COI, 18S и 16S для каждого образца были последовательно объединены (конкатенированы) в одну.

Полученное конкатенированное выравнивание использовали для филогенетической реконструкции. С этой целью использовали

метод максимального правдоподобия (ML) в ПО IQ-TREE 2.0.7 [Minh et al., 2020]. Модель нуклеотидных замен (GTR+F) была выбрана в соответствии с информационным критерием Байеса (BIC) с помощью ModelFinder [Kalyaanamoorthy et al., 2017], реализованного в программе IQ-TREE. Для оценки поддержки веток деревьев мы использовали Ultrafast bootstrap [Hoang et al., 2018] и тест приближённого отношения правдоподобия (SH-aLRT) [Guindon et al., 2010] с использованием 10 000 повторов. Полученные филогенетические деревья были визуализированы с помощью ITOL версии 7.0 [Letunic, Bork, 2024].

Патристические дистанции были рассчитаны на основе выравнивания всех полученных в данном исследовании последовательностей участка гена COI и последовательностей, полученных из указанных выше баз данных. Основой для этого послужило филогенетическое дерево, построенное тем же методом. Для сравнения были выбраны следующие значения: 0,0–0,094 для внутривидовых дистанций и 0,154–1,564 замен/позицию для межвидовых дистанций [Lefébure et al., 2006].

Расчёт индексов гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия проводился в программе DNAsp 5.10.01 [Librado, 2009]. Тесты на нейтральность на основе распределения частот сайтов D-тест Таямы [Tajima, 1989] и распределения частот гаплотипов – тест Фу (Fs) [Fu, 1997] также проводили в программе DNAsp 5.10.01.

Гаплотипная TSC-сеть была построена на основе участка гена COI с помощью программы POPART1.7 [Clement et al., 2000]. Для этого к данным, полученным в этом исследовании, добавили 13 опубликованных в GenBank последовательностей *E. depressus*: 12 из них – с восточного побережья США, одна – из Мексики. А также 4 последовательности *Dyspanopeus sayi* из западного Средиземноморья [Schubart et al., 2012] и одна последовательность *R. harrisii* с атлантического побережья США [Thoma et al., 2014].

Результаты

Молекулярно-генетический анализ.

Последовательности гена большой субъединицы митохондрии 16S (521 п.н.) нового

грязевого краба из Азовского моря были не полиморфными для всех 3 образцов. Почти полная последовательность малой субъединицы рибосомы (18S) длиной 1758 п.н. была получена только для одного образца. Полученные неполные последовательности для двух других образцов (1783 п.н. и 706 п.н.) от неё не отличались. В последовательностях гена H3 (328 п.н.) были обнаружены 3 полиморфных сайта. Сходство этих локусов с последовательностями краба Харриса, полученными в данном исследовании, составляло 94,6, 99,9 и 97,6% соответственно. Сходство между последовательностями COI особей грязевого краба Азовского моря, полученными в данном исследовании, составляло 99,6–100%, а с крабом Харриса из Азовского моря – 88,5–88,7% (585 п.н.). Высокое сходство между последовательностями данного гена в исследованной выборке грязевого краба из Азовского моря позволяет предполагать, что все 50 образцов относятся к одному виду.

Патристические дистанции для гена COI между особями грязевого краба Азовского моря изменялись от 0 до 0,009 замен/позицию, что заметно ниже предложенного порогового значения внутри видов для Crustacea [Lefébure et al., 2006]. Патристические дистанции между грязевым крабом из Азовского моря и большинством других видов составляли от 0,17 до 0,43, тогда как дистанции между остальными видами варьировали в пределах 0,02–0,56. При этом значения между *Eurypanopeus depressus* и *Eurypanopeus turgidus* оказались сопоставимы с внутривидовыми расстояниями у *E. depressus* (0,004–0,009), что свидетельствует о крайне низкой степени генетической дивергенции между ними.

Обнаруженные в последовательности гена COI нуклеотидные замены были синонимичными, а число полиморфных сайтов равнялось 2. Разнообразие гаплотипов (h) в популяции Азовского моря составило $h = 0,31265$. Нуклеотидное разнообразие (π) составило $\pi = 0,000999888$. Оба теста на нейтральность, полученные для 50 образцов из Азовского моря, имели небольшую и недоверную положительную величину (Tajima $D(p) = 0,40128$ ($p > 0,10$) и Fu (Fs) = 0,74730

($p > 0,10$). Такие результаты могут указывать на сокращение численности популяции и/или балансирующий отбор [Dogan, Dogan, 2017].

Сравнение с базой данных нуклеотидных последовательностей GenBank показало, что образцы грязевого краба Азовского моря имеют наибольшее сходство с *Eurypanopeus depressus* по трём генам: COI (547 п.н.) – 99,6–100% (перекрытие 100%); образец *Rhithropanopeus harrisii* из Азовского моря имел наибольшее сходство с конспецифичными образцами из разных районов Мирового океана: COI (607 п.н.) – 100% (перекрытие 99%).

При сравнении последовательности участка гена COI (524 п.н.) образцов из Азовского моря с базой данных BOLD они были отнесены к BIN: ACC3657 и имели наибольшее сходство с *Eurypanopeus depressus* (9 последовательностей в базе данных, сходство 99,6–100%), с *Panopeus herbstii* (1; 99,8%) и *Eurypanopeus turgidus* (1; 99,6%). Наличие в данной группе BIN других видов может быть следствием неправильного определения, генетической близости или сомнитель-

ной валидности этих таксонов. Последовательность краба Харриса из Азовского моря относилась к группе последовательностей BIN AAA2223, включающей представителей *Rhithropanopeus harrisii* (50 последовательностей, сходство 98,8–100%).

Молекулярно-филогенетическая реконструкция, основанная на последовательности ядерных (18S, H3) и митохондриальных (16S, COI) генов, подтверждает, что род *Eurypanopeus* не является монофилетичной кладой (рис. 2) [Schubert et al., 2000; Thoma et al., 2014]. Образцы грязевого краба из Азовского моря попадали в одну кладу с *E. depressus* (ULLZ 6077) из восточного побережья США. Наиболее близкий вид *E. turgidus* (Rathbun, 1930) (ULLZ 9038) образовал сестринскую кладу по отношению к исследуемым образцам и представителям *E. depressus*. Клада *E. depressus* была далека и от *D. sayi*, и от морфологически близкого *E. dissimilis*.

При анализе 63 нуклеотидных последовательностей *E. depressus* участка гена COI (524 п.н.) (включая опубликованные данные)

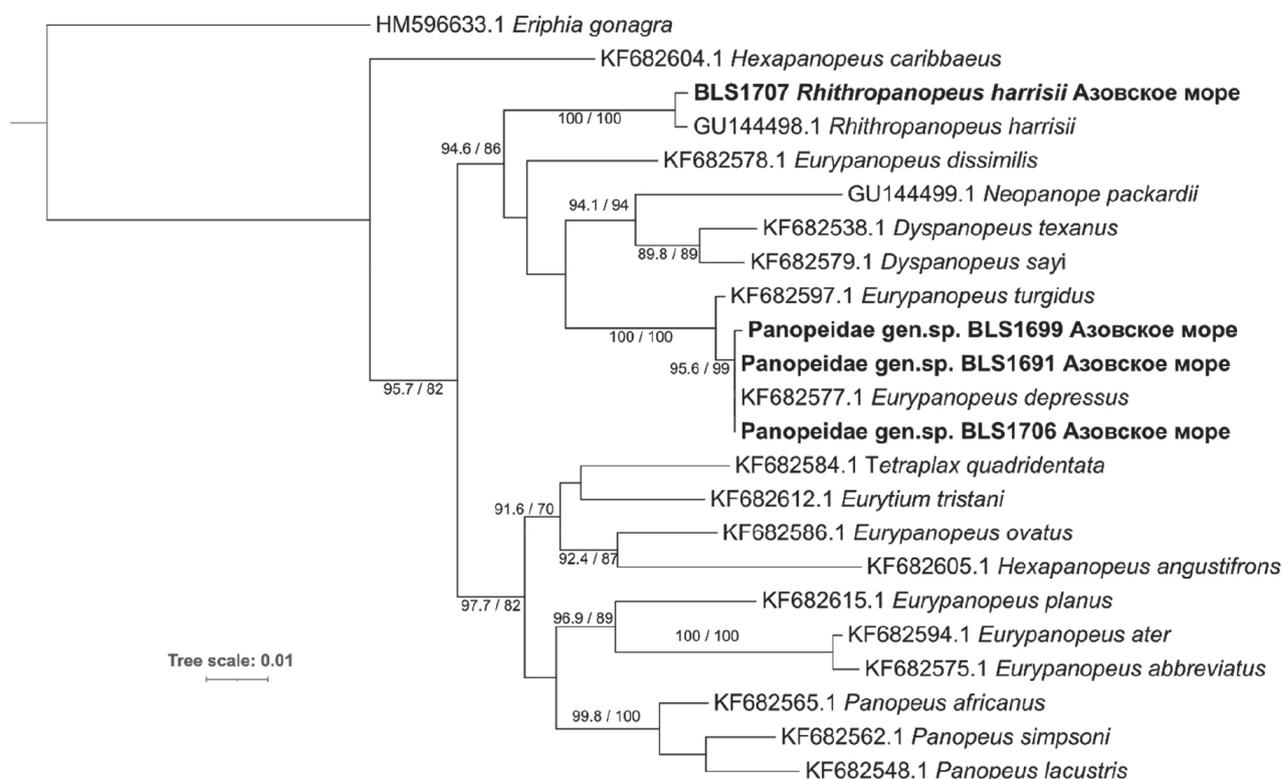


Рис. 2. Филогенетические отношения между отдельными представителями сем. Panopeidae, построенные с помощью ML анализа 1743 п.н. конкатенированного набора данных по генам 16S, 18S, COI и H3. Показаны только надёжные значения поддержки (SH-aLRT/UFboot, превышающие 80%). У образцов из GenBank отображены музейные номера. Данные, полученные в ходе исследования, выделены жирным шрифтом: BLS 1691, 1699, 1706 – *E. depressus*; BLS 1707 – *R. harrisii*.

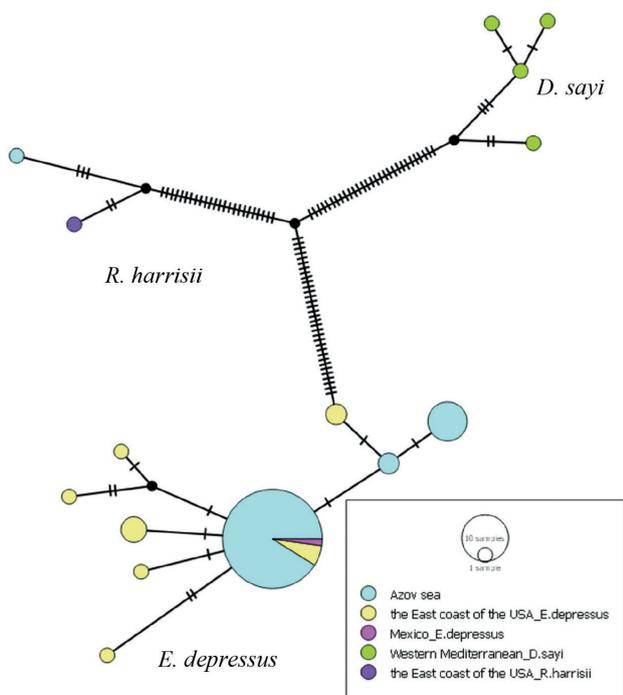


Рис. 3. TCS сеть митохондриальных гаплотипов *E. depressus* и *R. harrisii*, обнаруженных в Азовском море, *D. sayi* из западного Средиземноморья, на основе объединённых данных настоящей работы и опубликованных ранее в GenBank (524 п.н.). Штрихи отмечают мутационные события.

мы выявили всего 9 гаплотипов (рис. 3). К самому распространённому (45 из 63 последовательностей) относились образцы из Азовского моря, восточного побережья США и Мексики. Второй и третий по встречаемости гаплотипы были встречены только в Азовском море (7 и 2 образца соответственно). Остальные 6 гаплотипов встречены единично исключительно у берегов Северной Америки.

Включенные в TCS-сеть 4 образца *D. sayi* (FR869685.1, FR869684.1, FR869686.1, FR869688.1) из Италии и Испании, где этот вид был обнаружен ранее, образовали отдельную группу гаплотипов (см. рис. 3). Образец *R. harrisii* (BLS 1707) из Азовского моря был также далёк от *E. depressus*, как и *D. sayi*, образуя единый кластер с *R. harrisii* с юго-востока США. Таким образом, все 3 вида грязевых крабов, указанные как вселившиеся в Чёрное море, надёжно отличаются друг от друга на основании последовательности COI.

Таксономическая характеристика

Класс Malacostraca Latreille, 1802

Отряд Decapoda Latreille, 1802

Подотряд Xanthoidea, MacLeay, 1838

Инфраотряд Brachyura Linnaeus, 1758

Семейство Panopeidae, Ortmann, 1893

Род *Eurypanopeus* A. Milne-Edwards, 1880

Вид *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869)

Морфологическое описание. Грязевого краба *E. depressus*, обитающего в Азовском море, характеризуют следующие морфологические признаки (рис. 4): карапакс почти трапецевидной формы, покрытый мелкими гранулами, с пятью переднелатеральными зубцами, 1-й и 2-й из которых сросшиеся и разделены неглубокой бороздкой (рис. 4, А). Лобный край практически прямой с небольшим дугообразным изгибом, разделённым посередине маленькой выемкой (см. рис. 4, А). Правая хелипеда (клешненосная переопода) значительно отличается от левой по размеру и форме, пальцы клешней окрашены в тёмно-коричневый цвет, частично распространяющийся на проподус (рис. 4, G–I). Проподус 5-й переоподы покрыт мелкими бугорками, с длинными волосками в его медиальной части, короткие щетинки и несколько длинных расположены по внешнему краю, дактилюс больше, чем проподус, покрыт волосками и оканчивается коротким когтем без щетинок (рис. 4, F). Третий максиллипед с крупным характерной формы красным пятном на внутренней стороне ишиума (рис. 4, В), крупный мерус с длинными и толстыми волосками по медиальному краю и более короткими по наружному краю, объёмный карпус с короткими волосками на внешнем крае и толстыми, более длинными – в апикальной части, проподус с крупными апикальными волосками, дактилюс с несколькими зубчатыми щетинками на конце. Абдомен у обоих полов с шестью сегментами, разделёнными явно видимыми бороздками, у самцов 3–5-й сегменты, частично сросшиеся с едва различимыми границами, на 2-м и 3-м сегментах могут располагаться поперечные ряды коротких щетинок (рис. 4, D). Гонопод 1-й с прямым эндоподитом, с двумя рядами коротких щетинок на внешнем крае и двумя рядами коротких шиповидных выростов на медиальном крае. Верхняя часть с тремя выростами (см. рис. 4, D). Латеральный отросток заострён на конце и покрыт мелкими шипиками,

его верхняя часть изогнута над медиальным выростом (рис. 4, E), у основания которого расположено 3–4 шипа.

Карапакс и переоподы крабов *E. depressus* из побережья северной части Керченского полуострова (б. Голубники, б. Широкая, бухты Караларского заказника) в основном коричневые с красноватым или жёлтым оттенком, abdomen коричневого или светло-песочного цвета, пальцы клешней тёмно-коричневого или чёрного цвета (рис. 5, A, D). Средние длина, ширина и высота карапакса составили $13,51 \pm 3$, $18,96 \pm 4,21$ и $6,9 \pm 1,86$ мм соответственно при средней массе $2,21 \pm 1,63$ г (выборка $n = 49$). Обрастание на карапаксах

исследованных особей из данных районов отсутствовало.

Особь *E. depressus* из Керченского пролива отличалась более тёмным окрасом: карапакс и переоподы тёмно-коричневые, иногда с фиолетовым отливом, abdomen тёмно-коричневый с желтоватыми пятнами либо светло-жёлтый, у половозрелых особей пальцы хелипед чёрные, а у молоди коричневые, начинающие темнеть к ладони (рис. 5, B–E). Экземпляры *E. depressus* из района Аршинцевской косы были более крупными, чем из побережья северной части Керченского полуострова. Средние длина, ширина, высота карапакса и средняя масса составили $18 \pm 4,8$,

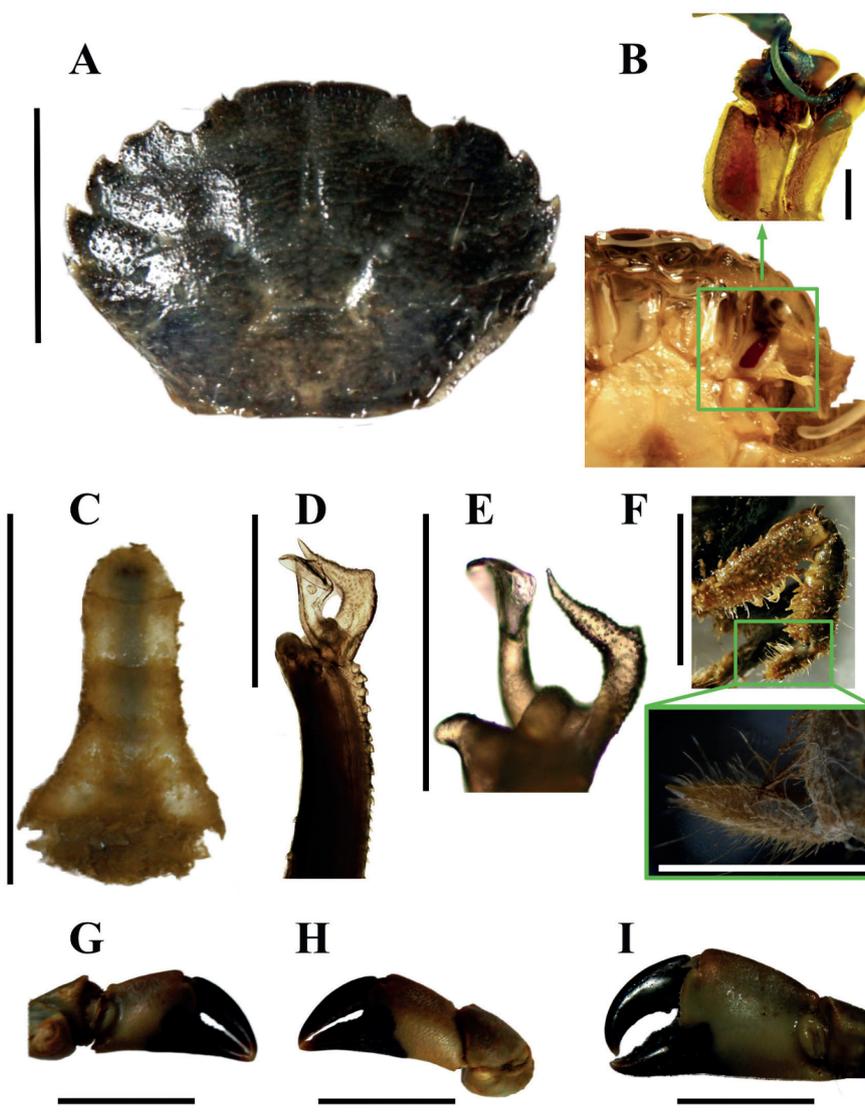


Рис. 4. Морфологические особенности *E. depressus* с побережья северной части Керченского пролива: А – дорсальная сторона карапакса; В – вентральная сторона карапакса с выделенным 3-м максиллиподом; С – abdomen самца; D – гонопод 1♂; E – апикальная часть гонопода 1♂; F – дактилюс 5-й переоподы; G – внешняя сторона неосновной клешни; H – внутренняя сторона неосновной клешни; I – внутренняя сторона основной клешни. Масштабные линейки: А, С, G, H, I одно деление 10 мм; В, D, E – 1 мм.

25,11±7,23, 9,45±2,9 мм и 5,22±3,33 г соответственно (выборка n = 18). Обрастание карапакса присутствовало у 17% исследованных особей. Такие отличия, по-видимому, связаны с особенностями местообитания вида, что согласуется с литературными данными для особей из разных частей ареала, как естественного (Атлантическое побережье США) [Williams, 1965], так и инвазионного (западная часть Чёрного моря) [Mitov, 2019].

Количественные морфологические параметры и масса собранных самцов (n = 39) варьировали в следующем диапазоне: ширина карапакса 9,7–34,8 мм, средняя DC = 22,71 мм, длина карапакса 7–25,5 мм, средняя LC = 16,17 мм, высота карапакса 3,4–13,4 мм, средняя HC = 8,55 мм, масса 0,17–12,51 г, средняя W = 3,87 г. Соответствующие характеристики обнаруженных нами самок (n = 28) составили: ширина карапакса 12,0–28,6 мм, средняя DC = 17,39 мм, длина карапакса 8,3–20 мм, средняя LC = 12,41 мм, высота карапакса 3,9–10,6 мм, средняя HC = 6,02, масса 0,5–6,94 г, средняя W = 1,75 г. Размеры карапакса у самцов более чем на 20% выше, чем у самок. Масса самой крупной самки с икрой

составила 6,94 г. Среди самок без икры наибольшая масса была 2,5 г.

В исследованной выборке преобладали особи, у которых правая клешня была крупнее (51 экз. из 67). Из 39 самцов 28 были с правой основной клешней (см. рис. 5, D), ещё у 7 одна из хелипед отсутствовала либо была редуцирована. Из 28 самок только 9 были с основной левой клешней (см. рис. 5, B). Ширина проподуса (DP) более крупной клешни у самцов варьировала в пределах от 2,9 до 15,2 мм, а DP второй клешни 1,8–9,7 мм, что на 30–40% меньше, чем основной клешни. Эти же параметры у самок составили для крупной клешни 4,3–11,1 мм, для маленькой клешни 2,5–7 мм (меньше на 35–40%).

Среди 28 самок 17 были с икрой (63%). Окраска яиц изменялась от желтоватой до жёлто-зелёной и оранжевой (рис. 6, A, B). Часть яиц содержали развитые эмбрионы (рис. 6, C), кроме того, были обнаружены пустые оболочки икринок, что может указывать на уже вылупившиеся личинки.

Среда обитания. В районе прибрежной части Керченского полуострова и Таманского залива *E. depressus* обитает среди скоплений

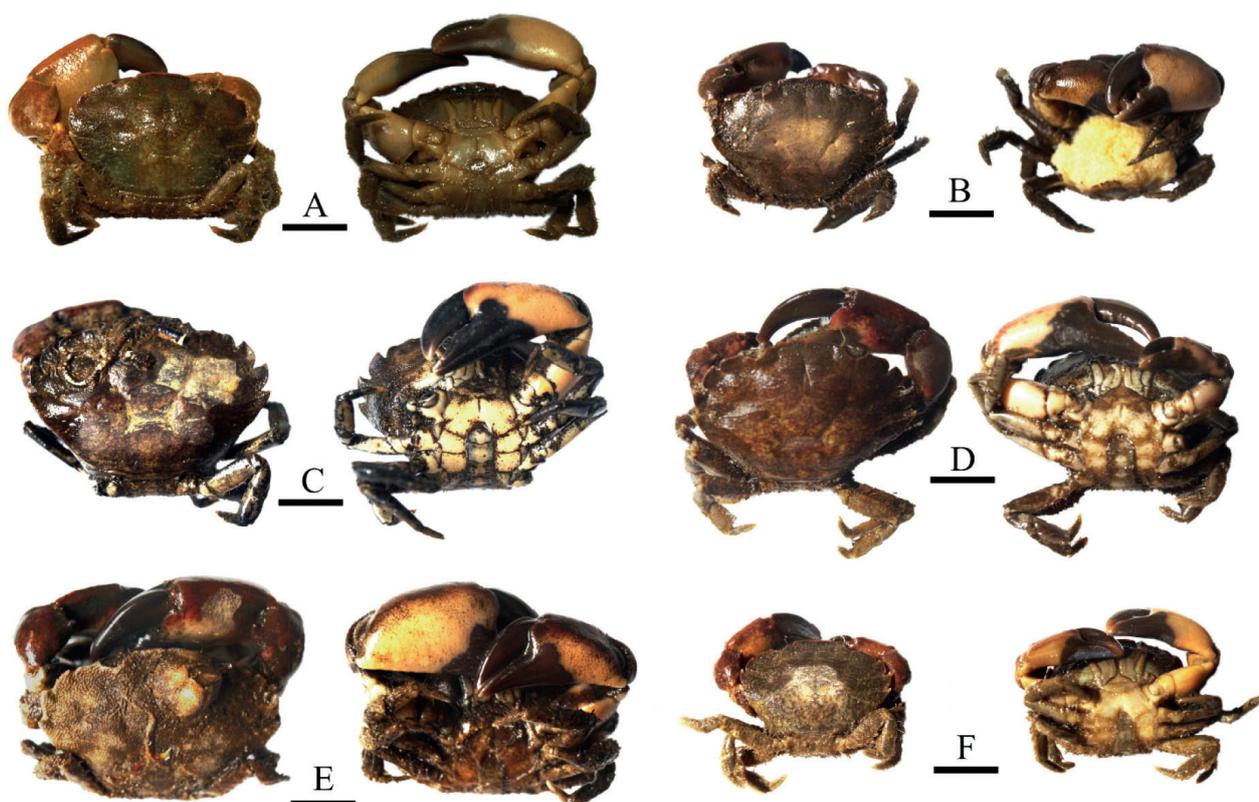


Рис. 5. Экземпляры *E. depressus*, собранные из разных районов исследований для молекулярного анализа: А – станция 4; В, С – станция 6; D, Е – станция 7; F – станция 5.

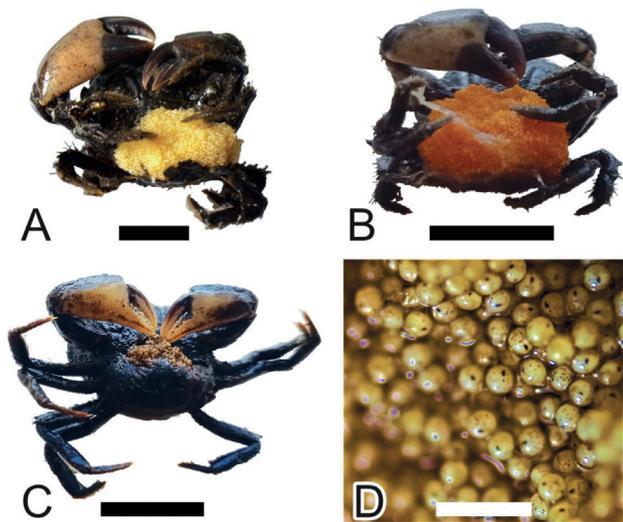


Рис. 6. Самки с икрой: А – *E. depressus*; В – *R. harrisii* (фото Надольного А.А.); С – *E. depressus*; D – икра с эмбрионами *E. depressus*. Масштабные линейки: А, В, С – одно деление 10 мм; D – 1 мм.

мидий *Mytilus galloprovincialis* Lmk, 1819 и *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), прикре-

плённых к прибрежным скалам и крупным валунам (рис. 7, А–D). Ещё одним местообитанием являются биогенные рифы построенные серпулидными рифообразующими червями *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) в районе Аршинцевской косы в Керченском проливе (рис. 7, Е, F).

Из 8 исследованных районов наибольшее количество особей *E. depressus* найдено на 3-й станции (Караларский заказник) и в районе Казантипского природного заповедника (ст. 4 и 5). По сравнению с остальными районами ландшафты этих районов характеризуются наличием большого количества крупных валунов, почти полностью обросших двустворчатыми моллюсками (*M. galloprovincialis*, *M. lineatus*) и макрофитами. В момент сбора материала солёность воды в этих районах составила около 14‰, температура воды варьировала от 18 °С (октябрь) до 28 °С (август), рН 7,1.

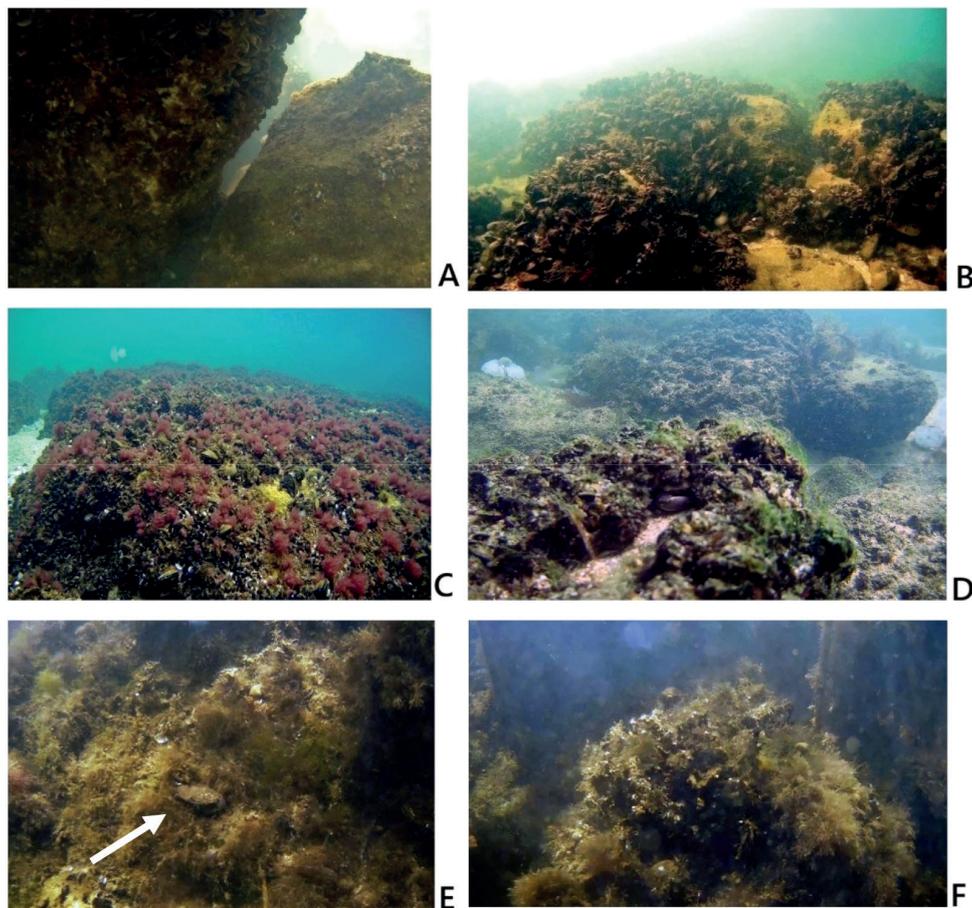


Рис. 7. Ландшафты в районах обитания *E. depressus* в прибрежной зоне Керченского полуострова: А – скалы, обросшие *M. galloprovincialis*; В – валуны, покрытые макрофитами и *M. galloprovincialis*; С – крупные, обросшие *M. galloprovincialis* и макрофитами, валуны, между которыми грунт представлен мелкозернистым песком и ракушей; D – убежище краба в другах *M. galloprovincialis*; Е – *E. depressus*, питающийся среди донных отложений у основания рифа *F. enigmaticus*; F – биогенный риф, построенный *F. enigmaticus*.

Обсуждение

Впервые краб *E. depressus* был описан Смитом как *Panopeus depressus*. Он был первоначально найден в Нью-Хейвене, штат Коннектикут (США), а впоследствии в штате Флорида (США) [Smith, 1869]. Позднее вид был обнаружен в южном Техасе, на Бермудских островах [Williams, 1984], в архипелаге Малых Антильских островов [Powers, 1977], в прибрежных водах Уругвая [Juanico, 1976], Аргентины [Spivak and Luppi, 2005] и Бразилии [Rodrigues et al., 2014]. В 2013 г. *E. depressus*, ранее отмеченный только в западной части Атлантического океана, впервые зарегистрирован в европейских водах [Petrescu et al., 2016].

E. depressus – эвригалинный вид, обитающий в водоёмах, соединяющих с морем, при солёности воды от 4 до 37,4‰ [McDonald, 1982; Sulkin et al., 1983; Van Horn, Tolley, 2008; Mitov, 2019]. Кроме способности переносить значительные колебания солёности [Van Horn, Tolley, 2009], этот вид толерантен и к изменениям температуры от 10 до 30°C [McDonald, 1982; Petrescu et al., 2016]. Благодаря этим эколого-физиологическим особенностям *E. depressus* легко адаптируется к условиям среды в новых местах обитания, что, в свою очередь, позволяет ему колонизировать обширные акватории за пределами естественного ареала.

Отличительные признаки *E. depressus* от особей других видов Panopeidae, найденных в Азово-Черноморском регионе (*D. sayi* и *R. harrisii*), и генетически близкого к нему, не отмеченного в Азово-Черноморском регионе *Eurypanopeus turgidus* (Rathbun, 1930) представлены в табл. 3. Основными морфологическими признаками, отличающими *E. depressus* от *D. sayi*, являются: а) наличие тёмно-красного пятна на внутренней стороне ишиума третьего максиллипеда (см. рис. 4, В); б) форма гонопода, отличающегося наличием трёх разноразмерных отростков на апикальной его части (см. рис. 4, Е, D). От *E. depressus* особи *R. harrisii* отличаются по следующим морфологическим признакам: а) окраска пальцев хелипед варьирует от белого до тёмно-жёлтого; б) отсутствие тёмно-красного пятна на внутренней стороне ишиума

3-го максиллипеда; в) апикальная часть гонопода прямая, латеральный отросток отсутствует, медиальный отросток округлый и несёт один длинный шип, выходящий из центра. *E. turgidus* отличается от *E. depressus* тем, что у *E. turgidus* латеральный отросток в апикальной части заострён и раздвоен на конце, в то время как у *E. depressus* он цельный (см. рис. 4, D).

Большинство морфологических признаков *E. depressus* из Азовского и Чёрного морей совпадают [Petrescu et al., 2016]. Однако следует отметить, что пятно на внутренней стороне ишиума 3-го максиллипеда у одной из самок было светло-коричневым и едва заметным. В результате дальнейшего генетического анализа данная особь была идентифицирована как *E. depressus* и не отличалась от большинства других проанализированных образцов. Ранее отмечалось, что такое пятно встречается не у всех особей *E. depressus* [Powers, 1977]. В то время как у самцов однозначным признаком является строение гоноподов, у самок определение возможно только по форме и структуре хелипед и карапакса. Однако эти признаки могут быть не столь явными. В этом случае идентификация самок может представлять определённые трудности.

Результаты филогенетической реконструкции с использованием надёжно морфологически определённых образцов из нативной части ареала и сравнения с доступными базами данных позволяют предполагать, что все исследованные нами образцы нового грязевого краба, обнаруженного в Азовском море, принадлежат одному виду — *Eurypanopeus depressus*. К этому же виду относятся и образцы из Азовского моря, ранее описанные как *Dyspanopeus sayi* [Тимофеев, Бондаренко, 2022]. Таким образом, присутствие *D. sayi* в Азовском море на данный момент не может считаться надёжно подтверждённым.

Различия в последовательностях митохондриальных генов, и прежде всего в фолмеровском участке гена COI, как правило, достаточно велики для большинства видов семейства Panopeidae, чтобы этот маркер можно было использовать для надёжной идентификации не только взрослых крабов, но и личинок. Ис-

ключение составляют два сестринских вида – *Euryanopeus depressus* и *E. turgidus*, чьи последовательности гена COI демонстрируют очень высокую степень сходства (более 99%). Это может оказаться не достаточным для надёжной идентификации личинок в районах, где эти два вида обитают совместно, например в нативном регионе. В то же время эти два вида отчётливо различаются по морфологическим признакам взрослых особей, что позволит их надёжную идентификацию за пределами нативного ареала при условии, если *E. turgidus* будет распространяться в качестве чужеродного вида.

Приведённые данные подчёркивают важность комплексного подхода, сочетающего морфологический и молекулярно-генетический анализ, для точной идентификации чужеродных видов во флоре и фауне региона. Только использование взаимодополняющих методов позволяет достоверно выявлять и корректно классифицировать новые для региона таксоны, оценивать риски биологических инвазий и принимать обоснованные меры по мониторингу и управлению биоразнообразием [Darling & Mahon, 2011; Viard et al., 2016; Leite et al., 2020].

Возможные пути расселения. В 2019 г. в районе Аршинцевской косы были найдены особи краба *Dyspanopeus sayi* [Тимофеев, Бондаренко, 2022], 3 из которых в результате более тщательного морфологического анализа и генетических исследований были определены как *E. depressus*. Ранее исследования в данном регионе не проводили. В прибрежных водах северной части Керченского полуострова в Казантипском природном заповеднике первая находка *E. depressus* в пробах была в 2022 г. В ходе проведённого нами детального обследования сообществ макрозообентоса этого региона в 2010 г. присутствие *E. depressus* зарегистрировано не было. Таким образом, первая находка вида в Азовском море датируется 2019 г.

В 2019 и 2022 гг. в этих районах были найдены особи этого вида разного размера, включая ювенильные. У некоторых из собранных нами особей ширина карапакса превышала 20 мм, что соответствует размерам взрослых половозрелых особей из нативного и черно-

морского ареалов обитания, где полный жизненный цикл составляет 3,5 года [McDonald, 1982; Mitov, 2019]. Присутствие самок с икрой указывает на существование самовоспроизводящейся популяции этого вида в Азовском море. Из вышеперечисленного следует, что с момента вселения *E. depressus* в исследованных акваториях прошёл как минимум один полный жизненный цикл, что указывает на вероятную дату инвазии этого вида в Азовское море не позднее 2018 г.

Одним из возможных способов распространения *E. depressus* является перевозка (забор, транспортировка и сброс) пелагических личинок и взрослых особей в балластной воде морскими транспортными средствами. Экологическая пластичность этого вида способствует его выживанию в балластной воде и дальнейшей натурализации. Интенсификация морских перевозок между портами Атлантики и крупнейшими портами западной части черноморского побережья могла представлять собой возможный вектор вселения *E. depressus* в Чёрное море, а также причину его активного распространения в средиземноморском регионе [Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019].

Наиболее вероятной начальной точкой проникновения этого вида-вселенца в Азовское море является Керченский пролив – район интенсивного судоходства и скопления на перегрузочном рейде крупно- и малотоннажных судов [Фащук, Петренко, 2008].

Естественное расселение *E. depressus* из западной части Чёрного моря в Азовское море с морскими течениями маловероятно в связи с макроциркуляцией вод Чёрного моря, которая представляет собой циклонический круговорот [Книпович, 1932; Залогин, Косарев, 1999]. Данное природное явление может препятствовать пассивному расселению пелагических личинок или взрослых особей *E. depressus* на восток вдоль северного побережья Чёрного моря. Распространение вида от западного побережья с течениями наиболее вероятно было бы в направлении турецкого побережья и далее, вдоль прибрежной полосы на восток в сторону побережья Грузии и юго-восточной части побережья Краснодарского края России, где он на данный момент

Таблица 3. Морфологические характеристики трёх видов Рапореиде в Чёрном море [наши данные, по Rathbun, 1930; Powers, L.W., 1977; Martin, Abele, 1986; Froggia, Speranza 1993; Mizzan, Zanella, 1995; Spivak and Lupp, 2005; Petrescu et al., 2016]

Характеристика	Вид			
	<i>Euryraporeus depressus</i> (Smith, 1869)	<i>Dysraporeus sayi</i> (S.I. Smith, 1869)	<i>Rhithraporeus harrisi</i> (Gould, 1841)	<i>Euryraporeus turgidus</i> (Rathbun, 1930)
Зубцы карапакса	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца, 5-й меньше остальных	5 зубцов, 1-й орбитальный зубец небольшой, отделён неглубокой выемкой от низкого, широкого 2-го зубца, последний 5-й зубец — короткий, треугольный
Хелипеды	Разного размера, слегка шероховатые, с пальцами, окрашенными в чёрный или тёмно-коричневый цвет, частично распространяющийся на проподус	Разного размера, гладкие, с чёрными или коричневыми пальцами, окраска переходит на ладонь характерным узором	Практически одного размера, гладкие (у старых особей) или с бороздками и гранулами (у молодых). Окраска пальцев варьирует от белого до тёмно-жёлтого	Заметно различаются по размеру (меньшая клешня может быть субнормальной), дорсальная поверхность сильно шероховатая
3-й максиллипед	С внутренней стороны находится тёмно-красное или коричневое пятно неправильной овальной формы, в редких случаях светлого-коричневое, очень бледное	Пятно отсутствует	Пятно отсутствует	—
Абдомен	У обоих полов 6 сегментов, у самцов 3-й сегмент заострён с двух сторон и частично сросся с 4-м и 5-м. На конце abdomen треугольной формы с закруглённой вершиной	6 сегментов у обоих полов, у самцов 3–5-й сегменты срослись, но разделены явными швами, длина последнего сегмента немного больше его ширины	5 сегментов, 3-й сегмент не соприкасается с коксами последней пары переопод, последний сегмент округлый	6 сегментов у обоих полов, 3-й сегмент брюшка самца сужается к заострённым концам, 6-й сегмент значительно шире своей длины
1-й гонопод самца	Апикальная часть с тремя разномерными отростками, латеральный отросток не раздвоен и заострён на конце, покрыт мелкими шипиками, его верхняя часть изогнута над медиальным отростком	Апикальная часть отклонена в сторону, латеральный отросток слабо развит, медиальный отросток короткий и закруглённый	Апикальная часть прямая, латеральный отросток отсутствует, медиальный отросток округлый и несёт один длинный шип, выходящий из центра	Апикальная часть с тремя разномерными отростками, латеральный отросток заострён и раздвоен на конце

не отмечен. А вот дальнейшее естественное расселение взрослых крабов и их пелагических личинок из Керченского пролива вдоль северо-восточного побережья Крымского полуострова и далее по всей акватории Азовского моря за счёт течений возможно.

Одним из основных факторов, определяющих систему течений Азовского моря и среднюю циркуляцию его водных масс, является воздействие ветров, охватывающих значительную часть площади моря [Велокурова, Старов, 1947; Матишов, Матишов, 2009]. Высокая изменчивость течений Азовского моря является следствием неустойчивости ветрового режима, мелководности моря и его сравнительно небольшой площади, течения становятся хаотичными из-за нарушения циркуляции вод при слабых и переменных ветрах [Гидрометеорология..., 1991]. В таких условиях естественное распространение личинок *E. depressus* по Азовскому морю может быть хаотичным.

В западной части Атлантического океана особи вида *E. depressus* предпочитают селиться в приливно-отливной и литоральной зоне, а также в эстуариях на твёрдых субстратах, обросших скоплениями двустворчатых моллюсков (устрицы и мидии) и макрофитами [Sulkin et al., 1983; Van Horn, Tolley, 2008, Petrescu et al., 2016]. В западном побережье Чёрного моря этот вид обитает в биотопах, в основном сходных по условиям среды (илистые и илисто-глинистые грунты, каменистые берега, скопления двустворчатых моллюсков) с таковыми из других частей Азово-Черноморского региона [Petrescu et al., 2016; Mitov, 2019]. У болгарского побережья *E. depressus* был найден в районе с нехарактерным местообитанием: ракушечно-песчаное дно с камнями, покрытыми зарослями *Cladophora* sp., *Ulva* sp. [Mitov, 2019]. В Азовском море *E. depressus* отмечен в друзах мидий *M. galloprovincialis* и зарослях макрофитов, в большом количестве покрывающих крупные валуны, между которыми присутствовал мелкозернистый песок с мелкой ракушей, а также среди известняковых конкреций серпулидного трубчатого червя *F. enigmaticus*. Встречаемость *E. depressus* в таких биотопах может быть

обусловлена неоднородностью дна с большим количеством укрытий и пищи.

Очень вероятно, что *E. depressus* так же, как и другой грязевой краб *D. sayi*, вселился в Европу (юго-западное побережье Великобритании) из прибрежных вод восточного побережья Северной Америки [Schubart, 2012].

Биология вида. *E. depressus* ведёт скрытый образ жизни, спасаясь от хищников в хорошо защищённых убежищах. На черноморском побережье к таким укрытиям можно отнести скопления *M. galloprovincialis* на твёрдых субстратах, покрытых макрофитами, а также расположенные в придонном слое воды пустые целые или раздавленные раковины двустворчатых моллюсков (в основном мидий), смешанные с донными осадками и макрофитами [Mitov, 2019]. На станциях в Азовском море *E. depressus* отмечен в схожих местообитаниях (см. рис. 7, А–F).

Продолжительность жизни *E. depressus* достигает 3,5 года [McDonald, 1982], а личиночное развитие состоит из четырёх стадий «зоеа» и одной «мегалопы» [Ryan, 1956]. В нативном ареале в прибрежных водах атлантического побережья США период размножения *E. depressus* приходится на март – октябрь, причем самки могут размножаться более одного раза в год [Tolley et al., 2013]. В Чёрном море (прибрежные воды Болгарии) большое количество самок с икрой было отмечено в период с июля по сентябрь, что позволило сделать предположение о натурализации этого вида [Mitov, 2019]. Следует отметить, что большой объём притока пресной воды в Чёрное море является одним из условий, которые потенциально могут ограничивать размножение *E. depressus* [Tolley et al., 2013; Petrescu et al., 2016]. Ещё рано говорить о репродуктивном потенциале этого вида в Азовском море, так как требуется дальнейшее изучение данного вопроса с наблюдениями в разные сезоны. Можно лишь заключить, что в сентябре в районе исследования, как и в западной части Чёрного моря, наблюдается сопоставимо высокая доля икроносных самок (41% – Чёрное море и 57% – Азовское), что свидетельствует о возможности формирования самовоспроизводящейся популяции этого вида в Азовском море.

Крабы вида *E. depressus* играют значительную роль в пищевой сети морских прибрежных экосистем. *E. depressus* является всеядным видом, в рацион которого входят детрит, макрофиты, губки, полихеты, молодь некоторых видов двустворчатых моллюсков и ракообразных [McDonald, 1982; Tolley et al., 2013]. В Чёрном море в желудках крабов этого вида были найдены: детрит, цианопрокариоты (*Phormidium* sp.), колониальные диатомовые водоросли, кусочки талломов некоторых макрофитов (*Rhodochorton* sp., *Polysiphonia* sp., *Cladophora* sp., *Ulva* sp.), части губок, гидридов, амфипод, усоногих раков (*Amphibalanus* cf. *improvisus*), а также биссусы и фрагменты раковин ювенильных *M. galloprovincialis* [Mitov, 2019]. Несмотря на то что мы не изучали состав пищевых комков из желудков особей *E. Depressus*, обитающих в Азовском море, на основании сходства биотопов из нативного и черноморского ареалов обитания с азовоморскими можно предположить наличие в желудках крабов тех же фрагментов пищи, что и у черноморских особей.

Известно, что в Чёрном море бычки разных видов поедают молодь краба *D. sayi*, а крупный черноморский краб *Eriphia verrucosa* (Forskäl, 1775) активно охотится на его взрослых особей [Micu et al., 2010]. Обитающие в Чёрном море особи *E. depressus* также могут служить источником пищи для этих хищников. Однако в исследованном нами районе Азовского моря каменный краб *E. verrucosa* не отмечен, в отличие от рыб, которые, по-видимому, являются единственными хищниками, поедающими взрослых грязевых крабов. Этого нельзя сказать о личиночных и ювенильных стадиях *E. depressus*, которыми могут питаться обитающие в тех же биотопах виды десятиногих ракообразных как *R. harrisii*, *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 и *Pilumnus spinulosus* Kessler, 1861.

В прибрежье западной части Чёрного моря *E. depressus* конкурирует за пищу и убежища с местными мелкими видами крабов *P. spinulosus* (*Pilumnus hirtellus* (Linnaeus, 1761)), *Brachynotus sexdentatus* (Risso, 1827), и *Xantho poressa* (Olivi, 1792) [Mitov, 2019], а также с чужеродными *R. harrisii* и *D. sayi*. В исследованных нами районах Азовского

моря единственным значимым конкурентом для *E. depressus* здесь, по-видимому, является другой вид-вселенец *R. harrisii*.

Следует отметить, что на теле и конечностях черноморских экземпляров *E. depressus* (побережье Болгарии) найдены такие виды эписионтов/комменсалов, как двустворчатые моллюски (*M. galloprovincialis*), полихеты (*Spirorbis pusilla* Rathke, 1837, *Spirobranchus* sp.), баянусы (*A. improvisus*) и мшанки (*Membranipora* sp. и *Cryptosula* sp.) [Mitov, 2019]. На крабах из районов Азовского моря обрастание наблюдалось в единичных случаях.

Возможные эффекты вселения.

Eurypanopeus depressus уже начал распространяться вдоль южного побережья Азовского моря. Однако остаётся неясным, сможет ли этот вид достичь такой же плотности популяций и частоты встречаемости, как в прибрежных акваториях западной Атлантики. Это связано с тем, что в Азовском море уже широко распространён конкурирующий с ним чужеродный вид — *Rhithropanopeus harrisii* [Залота, 2017]. Говорить о потенциальных экологических эффектах инвазии *E. depressus* в экосистемы Азовского региона пока преждевременно. Необходимы долгосрочные мониторинговые исследования его поселений, поскольку последствия таких инвазий, как правило, становятся очевидными лишь после завершения процесса натурализации чужеродного вида в пределах инвазионного ареала [Herborg et al., 2005].

Появление ещё одного бентосного вида-полифага в Азовском море, где ранее в массовом количестве из десятиногих ракообразных (Decapoda) был представлен преимущественно *R. harrisii*, представляет собой значимое событие. Это может повлиять как на состояние отдельных биотопов, так и на функционирование экосистемы в целом. Кроме того, *E. depressus* может оказаться одновременно и полезным в рыбной промышленности в качестве источника пищи для ряда бентосных и пелагических промысловых рыб, и потенциально вредоносным, способствуя сокращению численности таких видов двустворчатых моллюсков, как *Mytilus galloprovincialis* и *Mytilaster lineatus*.

Заключение

Обнаруженный в 2022 г. в юго-западной части Азовского моря новый для региона вид грязевого краба был идентифицирован как *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) на основании морфологических признаков и анализа последовательностей ДНК. Наличие особей различного размера, включая самок с икрой, указывает на существование самовоспроизводящейся популяции этого вида в Азовском море. С высокой вероятностью *E. depressus* может быть обнаружен и в других районах северного побережья Керченского полуострова, а также в юго-восточной части Азовского моря, где имеются подходящие для него местообитания. Не исключена возможность дальнейшего распространения *E. depressus* на север по всей акватории Азовского моря. Учитывая изложенное, необходимо осуществлять мониторинг распространения *E. depressus* в прибрежных и в центральных областях Азовского моря с целью оценки его влияния на аборигенные виды и экосистемы региона.

Благодарности

Авторы благодарны сотрудникам ФИЦ ИнБЮМ А.А. Надольному, А.С. Кандаурову и ИО РАН Г.А. Колючкиной за помощь в сборе материала, Л.В. Бондаренко за помощь в первичной обработке материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания: ФИЦ ИнБЮМ РАН № 124022400148-4 «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения»; ИО РАН № FMWE-2024-0021 «Структурно-функциональная организация, биологическая продуктивность и механизмы современной климатической и антропогенной изменчивости морских и океанических экосистем; экосистемы Арктического бассейна и морей России в современных условиях, биоресурсный потенциал океанических и морских экосистем».

Литература

- Велокурова Н.И., Старов Д.К. Гидрометеорологическая характеристика Азовского моря. Л.: Гидрометеоздат, 1947. 116 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 5: Азовское море. СПб.: Гидрометеоздат, 1991. 236 с.
- Залогин Б.С., Косарев А.Н. Моря. М.: Мысль, 1999. 400 с.
- Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10, ФГБУ ИОРАН, Москва, 2017. 24 с.
- Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Чёрном море // Труды Азово-Черноморской экспедиции. 1932. Т. 10. 274 с.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Доклады АН СССР. 1939. Т. 23, № 8. С. 25–26.
- Матишов Г.Г., Матишов Д.Г. Новые принципы представления циркуляции вод Азовского моря // Труды Южного научного центра Российской академии наук Т. 4: Моделирование и анализ гидрологических процессов в Азовском море. Ростов на/Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2009. С. 196–202.
- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1967. № 85. С. 136–177.
- Тимофеев В.А., Бондаренко Л.В. Обнаружение грязевого краба *Dyspanopeus sayi* (S.I. Smith, 1869) (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) в Азовском море // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15, № 4. С. 69–79. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-4-69-79>
- Фашук Д.Я., Петренко О.А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. 2008. № 1. С. 15–22.
- Шаловенков Н.Н. Распределение чужеродных видов зообентоса на шельфе Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14, № 4. С. 157–177.
- Aubert F., Sauriau P.G. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) from the Seudre estuary (Marennes-Oléron, French Atlantic coast) // Annot. les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin. 2015. Vol. 4(1). P. 9–27.
- Benedict J.E., Rathbun M.J. The genus *Panopeus* // Proceedings of the U.S. National Museum of Natural History. 1891. Vol. 14. P. 355–385.
- Brockerhoff A., McLay C. Human-mediated spread of alien crabs // In the wrong place. Alien marine crustaceans: Distribution, biology and impacts / B.S. Galil, P.F. Clark, J. Carlton (eds.). Berlin, N.Y.: Springer. 2011. P. 27–105.
- Calvignac S., Konecny L., Malard F., Douady C.J. Preventing the pollution of mitochondrial datasets with nuclear mitochondrial paralogs (numts) // Mitochondrion. 2011. Vol. 11(2). P. 246–254.

- Clement M., Posada D., Crandall K.A. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // *Molecular Ecology*. 2000. Vol. 9. P. 1657–1659.
- Colgan D.J., McLauchlan A., Wilson G.D.F., Livingston, S.P., Edgecombe G.D., Macaranas J., Cassis G., Gray M.R. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution // *Australian Journal of Zoology*. 1998. Vol. 46(5). P. 419–437. DOI:10.1071/ZO98048
- Compton T.J., Leathwick J.R., Inglis G.J. Thermogeography predicts the potential global range of the invasive European green crab (*Carcinus maenas*) // *Divers Distrib.* 2010. Vol. 16. P. 243–255.
- Cuesta J.A. et al. Role of ships' hull fouling and tropicalization process on European carcinofauna: new records in Galician waters (NW Spain) // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18. P. 619–630.
- Darling J.A., Mahon A.R. From molecules to management: adopting DNA-based methods for monitoring biological invasions in aquatic environments // *Environmental Research*. 2011. Vol. 111(7). P. 978–988. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2011.02.001>
- Dittel A.I., Epifanio C.E. Invasion biology of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*: A brief review // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2009. Vol. 374(2). P. 79–92.
- Dogan I., Dogan N. Statistical Tests for Neutrality: Review // *Turkiye Klinikleri J Biostat*. 2017. Vol. 9(2). P. 167–74.
- Froggia C., Speranza S. First record of *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) in the Mediterranean Sea (Crustacea: Decapoda: Xanthidae) // *Quaderni dell'Istituto Ricerche Pesca Marittima, Ancona*. 1993. Vol. 5 (2). P. 163–166.
- Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // *Genetics*. 1997. Vol. 147. P. 915–925.
- Galil B.S. Truth and consequences: the bioinvasion of the Mediterranean Sea // *Integrative Zoology*. 2012. Vol. 7 (3). P. 299–311.
- Galil B.S., Clark P.F., Carlton J. In the wrong place. Alien marine crustaceans: Distribution, biology and impacts // Berlin, N.Y.: Springer. 2011. P. 705.
- Giribet G., Carranza S., Bagaña J., Riutort M., Ribera C. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade // *Mol. Biol. Evol.* 1996. Vol. 13. P. 76–84.
- Grosholz E.D., Ruiz G.M. Predicting the impact of introduced species: lessons from the multiple invasions of the European green crab // *Biol. Conserv.* 1996. Vol. 78. P. 59–66.
- Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O. New algorithms and to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 // *Systematic Biology*. 2010. Vol. 59(3). P. 307–321.
- Hebert P.D.N., Ratnasingham S., DeWaard J.R. Barcoding animal life: Cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species // *Proc R Soc Lond Ser B*. 2003. Vol. 270. P. 96–99.
- Herborg L.M., Rushton S.P., Clare A.S., Bentley M.G. The invasion of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in the United Kingdom and its comparison to continental Europe // *Biological Invasions*. 2005. Vol. 7. P. 959–968.
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation // *Mol. Biol. Evol.* 2018. Vol. 35. P. 518–522.
- Hoffmann R.J., Boore J.L., Brown W.M. A novel mitochondrial genome organization for the blue mussel, *Mytilus edulis* // *Genetics*. 1992. Vol. 131 (2). P. 397–412.
- Holdich D.M., Pockl M. Invasive crustaceans in European inland waters // *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats*. F. Gherardi (ed.). Dordrecht, the Netherlands: Springer. 2007. P. 49–61.
- Juanico M. Nota: Ampliacion de la distribucion geografica de tres especies de Brachyura (Crustacea Decapoda) para aguas uruguayas // *Iheringia, SØries Zoologica, Porto Alegre*. 1976. Vol. 51. P. 45–46.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T. KF, von Haeseler A., Jermini L.S. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates // *Nature Methods*. 2017. Vol. 14. P. 587–589.
- Katoh K., Standley D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // *Molecular biology and evolution*. 2013. Vol. 30(4). P. 772–780.
- Lefebvre T., Douady C.J., Gouy M., Gibert J. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: proposal of a molecular threshold to help species delimitation // *Molecular phylogenetics and evolution*. 2006. Vol. 40(2). P. 435–447.
- Leite B.R. et al. Towards taxonomic resolution of cryptic diversity in marine bioinvasions // *Biological Invasions*. 2020. Vol. 22. P. 299–320. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02101-7>
- Letunic I., Bork P. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool *Nucleic Acids Research* // 2024. Vol. 52. W1. P. 78–82.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452.
- Liu J., Jiang J., Song S., Tornabene L., Chabbaria R., Naylor G.J., Li C. Multilocus DNA barcoding—species identification with multilocus data // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7(1): 16601. DOI: 10.1038/s41598-017-16920-2
- Martin J.W., Abele L.G., Notes on male pleopod morphology in the brachyuran crab family Panopeidae Ortmann, 1893, sensu Guinot (1978) (Decapoda) // *Crustaceana*. 1986. Vol. 50. P. 182–198.
- McDonald J. Divergent life history patterns in the co-occurring intertidal crabs *Panopeus herbstii* and *Eurypanopeus depressus* (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982. Vol. 8. P. 173–180.
- Micu D., Niță V., Todorova V. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // *Marine Biodiversity Records, Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2010. Vol. 3. P. 1–6.
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M.D., von Haeseler A., Lanfear R. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic

- inference in the genomic era // *Mol. Biol. Evol.* 2020. 1;37(5):1530–1534.
- Mitov P.G. *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) (Brachyura: Panopeidae) – a New Alien Species for the Bulgarian Black Sea Coast // *Acta zool. bulg.* 2019. Vol. 71 (2). P. 253–266.
- Mizzan L., Zanella L. First record of *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) in the Italian waters // *Biol. Mus. Civ. St. nat. Venezia.* 1995. Vol. 46. P. 109–122.
- Molnar J.L., Gamboa R.L., Revenga C., Spalding M.D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity // *Frontiers in Ecology and the Environment.* 2008. Vol. 6(9). P. 458–492.
- Moritz C., Cicero C. DNA Barcoding: Promise and Pitfalls // *PLoS Biol.* 2004. Vol. 2(10): e354.
- Moulton M.J., Song M., Whiting F. Assessing the effects of primer specificity on eliminating numt coamplification in DNA barcoding: a case study from Orthoptera (Arthropoda: Insecta) // *Molecular Ecology Resources.* 2010. Vol. 10. P. 615–627.
- Nizinski M.S. Annotated checklist of decapod crustaceans of Atlantic coastal and continental shelf waters of the United States // *Proceedings biological society of Washington.* 2003. Vol. 116(1). P. 96–157.
- Norén M., Jondelius U. Phylogeny of the Prolecithophora (Platyhelminthes) inferred from 18S rDNA sequences // *Cladistics.* 1999. Vol. 15(2). P. 103–112.
- Oliveira-Rogeri L., França N.F.C., Peres P.A., Mantelatto F.L. Cleaning the mud: Integrative approach clarifies the taxonomy of mud crabs of the genus *Panopeus* H. Milne Edwards, 1834 (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) along the Southwestern Atlantic // *Zoologischer Anzeiger.* 2023. Vol. 307. P. 96–124.
- Petrescu I., Petrescu A.M., Popescu-Mirceni R. First record of *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) (Brachyura, Panopeidae) from the Black Sea // *Crustaceana.* 2016. Vol. 89(2). P. 141–149.
- Powers L.W. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contributions in Marine Science.* 1977. 190 p.
- Rathbun M.J. The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae, and Xanthidae // *Bulletin of the United States National Museum.* 1930. Vol. 152. 609 p.
- Ratnasingham S., Hebert P.D. A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system // *PloS one.* 2013. Vol. 8(7): e66213.
- Ratnasingham S., Wei C., Chan D., Agda J., Agda J., Ballesteros-Mejia L., Ait Boutou H., El Bastami Z.M., Ma E., Manjunath R., Rea D., Ho C., Telfer A., McKeowan J., Rahulan M., Steinke C., Dorsheimer J., Milton M., Hebert P.D. BOLD v4: A Centralized Bioinformatics Platform for DNA-Based Biodiversity Data // *DNA Barcoding: Methods and Protocols.* New York, NY: Springer. 2024. P. 403–441.
- Reuschel S., Schubart C.D. Phylogeny and geographic differentiation of Atlanto-Mediterranean species of the genus *Xantho* (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) based on genetic and morphometric analyses // *Marine Biology.* 2006. Vol. 148. P. 853–866.
- Rey A., Basurko O.C., Rodriguez-Ezpeleta N. Considerations for metabarcoding-based port biological baseline surveys aimed at marine nonindigenous species monitoring and risk assessments // *Ecology and Evolution.* 2020. 10: 2452–2465. <https://doi.org/10.1002/ece3.6071>
- Roche D., Torchin M.E. Established population of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould 1841) (Crustacea: Brachyura Xanthidae) in the Panama Canal // *Aquatic Invasions.* 2007. Vol. 2. P. 155–161.
- Rodrigues M.A., Vieira R.R.R., D’Incao F. Range extension of the mud crab *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) (Decapoda, Panopeidae): a new record for the coastal south of Brazil // *Biota Neotropica.* 2014. Vol. 14. P. 1–3.
- Ryan E.P. Observations on the Life Histories and the Distribution of the Xanthidae (Mud Crabs) of Chesapeake Bay // *The American Midland Naturalist.* 1956. Vol. 56 (1). P. 138–162.
- Sarower M.G., Shahriar S.I.Md., Nakamura H., Rouf M.A., Okada S. Taxonomic confirmation of mud crab species (genus *Scylla*) in Bangladesh by nuclear and mitochondrial DNA markers // *Mitochondrial DNA Part A.* 2016. Vol. 28(6). P. 935–940.
- Sayers E.W., Cavanaugh M., Clark K., Pruitt K.D., Schoch C.L., Sherry S.T., Karsch-Mizrachi I. GenBank // *Nucleic Acids Res.* 2021. 49(D1): D92–D96. DOI:10.1093/nar/gkaa1023
- Schubart C.D., Cuesta J.A., Felder D.L. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: Larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea // *Journal of Crustacean Biology.* 2002. Vol. 22. P. 28–44.
- Schubart C.D. Mitochondrial DNA and decapod phylogenies: the importance of pseudogenes and primer optimization // *Crustacean.* 2009. Vol. 18. P. 47–65.
- Schubart C.D., Guerao G., Abello P. First record and evidence of an established population of the North American mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Heterotremata: Panopeidae) in the western Mediterranean // *Scientia Marina.* 2012. Vol. 76. P. 79–85.
- Schubart C.D., Neigel J.E., Felder D.L. Molecular phylogeny of mud crab (Brachyura: Panopeidae) from the northwestern Atlantic and the role of morphological stasis and convergence // *Marine Biology.* 2000. Vol. 137. P. 11–18.
- Seeley R.H. Intense natural selection caused a rapid morphological transition in a living marine snail // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1986. Vol. 83. P. 6897–6901.
- Smith S.I. Notes on new or little known species of American Cancroids Crustacea // *Proceedings of the Boston Society for Natural History.* 1869. Vol. 12. P. 274–289.
- Spivak E.D., Luppi T.A. Southern range extension of two western Atlantic intertidal mud crabs: *Panopeus meridionalis* and *Eurypanopeus depressus* (Crustacea: Brachyura: Panopeidae) in Argentinian waters // *Proceedings of the Biological Society of Washington.* 2005. Vol. 118(3). P. 551–557.

- Stasolla G., Tricarico E., Vilizzi L. Risk screening of the potential invasiveness of non-native marine crustacean decapods and barnacles in the Mediterranean Sea // *Hydrobiologia*. 2021. Vol. 848(9). P. 1997–2009.
- Steinke D., Prosser S.W.J., Hebert P.D.N. DNA Barcoding of Marine Metazoans // *Marine Genomics*. 2016. Vol. 1452. P. 155–168.
- Sulkin S.D., Van Heukelem W.F., Kelly P. Behavioral basis of depth regulation in hatching and post-larval stages of the mud crab *Eurypanopeus depressus* // *Marine Ecology. Progress Series*. 1983. Vol. 11. P. 157–164.
- Tajima F. Statistical methods to test for nucleotide mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. Vol. 123. P. 585–595.
- Talavera G., Castresana J. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments // *Syst Biol*. 2007. Vol. 56(4). P. 564–577. DOI:10.1080/10635150701472164
- Thoma B.P., Guinot D., Felder D.L. Evolutionary relationships among American mud crabs (crustacean: Decapoda: Brachyura: Xanthoidea) inferred from nuclear and mitochondrial markers, with comments on adult morphology // *Zoology Journal of the Linnean Society*. 2014. Vol. 170. P. 86–109.
- Thoma B.P., Guinot D., Schubart C.D., Felder D.L. Molecular phylogeny of the western Atlantic representatives of the genus *Hexapanopeus* (Decapoda: Brachyura: Panopeidae) // *Crustacean Issues*. 2009. Vol. 18. P. 551–565.
- Tolley S.G., Hurley A., Miner R. Influence of freshwater inflow on reproductive capacity of the mud crab *Eurypanopeus depressus* inhabiting oyster reefs. *Journal of Crustacean Biology*. 2013. Vol. 33. P. 36–41.
- Van Horn J., Tolley S.G. Acute response of the estuarine crab *Eurypanopeus depressus* to salinity and desiccation stress // *Journal of Crustacean Biology*. 2009. Vol. 29. P. 556–561.
- Van Horn J., Tolley S.G. Patterns of distribution along a salinity gradient in the flatback mud crab *Eurypanopeus depressus* // *Gulf Mex. Sci*. 2008. Vol. 1. P. 57–63.
- Viard F., David P., Darling J.A. Marine invasions enter the genomic era: Three lessons from the past, and the way forward // *Current Zoology*. 2016. Vol. 62(6). P. 629–642. <https://doi.org/10.1093/cz/zow053>
- von Cräutlein M., Korpelainen H., Pietiläinen M. et al. DNA barcoding: a tool for improved taxon identification and management of species diversity // *Biodiversity and Conservation*. 2011. Vol. 20(2). P. 373–389.
- Williams A.B. Marine Decapod Crustaceans of the Carolinas // *Fishery Bulletin*. 1965. Vol. 65. P. 1–298.
- Williams A.B. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 1984. 550 pp.

NEW SPECIES OF THE MUD CRAB *EURYPANOPEUS DEPRESSUS* (SMITH, 1869) (BRACHYURA: XANTHOIDEA: PANOPEIDAE) IN THE SEA OF AZOV

©2026 Afanasieva M.S.^{a,*}, Simakova U.V.^{a,**}, Timofeyev V.A.^{b,***}

^a Shirshov Institute of Oceanology of the RAS

^b Federal Research Center “Kovalevsky Institute for Biology of the South Seas of the RAS”

e-mail: *ananeva_marya@mail.ru; **yankazeisig@gmail.com; ***vatimofeev@ibss-ras.ru

The presence of *Eurypanopeus depressus* (Smith, 1869) was recorded for the first time in the Sea of Azov during a taxonomic revision of mud crab specimens (fam. *Panopeidae*) collected between 2022 and 2024. Previously, this species was known only from the Atlantic coasts of America and the western Black Sea. DNA sequences of two nuclear (18S, H3) and two mitochondrial (COI, 16S) gene regions were obtained from the collected individuals, enabling the assessment of genetic diversity and the calculation of genetic distances. The study presents data on the distribution and morphological variability of specimens from the Sea of Azov, along with a detailed description of their preferred habitats. Diagnostic morphological characteristics are provided to facilitate identification of all non-native mud crab species in the Azov–Black Sea region. The presumed pathways of introduction and subsequent dispersal of the species are discussed, as well as its potential ecological role and significance in the Sea of Azov.

Key words: biological invasions, *Eurypanopeus depressus*, Crimea, Sea of Azov, morphology, genetic analysis.