

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Мурманский морской биологический институт

На правах рукописи

Дворецкий Александр Геннадьевич

**СИМБИОНТЫ КАМЧАТСКОГО КРАБА *PARALITHODES*
SAMTSCHATICUS (TILESIUS, 1815) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ:
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ХОЗЯИНОМ**

Специальность 25.00.28 – океанология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск
2007

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте
Кольского научного центра Российской академии наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор

Темир Аланович Бритаев

Научный консультант:

кандидат биологических наук

Сергей Александрович Кузьмин

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Н. Г. Журавлева

кандидат биологических наук М. В. Переладов

Ведущая организация:

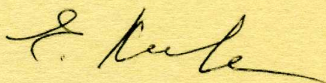
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), г. Москва

Защита состоится “30” октября 2007 г. в 11 час. 00 мин. на заседании
диссертационного совета Д 002.140.01 при Мурманском морском биологическом
институте Кольского научного центра Российской академии наук по адресу: 183010,
г. Мурманск, ул. Владимирская, 17

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ММБИ КНЦ РАН

Автореферат разослан “13” сентября 2007 г.

ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат географических наук



Е.Э. Кириллова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. К настоящему времени камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море успешно акклиматизировался и создал независимую самовоспроизводящуюся популяцию (Кузьмин, 2000). Достаточно подробно исследованы особенности его распределения, основные аспекты роста, питания, размножения, миграций (Кузьмин, Гудимова, 2002; Бойцов, 2003; Ржавский, Переладов, 2003; Павлова, Ржавский, 2006 и др.). Был изучен видовой состав паразитов камчатского краба в Баренцевом море, а также некоторые особенности биологии обитающих на нем рыбьих пиявок *Johannsonia arctica* (Бакай, Кузьмин, 1997; Бакай, 2003; Утевский и др., 2005). В тоже время, не исследованы состав всего комплекса видов, ассоциированных с крабом в Баренцевом море, популяционная экология большинства его симбионтов. Не проведен комплексный анализ взаимоотношений разных организмов в данной симбиотической ассоциации.

Вместе с тем эти вопросы являются достаточно актуальными. Изучение биологии симбионтов позволяет выявить характер их воздействия на хозяина. Провести точную грань, где кончаются нейтральные или положительные для хозяина эффекты со стороны симбионта и где начинаются явно негативные воздействия, сложно (Шульман, Добровольский, 1977). В зависимости от условий окружающей среды взаимодействия между видами, входящими в симбиотические сообщества могут варьировать в широких пределах: от мутуализма и комменсализма до паразитизма (Gomulkiewicz et al., 2003). Оказывая положительное или отрицательное воздействие на хозяина, симбионты могут влиять на динамику его популяции (Lopez et al., 2001). Кроме того, некоторые факультативные симбионты достигают на хозяине высокой численности, и являются удобными модельными объектами, для исследования популяционной экологии, тогда как, в свободноживущем состоянии встречаются редко и труднодоступны для изучения. К таковым можно отнести часто встречающихся на камчатских крабах в Баренцевом море амфипод *Ischyrocerus commensalis*, сведения по биологии которых, в литературе практически отсутствуют.

Следует подчеркнуть, что камчатский краб является чужеродным для Баренцева моря видом, поэтому исследование его симбиотических ассоциаций является актуальным для более детальной оценки комплекса воздействий *P. camtschaticus* на экосистему Баренцева моря.

Цель и задачи исследований. Целью данной работы явилось исследование сообщества симбионтов и обрастателей камчатского краба в Баренцевом море.

Для выполнения поставленной цели решали следующие задачи:

- определение видового состава симбионтов и обрастателей камчатского краба;
- определение показателей экстенсивности и интенсивности заселения камчатского краба симбионтами и обрастателями;
- изучение особенностей биологии массовых видов симбионтов;
- исследование особенностей взаимоотношений симбионтов и обрастателей с хозяином и друг с другом;
- оценка факторов, влияющих на экстенсивность и интенсивность заселения камчатских крабов симбионтами и обрастателями.

Защищаемые положения.

1. Выявлено наличие внутривидовой конкуренции в популяциях симбиотических амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes*. Отрицательные межвидовые

взаимоотношения отмечены между *Balanus crenatus* и *I. commensalis*.

2. Взаимоотношения большинства видов симбионтов с камчатским крабом представляют собой комменсализм. Для амфипод *I. commensalis* комменсальные отношения с хозяином могут иметь тенденцию как к паразитизму, так и к мутуализму.

3. Индексы заселенности краба симбионтами и обрастателями зависят от как абиотических (характер грунтов и гидродинамической активности на акватории, сезон, глубина), так и от биотических факторов (размер и возраст экзоскелета хозяина, межвидовая конкуренция).

Научная новизна. Выявлен комплекс видов, ассоциированных с камчатским крабом в Баренцевом море. Впервые представлены индексы заселенности для массовых видов симбионтов и обрастателей в разных районах Баренцева моря. Впервые исследованы биология и основные черты жизненного цикла амфиподы *Ischyrocerus commensalis* – наиболее массового симбионта краба в прибрежье Баренцева моря. Выявлено, что взаимоотношения симбионтов с камчатским крабом носят характер комменсализма. Установлено наличие внутривидовой конкуренции в популяциях амфипод *I. commensalis* и *I. anguipes*, а также отрицательные межвидовые взаимодействия между усоногими раками *Balanus crenatus* и амфиподами *I. commensalis*. Впервые проведен анализ основных факторов, влияющих на экстенсивность и интенсивность заселения камчатских крабов симбионтами и обрастателями. Показано, что показатели заселенности крабов определяются влиянием грунтов и характером гидродинамики вод, сезоном сбора проб, глубиной, а также размером и возрастом экзоскелета хозяина.

Практическая и теоретическая значимость работы. Полученные данные позволяют расширить имеющиеся представления о распространении и биологии массовых симбионтов камчатского краба. Оценка влияния симбионтов на хозяина имеет практическое значение при планировании мероприятий и разработке санитарно-гигиенических норм для аквакультуры краба. Выявленные межвидовые взаимодействия позволяют рассматривать биологические системы «крабы-симбионты» как биоценотические системы низшего порядка. Данные по видовому составу, индексам заселенности камчатского краба симбионтами позволяют более корректно оценить механизм и масштабы влияния интродукции камчатского краба в Баренцево море. Данная работа может послужить основой для сравнительного анализа сообщества симбионтов камчатского краба Баренцева моря с таковыми в естественных местах обитания *P. camtschaticus*.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 151 странице машинописного текста и состоит из введения, четырех глав, выводов и списка литературы, включающего 221 наименование, из них 98 на русском языке. Работа иллюстрирована 47 рисунками и 32 таблицами.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ, одна работа находится в печати.

Апробация работы. Отдельные положения диссертации были представлены и обсуждены на межлабораторных коллоквиумах Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, конференциях молодых ученых ММБИ (Мурманск, 2005, 2006, 2007), международной научно-практической конференции «Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера» (Мурманск, 2005), третьей международной научной конференции «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и

антропогенных экосистемах» (Днепропетровск, Украина, 2005), шестом международном конгрессе по ракообразным ИСС6 (Глазго, Шотландия, 2005), международном семинаре-выставке «Современное состояние и перспективы развития аквакультуры в Северо-Западном регионе России и странах-участниц Баренц-региона» (Мурманск, 2005), международной научной конференции «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (Москва, 2006), девятом съезде ГБО РАН (Тольятти, 2006), международной научной конференции «Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами» (Мурманск, 2006), седьмой всероссийской конференции по промысловым беспозвоночным памяти Б.Г. Иванова (Мурманск, 2006).

Благодарности. Я искренне признателен научным руководителям к.б.н. С.А. Кузьмину и д.б.н. Т.А. Бритаеву за помощь в организации исследований и ценные методические замечания при выполнении работы и подготовке рукописи диссертации. Также выражаю благодарность коллегам за помощь в видовой идентификации материала: сотрудникам лаборатории зообентоса ММБИ, к.б.н. О.С. Любиной, Е.А. Фроловой, Н.Н. Пантелеевой, а также к.б.н. С.Ю. Утевскому (Харьковский национальный ун-т, Украина) и Е.Н. Никулиной (Ун-т г. Киля, Германия). Отдельную благодарность выражаю О.В. Савинкину, Т.И. Антохиной (ИПЭЭ РАН, Москва) и Ю.А. Зуеву (РГГМУ, Санкт-Петербург) за помощь в сборе материала.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ.

Глава 1. Литературный обзор

Данная глава состоит из двух разделов: в первом представлены краткие сведения по биологии камчатского краба в Баренцевом море, во втором – приводится обзор литературы, посвященной описанию ассоциаций различных видов десятиногих ракообразных с беспозвоночными организмами. Анализ литературы показал, что ассоциации камчатского краба с симбионтами и обрастателями в Баренцевом море исследованы недостаточно. При этом особенности биологии массового симбионта камчатского краба – амфиподы *I. commensalis* практически не изучены. Отмечено практически полное отсутствие данных о влиянии различных факторов на заселенность камчатских крабов симбионтами и обрастателями.

Глава 2. Материалы и методы

Материал был отобран в ходе береговых экспедиций в губах Дальнезеленецкой голь – август 2004–2006 гг.), Долгой (август 2005–2006 гг.) и Сайда (сентябрь 2004 г., май–июнь 2005 г.). С использованием водолазного метода (гл. 5–40 м) животных отлавливали в губах Дальнезеленецкой и Долгая. При помощи ловушек: в г. Сайда (гл. около 35 м и 70 м), г. Долгая (90 м), и в открытом море в районе губы Дальнезеленецкая (120–180 м). Непосредственно после отлова производили морфометрическую обработку крабов по стандартным методикам (Родин и др., 1979). В 2004 году в губе Дальнезеленецкой и в 2004–2005 гг. в губе Сайда пробы симбионтов и обрастателей отбирали тотально. В 2005–2006 гг. отбор проб в губах Дальнезеленецкой и Долгой осуществляли с отдельного условно выделенного участка тела краба: ротового аппарата, карапакса, конечностей, абдомена и жабр.

Всего за период работ было осмотрено 1489 крабов различных размерных групп и отобрано 592 пробы симбионтов и обрастателей.

Материал фиксировали в 4-% растворе формальдегида. Анализ всех симбионтов

включал видовую идентификацию, определение размеров при помощи бинокулярного микроскопа МБС-10 и массы тела (на торсионных весах).

Индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) амфипод определяли прямым подсчетом количества яиц в марсупиальной сумке. Индивидуальную относительную плодовитость (ИОП) определяли как отношение количества икры к общей массе рачка. Учитывались только самки с ненарушенными кладками. Представления о репродуктивной биологии амфипод основаны на данных, полученных на всей обследованной акватории во все сезоны. Для определения особенностей локализации производили подсчет количества особей на каждом участке тела и относили его к общему количеству данных организмов на крабе. Поскольку площади разных участков тела хозяина существенно различаются, мы ранжировали их в порядке уменьшения площади следующим образом: карапакс, конечности, абдомен, жабры, ротовой аппарат.

Распределение амфипод в жабрах хозяев изучали на основе отношения количества рачков в каждом из блоков жабр, соответствующих сегменту тела, к массе данного блока.

Для анализа внутри- и межвидовых взаимодействий определяли отношение количества симбионтов и обрастателей на определенном участке тела хозяина к общему количеству особей одного вида, собранных с данного краба, также сравнивали соотношения особей разного размера на хозяине.

При анализе влияния определенного фактора на характеристики заселенности крабов использовали выборки данных, которые позволили бы исключить влияние других факторов.

Статистическая обработка материала проводилась по стандартным методикам (Лакин, 1990) с использованием компьютерной программы MS EXCEL. Сравнение средних значений проводили при помощи t-критерия Стьюдента.

Под экстенсивностью заселения понимали отношение количества хозяев, заселенных симбионтами, к количеству исследованных хозяев. Интенсивность заселения – количество особей данного вида на каждом заселенном хозяине; средняя интенсивность заселения – отношение общего количества симбионтов в пробе к количеству заселенных хозяев (Бритаев, 1999).

Глава 3. Результаты исследований

За период исследований на камчатских крабах был обнаружен 41 вид организмов (табл. 1). Из них четыре вида: *Harmothoe imbricata*, *H. impar impar*, *Platibdella olriki*, *Ischyrocerus anguipes* отмечены в качестве симбионтов впервые. Все найденные виды являются обитателями Баренцева моря.

3.1.1. Биология амфипод *Ischyrocerus commensalis*

Наименьшая ширина карапакса (ШК) краба, заселенного данным видом составила 36 мм, наибольшая – 200 мм. Экстенсивность заселения крабов варьировала от 9.9 до 30.0 %, интенсивность от 1 до 492 экз.

Структура популяции. В популяции *I. commensalis* доминировали самки. Соотношение самцы/самки варьировало от 0.71 до 0.88. Это соотношение в целом сходно во всех исследованных районах и не зависит от сезона сбора материала. Во всех исследованных районах соотношение полов не зависит от длины тела бокоплавов: самки превосходят самцов по численности практически во всех размерных группах, а наибольшая разница отмечена для классов 3-5, 8-10 и 11-12.5 мм. Количество молодежи

Таблица 1.

Таксономический список организмов и экстенсивность заселения камчатских крабов в исследованных районах Баренцева моря

Таксон / Вид	Экстенсивность заселения, %		
	Губа Дальнезеленцкая	Губа Долгая	Губа Сайда
Hydrozoa	4.81	3.97	1.11
<i>Coryne hincksii</i> Bonnevie, 1898	0.29	-	-
<i>Gonathyrea loveni</i> (Allman, 1859)	0.29	-	-
<i>Halecium beanii</i> (Johnston, 1838)	0.44	-	-
<i>Halecium labrosum</i> Alder, 1859	0.15	-	-
<i>Halecium marsupiale</i> Bergh, 1887	0.15	-	-
<i>Obelia geniculata</i> (L., 1758)	3.85	2.98	0.28
<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)	4.21	1.99	0.78
Nemertini	0.58	-	-
<i>Nemertini</i> g. sp.	0.58	-	-
Polychaeta	4.23	2.98	0.61
<i>Bushiella (Jugaria) similis</i> (Bush, 1905)	0.15	-	-
<i>Chone</i> sp.	0.15	-	-
<i>Circeis armoricana</i> Saint-Joseph, 1894	1.17	0.28	1.66
<i>Eumida sanguinea</i> (Oersted, 1843)	0.44	-	-
<i>Harmothoe imbricata</i> (L., 1767)	2.04	1.32	0.33
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)	0.15	-	-
<i>Lepidonotus squamatus</i> (L., 1767)	0.29	-	-
Syllidae g. sp.	0.29	0.33	-
<i>Typosyllis armillaris</i> (O.F. Müller, 1776)	0.15	-	-
<i>Thelepus cincinnatus</i> (Fabricius, 1780)	0.15	-	-
Hirudinea	3.94	-	0.22
<i>Crangonobdella fabricii</i> (Malm, 1863)	0.44	-	-
<i>Johanssonia arctica</i> (Johansson, 1898)	3.35	-	0.22
<i>Platibdella olriki</i> (Malm, 1863)	0.15	-	-
Bivalvia	4.08	13.91	0.78
<i>Heteranomia scuamula</i> (Linne, 1767)	0.58	0.33	-
<i>Hiatella arctica</i> (Linne, 1767)	0.29	-	-
<i>Musculus discors</i> (Linne, 1767)	0.15	-	-
<i>Mytilus edulis</i> Linne, 1758	3.21	13.91	0.78
Gastropoda	0.44	-	-
<i>Margarites</i> sp.	0.15	-	-
<i>Mohrensternia</i> sp.	0.29	-	-
Amphipoda	46.50	30.79	9.98
<i>Ischyrocerus commensalis</i> Chevreux, 1900	30.03	29.47	9.98
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Krøyer, 1838	15.60	1.32	-
<i>Gamarellus homari</i> (Fabricius, 1779)	0.87	-	-
Cirripedia	2.48	42.39	14.77
<i>Balanus crenatus</i> Brugiere, 1789	2.48	42.38	14.77
<i>Balanus balanus</i> (Linne, 1758)	0.15	-	-
<i>Semibalanus balanoides</i> (L., 1766)	-	-	0.06
Bryozoa	1.46	0.99	0.17
<i>Doryporella spathulifera</i> (Smitt, 1868)	0.15	-	-
<i>Crisia denticulata</i> (Smitt, 1865)	0.58	-	-
<i>Callopora lineata</i> (L., 1767)	1.17	0.66	0.06
<i>Lichenopora hispida</i> (Fleming, 1828)	0.73	0.33	0.06
<i>Lichenopora verrucaria</i> (Fabricius, 1780)	0.15	-	-
<i>Tricellaria gracilis</i> (Van Beneden, 1848)	0.29	-	-
<i>Scrupocellaria arctica</i> (Smitt, 1868)	0.58	0.33	0.11
Echinodermata	0.15	-	-
<i>Ophiura robusta</i> (Aures, 1851)	0.15	-	-

в пробах существенно различается по сезонам. В районе губы Дальнезеленечкой в июле доля молодежи в пробах составила 20.2 %, в то время как в августе в том же районе данный показатель повысился до 75.5 %. Подобная картина наблюдалась и в губе Сайда.

Максимальная длина тела рачков составила 12.5 мм. Это существенно больше, чем указывают другие исследователи. Средняя длина тела самок составила 7.1 ± 0.24 мм, что превышает аналогичный показатель самцов (6.8 ± 0.13 мм). Масса тела также больше у самок (7.7 ± 0.31 мг) по сравнению с самцами (6.8 ± 0.41 мг). В то же время рачки наибольшей длины (12.5 мм) были представлены в основном самцами. Зависимость массы W (мг) от длины тела L (мм) аппроксимируется степенными уравнениями и имеет вид:

$$W = 0.0141L^{3.0771} (R^2 = 0.8799) \text{ для самцов,}$$

$$W = 0.0143L^{3.0833} (R^2 = 0.887) \text{ для самок.}$$

Анализ динамики размерного состава показал, что наиболее крупные бокоплавцы с длиной тела более 11 мм преобладали в июле, в течение августа их количество снижалось, к концу месяца такие бокоплавцы исчезали. В сентябре в популяции *I. commensalis* вновь отмечали крупных рачков. Первые бокоплавцы, поселяющиеся на хозяевах (небольших или недавно линявших крабах) являются преимущественно половозрелыми особями. Их доля составляла 78-80 % от общей численности бокоплавцов на этих крабах.

Репродуктивная биология. В течение исследованного сезона изменяется репродуктивное состояние самок. В конце мая – начале июня самки находятся на 0-2 стадиях зрелости, в конце июля – августе и в сентябре в популяции отмечены самки 3-4 стадий зрелости. По мере роста рачков изменяется состояние половозрелости самок. В июле-августе в губе Дальнезеленечкой среди самок с длиной тела менее 4.8 мм отмечены только особи стадии зрелости 0. Самки с длиной тела 4.8-7.2 мм находились преимущественно на первой стадии зрелости, а самки с длиной тела 7.3-10.4 – на второй. Среди особей с длиной тела более 10.5 мм преобладали самки 3 и 4 стадий зрелости.

Логистическое уравнение, описывающее долю половозрелых самок *I. commensalis* ($y, \%$) в зависимости от длины тела ($x, \text{мм}$) следующее:

$$y = 100/[1 + \exp(23.247 - 3.470x)] (R^2 = 0.7904).$$

Размер 50 % морфометрической половозрелости (SFM50) для самок *I. commensalis* составляет 6.70 мм.

Анализ особенностей созревания икры показал, что в губе Дальнезеленечкой в июле примерно три четверти самок несли в марсупиальных сумках яйца первой стадии зрелости. В течение августа происходит увеличение доли самок, несущих икру более поздних стадий зрелости и уменьшается число особей с икрой первой стадии. Доля самок с икрой второй-третьей стадии зрелости к концу августа составляет около 70 %.

В среднем ИАП составила 30.8 ± 0.5 (16-73) экз. Показатели ИАП у самок в исследованных районах практически не отличаются, что подтвердил и статистический анализ. ИОП самок *I. commensalis* варьировала от 0.8 до 10.2 икр./мг, составляя в среднем 2.6 ± 0.06 икр./мг. У более крупных самок ИАП выше, чем у мелких особей. При этом ИОП ниже у самок *I. commensalis* с большей длиной тела. Диаметр икринок у самок *I. commensalis* варьировал в пределах 0.3-0.6 мм, составив в среднем 0.46 ± 0.01 мм. Данный показатель закономерно увеличивается при созревании икринок.

Локализация. В губе Дальнезеленецкой распределение *I. commensalis* на теле камчатского краба было следующим: на карапаксе – 6.3 %, на конечностях – 30.3 %, на абдомене – 4.3 %, в жабрах – 29.8 %, на ротовом аппарате крабов – 29.2 %. В губе Долгой: на карапаксе – 2.3 %, конечностях – 7.3 %, абдомене – 2.7 %, в жабрах – 68.6 % и на ротовом аппарате – 19.1 %. Таким образом, максимальная концентрация симбионтов отмечена не на самом большом по площади участке поверхности – карапаксе, а на конечностях, жабрах и ротовом аппарате.

Особи разных возрастных и, соответственно, размерных групп преобладали на разных участках тела хозяина: на абдомене, конечностях и ротовом аппарате преобладают бокоплавы с длиной тела 5-7 мм, в жабрах – 3-5 мм, на карапаксе – 1-3 мм.

Отдельно рассмотрим случай локализации амфипод в жабрах краба, где бокоплавы строят своеобразные домики из частиц ила или песка. Количество бокоплавов, обнаруженных в жабрах, составило 1-220 экз. на одного краба. По мере роста краба происходит увеличение заселенности его жабр амфиподами, также возрастает и количество пустых домиков в органах дыхания. Амфиподы заселяют жабры неравномерно: наибольшее удельное количество рачков наблюдается в первом блоке жабр, который находится в непосредственной близости от ротового аппарата. Крупные особи в основном заселяют блоки с относительно более крупными жаберными лепестками. По мере удаления от ротового аппарата плотность поселения бокоплавов *I. commensalis* в жабрах хозяина снижается от 2.36 экз./г. жабр в первом блоке до 0.23 экз./г. жабр – в пятом.

3.1.2. Биология амфипод *Ischyrocerus anguipes*

Наименьшая ШК хозяина, заселенного данным видом составила 40 мм, наибольшая – 200 мм. Экстенсивность заселения составила 1.3-15.6 %, интенсивность – 1-32 экз.

Структура популяции. В течение трех лет в популяции амфипод *I. anguipes* отношение самцы/самки варьировало, однако всегда самки преобладали. Наиболее выраженная разница в численности самцов и самок отмечена в 2004 году – 0.43, наименее выраженная – в 2006 г. – 0.64. В целом количество самок (235 экз.) примерно в два раза превосходит численность самцов (122 экз.). У мелких особей (2.5-3.5 мм) соотношение самцов и самок приближает к 1, особи длиной больше 6 мм почти исключительно самки. Первые бокоплавы, поселяющиеся на хозяевах, являются преимущественно половозрелыми особями. Их относительная численность составила 75-78 %.

Средняя длина и масса тела самок (4.2 ± 0.08 мм, 1.5 ± 0.11 мг) превышала аналогичные показатели самцов (3.8 ± 0.08 мм, 1.1 ± 0.07 мг). Зависимость массы от длины тела особей имеет вид:

$$W = 0.0618L^{2.0386} (R^2 = 0.5366) \text{ для самцов,}$$

$$W = 0.0385L^{2.4202} (R^2 = 0.6752) \text{ для самок.}$$

Особенности размножения. Распределение самок различных стадий зрелости в зависимости от размеров у амфипод *I. anguipes* сходно с таковым для предыдущего вида.

Логистическое уравнение, описывающее долю половозрелых самок *I. anguipes* (у, %) в зависимости от длины тела (х, мм) имеет вид:

$$y = 100/[1 + \exp(10.604 - 3.181x)] (R^2 = 0.8389)$$

SFM50 для самок *I. anguipes* летнего поколения составила 3.33 мм. ИАП самок

I. anguipes равнялась 11.9 ± 0.6 (7-46) икр. ИОП – 10.0 ± 0.71 (0.7 до 24.0) икр/мг. По мере роста самок наблюдали увеличение ИАП и снижение ИОП. Диаметр икринок у самок *I. anguipes* составил 0.32 ± 0.01 (0.2-0.5) мм.

Локализация. В губе Дальнезеленецкой большая часть бокоплавов *I. anguipes* обнаружена на карапаксе – 56.9 % и конечностях – 37.1 %, на абдомене и ротовом аппарате – по 2.6 %, жабрах – 0.9 %. Такое распределение практически соответствует порядку ранжирования площадей этих участков. На карапаксе встречаются, в основном, самые мелкие амфиподы *I. anguipes* с длиной тела менее 2 мм, в то время как на конечностях превалируют особи с длиной тела более 3 мм.

3.1.3. Биология усонюгих раков *Balanus crenatus*

Наименьшая ШК краба, заселенного данным видом составила 48 мм, наибольшая – 200 мм. Экстенсивность заселения варьировала от 2.5 до 42.4 %, интенсивность – от 1 до 129 экз.

В начале лета на крабах во всех районах преобладают баянусы средних размеров (диаметр основания домика 9.3 ± 0.4 мм). В августе на крабах чаще встречаются небольшие особи (3.7 ± 0.3 мм), недавно осевшие на поверхность тела хозяина. При этом часто встречались крабы, на карапаксе которых наблюдали небольшое количество баянусов более крупных размеров с возрастом менее одного года.

Зависимость массы (W) от диаметра основания домика (D) баянусов имеет вид:
$$W = 1.3278D^{1.8142} (R^2 = 0.857).$$

Большая часть баянусов приурочена к поверхности карапакса хозяина, где обнаружено 75.6 % всех рачков, на конечностях и абдомене – по 12.1 %, на ротовом аппарате – 0.2 %.

3.1.4. Биология мидий *Mytilus edulis*

Наименьшая ШК краба, заселенного данным видом составил 47 мм, наибольшая – 190 мм. Экстенсивность заселения крабов составила 0.8-13.9 %, интенсивность – 1-8 экз.

Среди мидий преобладали мелкие неполовозрелые особи. Доля относительно крупных мидий с длиной раковины более 13 мм в каждой из губ составила не более 3 % от общего количества *M. edulis*, обнаруженных на крабах.

Зависимость массы (W, мг) от длины раковины (L, мм) у мидий имеет степенной вид и описывается следующим уравнением:

$$W = 0.4349 \cdot L^{2.32} (R^2 = 0.8758).$$

Большая часть *M. edulis* (52.3 %) локализована на абдомене камчатских крабов, на остальных участках тела они распределены довольно равномерно: на конечностях 18.7 %, на карапаксе – 9.3 %, в жабрах – 6.5 %.

3.1.5. Замечания по биологии других видов

Гидроиды. Минимальная ШК краба, заселенного гидроидами составила 36 мм, максимальная – 200 мм. Наиболее часто в пробах отмечали виды *Obelia longissima* и *O. geniculata*. Следует отметить находки на крабах редкого вида *Coryne hincksii*. Как и другие обрастатели, гидроиды чаще наблюдаются на крупных крабах, где они могут достигать биомассы до 120 мг.

Гидроиды прикрепляются к конечностям (54.1 %) и поверхности карапакса хозяина (37.5%), реже – к абдомену и ротовому аппарату (по 4.2 %).

Полхеты. Многощетинковые черви представлены на крабах как сидячими видами, среди которых доминирует спирорбис *Circeis armoricana*, так и

подвижными, среди которых наиболее часто встречается *Harmothoe imbricata*. Оба вида отмечены на крабах во всех районах исследования. Для полихет характерно поселение на крупных крабах, хотя наименьшая ШК краба, заселенного спирорбисами, составила 40 мм. Показательно, что подвижные полихеты впервые встречаются на крабе с ШК 82 мм. Экстенсивность и интенсивность заселения варьирует в следующих пределах: *H. imbricata* – 0.3-2.0% и 2.3 ± 0.6 (1-7) экз., *C. armoricana* – 0.3-1.7% и 13.8 ± 8.8 (1-57) экз.

C. armoricana отмечен на карапаксе (72.3%), абдомене (22.9%) и конечностях (4.8%). *Harmothoe imbricata* – на абдомене (81.5%) и карапаксе (18.5%).

Рыбьи пиявки. Наиболее часто на крабах наблюдали пиявок *Johannsonia arctica*. Пиявки преобладали на больших глубинах (120-180 м) в мористой части района губы Дальнезеленецкой. Наименьшая ШК краба, заселенного пиявками составила – 75 мм, наибольшая – 170 мм. Экстенсивность / интенсивность заселения пиявками составила: *J. arctica* – 3.35% / 1-11 экз, *Crangonobdella fabricii* – 0.44% / 1 экз. и *latibdella olriki* – 0.15% / 1 экз. Обычно пиявки прикрепляются к нижней части конечностей хозяина (73.1%), реже они поселяются на карапаксе (15.4%) и абдомене (11.5%).

3.2. Анализ внутривидовых и межвидовых взаимоотношений симбионтов и обрастателей

Внутривидовые взаимоотношения оценивали для массовых видов симбионтов – амфипод *I. commensalis* и *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкой на основе анализа распределения взрослых и половозрелых особей на хозяине.

В губе Дальнезеленецкой половозрелые и ювенильные особи *I. commensalis* преобладают на разных участках тела камчатского краба: взрослые амфиподы с длиной тела более 5 мм преобладают на ротовом аппарате (44.9% от общей численности взрослых особей). Здесь же встречается небольшое количество самых мелких ювенильных особей. Молодь концентрируется в жабрах (35.3% от общей численности молоди), в то время как взрослые особи встречаются здесь в небольшом количестве. На конечностях процент взрослых и ювенильных особей примерно одинаков, на абдомене преобладают взрослые амфиподы, а молодь – на карапаксе. Достоверность различий интенсивности заселения ротового аппарата, жабр и абдомена краба подтверждается статистически ($t=3.13, 3.71$ и 2.55 соответственно, $p<0.05$). Таким образом, у этого вида, самая привлекательная часть поверхности – ротовой аппарат, заселяется преимущественно крупными взрослыми особями. А молодь, по мере подрастания, оттесняется на другие участки поверхности.

В популяции амфипод *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкой также наблюдали определенные различия в локализации молоди и взрослых особей. Большая часть взрослых особей поселяется на конечностях хозяина (47.3%), и карапаксе (44.3%). Ювенильные особи – на карапаксе (73.8%) и конечностях (23.5%). Различия между количественными характеристиками заселения взрослыми и ювенильными особями конечностей и карапакса являются достоверными ($t=2.98, p<0.05$ и $4.79, p<0.01$ соответственно). Таким образом, здесь взрослые особи концентрируются на более защищенной части поверхности краба – в сочленениях конечностей, тогда, как молодь оттесняется на карапакс.

Наблюдаемые результаты, на наш взгляд, являются следствием внутривидовой конкуренции амфипод за наиболее привлекательные для поселения участки тела

хозяина. В тоже время, *I. commensalis* конкурируют в большей степени за пищевые ресурсы, *I. anguipes* – за более удобное место для закрепления на хозяине.

Межвидовые взаимоотношения симбионтов и обрастателей оценивали на основе анализа совместной встречаемости на камчатском крабе и особенностей распределения животных одного вида на хозяине.

Анализ совместной встречаемости амфипод *I. commensalis* и *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкой (47 крабов) показал, что различия между соотношениями особей разных видов на каждом участке тела краба недостоверны, т.е. на одном и том же участке тела находится примерно равное количество особей от общей численности каждого вида амфипод. Это на наш взгляд свидетельствует об отсутствии межвидовой конкуренции между этими видами.

В тоже время, аналогичный анализ, проведенный в губе Долгой для баянусов *B. crenatus* и амфипод *I. commensalis*, показал, что совместные поселения амфипод и баянусов встречается редко. Такие случаи отмечены для абдомена (15 % случаев), карапакса (13 %), конечностей (40 %), ротового аппарата (6 %). Как правило, если участок заселен одним видом, представители другого вида на нем не встречаются. В случае совместного обитания при высокой средней интенсивности и экстенсивности заселения участка тела хозяина одним видом, аналогичные показатели для другого невелики (табл. 2).

Таблица 2.

Средняя интенсивность и экстенсивность заселения разных участков тела камчатского краба баянусами *B. crenatus* и амфиподами *I. commensalis* в губе Долгой

Участок тела хозяина	Средняя интенсивность заселения участка тела, экз.		Экстенсивность заселения участка тела, %	
	<i>B. crenatus</i>	<i>I. commensalis</i>	<i>B. crenatus</i>	<i>I. commensalis</i>
Абдомен	3.9	0.4	15.7	9.11
Жабры	0.0	13.3	0.0	47.05
Карапакс	24.1	0.5	63.7	6.65
Конечности	3.7	1.5	20.1	14.21
Рот. аппарат	0.1	3.7	0.3	22.98
Абдомен	3.9	0.4	15.7	9.11

Различия в распределении баянусов и амфипод на хозяине в губе Долгой, скорее всего, являются следствием конкуренций за пространство для поселения.

Влияние на хозяина. Характер влияния симбионта или обрастателя на хозяина оценивали по наличию повреждений тканей, а также путем оценки биомассы особей на крабе и сравнении его с общим весом краба.

I. commensalis и *I. anguipes*. В случае локализации на экзоскелете – карапаксе, конечностях и абдомене, влияния на покровы тела данные организмы не оказывают. Об этом свидетельствует отсутствие повреждений экзоскелета в местах скоплений амфипод. Наибольшая биомасса амфипод, которые заселяли камчатского краба, была 516 мг, в среднем биомасса бокоплавов на поверхности экзоскелета краба составила 83.4 ± 3.8 мг. Они вносят наибольший вклад в общую биомассу симбионтов камчатского краба в губе Дальнезеленецкой.

Видимых патологических изменений в жабрах, которые бы свидетельствовали о потреблении амфиподами *I. commensalis* тканей хозяина, не обнаружено. В среднем

интенсивность заселения жабр составляла 18.5 ± 4.3 экз. Однако следует отметить, что у крупных крабов количество амфипод в жабрах может достигать 220 экз., общей биомассой 377 мг. За весь период исследований мы наблюдали 11 случаев нахождения амфипод *I. commensalis* на кладках икры самок камчатских крабов. Каких-либо повреждений икры при этом не наблюдали. В тоже время, высокие концентрации бокоплавов отмечены на травмированных конечностях и в местах повреждений покровов хозяина.

B. crenatus. Усоногие раки обычно заселяют поверхность экзоскелета хозяина – карапакс и конечности, в меньшей степени – abdomen, не нанося повреждений хозяину. Биомасса баянусов варьировала в пределах 4–3044 мг, в среднем составив 757.2 ± 119.7 мг. Общая масса баянусов на теле камчатского краба в среднем составляет всего 0.08 % от массы хозяина. В итоге говорить о негативном влиянии – утрате экзоскелета хозяина не приходится.

Мидии, гидроиды, мианки, полихеты, тиявки. Видимых изменений в структуре экзоскелета в местах поселения данных животных не наблюдали. В целом их вклад в общую биомассу обрастателей на крабе невелик, и они не оказывают вреда хозяину.

3.3. Оценка факторов, определяющих экстенсивность и интенсивность заселения камчатских крабов симбионтами и обрастателями

Методика отбора материала позволяет проанализировать такие абиотические факторы как характер грунтов и гидродинамической активности, сезонности и глубины, а также проследить возможные отличия в заселенности крабов разного пола, размера, стадии линьки.

3.3.1. Характер грунтов и гидродинамической активности. Для каждой из исследованных губ можно выделить основные черты, которые определяют характеристики заселенности крабов симбионтами и обрастателями. Исходя из того, что камчатский краб является подвижным хищником, характер грунтов в месте непосредственного сбора животных в пределах одной и той же акватории не скажется на заселенности хозяина. В то же время, если рассматривать такие условия как соотношение твердых и мягких грунтов, характер гидродинамического режима в пределах одной губы, то данные факторы в комплексе могут оказать определенное влияние на заселенность камчатских крабов симбионтами и обрастателями.

Как показали наши исследования, видовой состав симбионтов и обрастателей в изученных районах характеризуется большой степенью сходства, однако доминирующие виды различаются. В губе Дальнезеленецкой преобладают *I. commensalis* (экстенсивность заселения 30.0 %) и *I. anguipes* (15.6 %), в губе Долгой – *B. crenatus* (42.4 %) и *I. commensalis* (29.5 %), в губе Сайда – *B. crenatus* (14.8 %) и *I. commensalis* (10.0 %).

Если проследить, как соотносится такое распределение сожителей краба с характером грунтов и гидродинамической активностью, то можно увидеть, что в пределах губ Долгой и Сайда, где более распространены твердые грунты и характер водной циркуляции соответствует губам закрытого типа, преобладают усоногие раки *B. crenatus*, расселяющиеся с помощью пелагической личинки. В то же время для губы Дальнезеленецкой характерно преобладание по площади мягких грунтов, при этом относительная открытость данной акватории обусловливает хороший промывной режим. В обрастаниях на крабах баяянусы здесь встречаются гораздо реже, чем в губах Долгой и Сайда, а преобладают амфиподы, обладающие прямым развитием (табл. 3).

Доминирующие сожители камчатского краба и показатели географических особенностей исследованных акваторий

Акватория	Доминирующий обработатель / симбионт	Преобладающие грунты	Активность гидродинамики
Губа Долгая	<i>B. crenatus</i>	Твердые	Умеренная
Губа Сайда	<i>B. crenatus</i>	Твердые	Умеренная
Губа Дальнезеленецкая	<i>I. commensalis</i>	Мягкие	Интенсивная

3.3.2. Сезон сбора материала. Показатели экстенсивности и интенсивности заселения камчатских крабов в разные гидрологические сезоны были получены в губе Сайда в конце мая - начале июня и в середине сентября.

Установлено, что средняя интенсивность заселения крабов бокоплавами *I. commensalis* варьирует в зависимости от сезона сбора проб. Она была достоверно выше в сентябре (24.3 ± 4.3 экз.) по сравнению с весенним периодом (2.7 ± 0.5 экз., $t=5.33$, $p<0.01$). Скорее всего, полученные отличия обусловлены влиянием на репродуктивные процессы амфипод сезонного колебания факторов, в частности температуры воды (в конце мая - начале июня она равнялась $+2.2$ - $+2.8^\circ\text{C}$, а в середине сентября - $+7.4$ - $+7.7^\circ\text{C}$). Для других видов симбионтов достоверных отличий в средней интенсивности заселения не выявлено. Значимых сезонных колебаний экстенсивности заселения крабов симбионтами также не установлено.

3.3.3. Глубина. Полученные данные по распределению симбионтов и обработателей на камчатских крабах позволяют сравнить экстенсивность и интенсивность по глубинам для губ Дальнезеленецкой (5-40 м и 120-180 м) и Долгой (5-35 м).

В узком диапазоне глубин значимых отличий в заселенности крабов массовыми сожителями – амфиподами *I. commensalis* в губе Дальнезеленецкой и усоногими раками *B. crenatus* в губе Долгой установить не удалось. Поэтому в качестве полигона для исследования возможного влияния данного фактора была выбрана губа Дальнезеленецкая (5-40 м) и прилегающая к ней акватория (120-180 м, табл. 4). В таблице 4 мы также приводим средние значения температуры на представленных глубинах.

Таблица 4.

Экстенсивность и средняя интенсивность заселения крабов (ШК 140-200 мм) симбионтами в губе Дальнезеленецкой (5-40 м) и прилегающей к ней акватории (120-180 м)

Индекс	Экстенсивность, %		Средняя интенсивность, шт.	
	5-40	120-180	5-40	120-180
Глубина, м	5-40	120-180	5-40	120-180
Температура воды	7.5°C	3.2°C	7.5°C	3.2°C
<i>B. crenatus</i>	50.0	58.3	2.2 ± 0.5	8.0 ± 1.1
<i>I. commensalis</i>	100	100	40.4 ± 11.3	32.4 ± 10.3
<i>M. edulis</i>	66.7	0	2.0 ± 0.4	0
<i>J. arctica</i>	33.3	100	1.2 ± 0.7	7.6 ± 1.4

Для массовых видов отличия в параметрах заселенности на сравниваемых глубинах недостоверны. Статистически значимые отличия показателей

экстенсивности ($t=3.20$, $p<0.01$) и средней интенсивности ($t=4.25$, $p<0.01$) отмечены только для рыбьих пиявок *J. arctica*. Кроме того, мидии *M. edulis* встречены на крабах только на мелководье, а на больших глубинах не отмечены.

3.3.4. Пол хозяина. Анализ возможных отличий в заселенности особей разного пола был проведен для массовых сожителей камчатского краба (амфипод *I. commensalis* и *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкой; баянусов *B. crenatus* и амфипод *I. commensalis* в губах Долгой и Сайда). Сравнение индексов заселенности показало, что во всех трех районах отличия между экстенсивностью и средней интенсивностью заселения самцов и самок оказались недостоверными ($t=0.39-1.71$).

3.3.5. Размер хозяина. Для анализа влияния данного фактора проводили определение характеристик заселенности крабов разных размерных групп и одной стадии линьки (второй).

Экстенсивность заселения камчатских крабов наиболее массовыми видами симбионтов гораздо выше у крупных особей (ШК 100-200 мм) по сравнению с более мелкими (0-100 мм) (табл. 5).

Таблица 5.
Экстенсивность заселения (%) камчатских крабов с ШК 0-100 мм и 100-200 мм.

Вид ШК, мм	Губа Дальнезеленецкая		Губа Долгая		Губа Сайда	
	0-100	100-200	0-100	100-200	0-100	100-200
<i>I. commensalis</i>	2.1	95.2	20.2	70.9	2.5	32.3
<i>I. anguipes</i>	2.1	42.7	0.0	7.3	-	-
<i>B. crenatus</i>	0.0	8.3	32.0	89.1	12.6	17.7
<i>M. edulis</i>	1.0	8.3	4.0	58.2	0.16	0.0
<i>H. imbricata</i>	0.4	5.8	0.8	3.6	0.2	0.0
<i>J. arctica</i>	0.0	7.3	0.0	0.0	0.2	0.0

Менее выражено влияние размера хозяина на интенсивность заселения его симбионтами.

3.3.6. Возраст экзоскелета хозяина. Результаты исследований показали, что экстенсивность заселения камчатских крабов третьей межличночной стадии распространенными симбионтами была выше, чем у особей с более молодым экзоскелетом (вторая стадия линьки). Можно отметить, что в губе Дальнезеленецкой экстенсивность заселения крабов третьей стадии линьки амфиподами *I. commensalis* составляла 100 % и не зависела от размеров хозяина. Различия в средней интенсивности заселения крабов второй и третьей стадий линьки оказались недостоверными для всех исследованных случаев. Однако сравнение средних биомасс показало достоверно более высокие значения данных показателей при поселении на крабах третьей стадии линьки баянусов, мидий и гидроидов (табл. 6)

Таблица 6.
Средняя биомасса обрастателей (мг) на камчатских крабах разных стадий линьки в губе Дальнезеленецкой

ШК, мм	<i>B. crenatus</i>		<i>M. edulis</i>		Hydrozoa	
	Стадия 2	Стадия 3	Стадия 2	Стадия 3	Стадия 2	Стадия 3
20-80	5.4±0.9	4.8±1.5	0.0	0.0	0.0	0.0
80-140	7.1±1.5	17.5±2.3	9.3±2.6	119.2±25.6	7.6±1.8	22.1±8.3
140-200	8.9±2.6	21.6±7.6	16.5±4.2	116.8±36.9	5.8±2.2	20.5±13.5

4.1.1 Встречаемость симбионтов и обрастателей

Гидроиды. Среди гидроидов, которые встречались в пробах обрастателей камчатского краба, преобладали виды рода *Obelia*. Данные организмы широко распространены в северных широтах как типичные представители сообществ обрастателей (Пантелеева, 2004). Отдельно следует сказать о нахождении на крабах вида *C. hincksii*. Впервые в Баренцевом море данный гидроид был описан в 1922 году, с поверхности других гидроидов, а также с панциря крабов *Hyas* sp. (Scheuring, 1922). До последнего времени в Баренцевом море *C. hincksii* не находили. Однако в 2002 году данный вид был обнаружен на панцирях камчатских крабов в губе Амбарной (Пантелеева, 2003), а нами отмечены две находки данного вида в губе Дальнезеленечкой. По мнению Н.Н. Пантелеевой (2003, 2005), *C. hincksii* обладает видоспецифичностью к субстрату. Находки данного гидроида только на других животных говорят об облигатном характере симбиоза *C. hincksii* с камчатским крабом.

Полихеты. В отечественных работах (Клитин, 2003; Устименко и др., 2006) список полихет, поселяющихся на панцире камчатских крабов, ограничивается сидячими формами, в основном спирорбисами. Представители семейств Spirorbidae и Sabellidae (*Chone* sp.), являясь обычными обрастателями различных субстратов, часто поселяются на поверхности гидробионтов.

Нами свободноживущие полихеты рода *Harmothoe* встречены на камчатских крабах во всех районах исследований. Виды *H. impar impar* и *H. imbricata* отмечены впервые. Последний вид известен как факультативный симбионт рака-отшельника *Pagurus ochotensis* (Pettibone, 1963). Другие представители рода *Harmothoe* описаны в ассоциации с декаподами в морях северных широт (Reiss et al., 2003). Исходя из относительно частой встречаемости *Harmothoe* spp. на крупных крабах, а также, учитывая их подвижность, которая позволяет выбирать место поселения, можно предположить, что черви рода *Harmothoe* являются факультативными комменсалами камчатского краба.

Рыбьи пиявки. На крабе найдено 3 вида рыбьих пиявок: *J. arctica*, *C. fabricii* и *P. olrirki*. Два первых являются давно известными сожителями крупных ракообразных. Особенности распределения пиявок *J. arctica* на камчатских крабах в Баренцевом море были описаны ранее (Бакай, Кузьмин, 1997; Бакай, 2003). Можно отметить, что недавно *J. arctica* отмечена в Охотском море на покровах краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Utevsky, Trontelj, 2004). Пиявки *C. fabricii* также встречаются на камчатских крабах у берегов Сахалинской гряды (Клитин, Лабай, 2002; Клитин, 2003), и на родственных равношипых крабах *Lithodes aquespinus* в том же районе (Живоглядова, 2006). По мнению всех авторов, пиявки являются факультативными симбионтами камчатского краба.

Амфиноды. Распространенными симбионтами камчатского краба являются бокоплавы *I. commensalis*. Для этого вида характерны высокие показатели экстенсивности заселения хозяев во всех исследованных нами районах. *I. commensalis* был отмечен на камчатских крабах в морях Дальнего Востока (Клитин, 2003) и у берегов Норвегии (Jansen et al., 1998). Он встречается в ассоциациях с другими видами крупных десятиногих раков – крабом стригуном *Chionoecetes opilio* (Steele et al., 1986) и крабом *Hyas* sp. (Vader, 1996), а также в свободноживущем состоянии.

Большинство исследователей считает *I. commensalis* факультативным комменсалом. Близкородственный вид *I. anguipes*, на камчатском крабе отмечен нами впервые. Этот вид весьма обычен в районе губы Дальнезеленецкая, где образует массовые скопления свободноживущих особей (Кузнецов, 1964). Экстенсивность и интенсивность заселения краба этим видом существенно ниже, чем *I. commensalis*. Кроме того, существенно различается локализация этих видов: если распределение *I. anguipes* практически соответствует порядку ранжирования площадей участков поверхности хозяина, то *I. commensalis* предпочитает ротовые придатки, жабры и сочленения конечностей. Все это, на наш взгляд говорит о менее специализированном характере ассоциации между *I. anguipes* и крабом. В тоже время, постоянная встречаемость на крабах, а также активное размножение на его поверхности, позволяют и в этом случае говорить о факультативном комменсализме этой амфиподы.

Усоногие раки, моллюски, мшанки являются типичными представителями общества обрастателей и не могут считаться симбионтами краба, несмотря на довольно высокую частоту их встречаемости на декаподах (Клитин, 2003; Живоглядова, 2006; Taylor, 1991; Reiss et al., 2003)

Таким образом, большинство животных, встреченных на камчатском крабе, являются его обрастателями, поселяющимися с той же вероятностью и на любых других твердых субстратах. В эту категорию попадают такие животные, как баянусы, полихеты-спирорбиды, мшанки, моллюски, большинство гидроидов. В тоже время, здесь же встречаются подвижные, свободноживущие организмы, попадающие на краба случайно. Это большинство эррантных полихет, немертины, офиуры, амфипода *Gamarellus homari*. Число настоящих симбионтов не велико. В эту группу попадает гидроид *C. hincksii*, все три вида рыбьих пиявок, вероятно, полихеты *Harmothoe* и амфиподы рода *Ischyrocerus*.

4.1.2. Особенности биологии симбионтов и обрастателей

Биология *I. commensalis*. Формирование тесных симбиотических ассоциаций с камчатским крабом привело к росту численности и широкому распространению амфипод *I. commensalis*.

По нашим данным, в популяции *I. commensalis* в течение всего периода исследований наблюдается смещение в соотношении полов в сторону самок, которое не зависит от размеров особей. Преобладание самок в популяции распространено у многих морских гидробионтов различных таксономических групп, например, эвфаузиид (Тимофеев, 1997), копепод (Сажина, 1987), головоногих моллюсков (Несис, 1985) и, вероятно, генетически обусловлено.

Самки в среднем имеют большую длину и массу тела. Это может быть обусловлено, как половым диморфизмом, так и дифференциальной смертностью самцов и самок. Однако наиболее крупные размеры характерны все же для самцов. По нашему мнению, это свидетельствует не о размерном половом диморфизме, а о более высокой смертности самцов, т.е. подтверждает гипотезу дифференциальной смертности.

ИАП *I. commensalis* сходна во всех исследованных районах. У более крупных самок количество икры в марсупиальной сумке выше, чем у мелких. Подобная корреляция плодовитости и размеров особей характерна для многих других ракообразных (см. например: Тимофеев, 2004). Полученные нами данные по размеру

50%-ой морфометрической половозрелости для *I. commensalis* (6.7 мм.) позволяют сравнивать особенности репродукции амфипод данного вида из разных географических районов.

В итоге можно представить жизненный цикл *I. commensalis* в Баренцевом море следующим образом. Перезимовавшие особи приступают к размножению гидрологической весной (конец мая – июнь). В июле начинается выпуск молоди. Однако доля самок, имеющих икру на поздних стадиях зрелости, уже отнерестившихся особей и молоди, существенно ниже, чем в августе. Таким образом, основной пик размножения *I. commensalis* приходится именно на август. В августе же начинается размножение особей летнего поколения. Об этом говорит наличие в пробах небольших самок, уже несущих икру в марсупиуме. В сентябре происходит созревание икры самок летнего поколения, на что указывают данные, полученные в губе Сайда. А их массовое размножение, по-видимому, происходит позднее. Скорее всего, именно в сентябре происходит и гибель особей осеннего поколения прошлого года, о чем свидетельствует исчезновение бокоплавов с длиной тела более 11 мм в конце августа. Таким образом, можно предположить, что продолжительность жизни *I. commensalis* не превышает одного года.

Исходя из особенностей локализации, можно предложить следующую схему формирования симбиотических ассоциаций *I. commensalis* с камчатским крабом. Краба заселяют взрослые особи симбионтов, которые концентрируются на его ротовом аппарате. Об этом свидетельствует преобладание на небольших крабах именно крупных амфипод. В период массового размножения происходит выпуск молоди, часть которой (самые мелкие особи) в этот момент локализуется недалеко от родительских особей также на ротовом аппарате. Впоследствии молодежь, в результате внутривидовой конкуренции за пищу, расселяется по телу хозяина – на конечности, карапакс и в жабры. По мере роста амфиподы, которые поселились на передних жабрах, мигрируют к задней части тела краба, где жаберные лепестки более крупные, а впоследствии – перемещаются на поверхность тела краба. При большом размере хозяина, когда он может пропускать ежегодную линьку, на экзоскелете краба происходит смена нескольких поколений *I. commensalis*.

Биология *I. anguipes*. Биология данного вида в губе Дальнезеленецкой в свободноживущем состоянии детально изучена проф. В.В. Кузнецовым (1964). Результаты наших исследований во многом сходятся с теми, что были получены ранее. Можно отметить некоторые отличия в соотношении количества самцов к количеству самок. По нашим данным оно составило 0.52, т.е. самок было примерно в два раза больше, чем самцов, в то время как В.В. Кузнецов (1964) приводит результаты, согласно которым эта величина составляет 0.83. Возможно, отличия обусловлены тем, что для самок поселение на камчатских крабах более предпочтительно, на это указывает и то, что подавляющее большинство крупных рачков – самки. Летний пик размножения *I. anguipes* приходится на июль, это подтверждают и наши данные.

Нами отмечено, что все самки с размерами более 5.2 мм несут в марсупиуме икру, в то время как В.В. Кузнецов приводит такие данные для самок с длиной тела более 6 мм. По нашим данным в среднем ИАП, составила 12 экз., в то время как по данным В.В. Кузнецова этот показатель составлял 29 экз. Подобные отличия могут быть обусловлены тем, что нами проанализирована не свободноживущая часть популяции, а встречающаяся только на крабах.

Формирование симбиотических ассоциаций *I. anguipes*, как и для предыдущего вида, происходит при поселении на хозяине половозрелых амфипод.

В целом особенности биологии двух видов амфипод сходны. Различия касаются размера пятидесятипроцентной морфометрической половозрелости, размера яиц, относительной плодовитости и сроков нереста: у *I. commensalis* летний пик размножения приходится на август, а у *I. anguipes* на июль.

Биология *B. crenatus*. Общая картина распределения баянусов различных размеров на камчатских крабах указывает на то, что большая часть особей – неполовозрелые рачки. Если проследить сезонную динамику распределения рачков различных размерных групп на крабах, то можно увидеть, что крупные особи обычно встречаются в губе Дальнезеленецкой летом на больших глубинах (120-180 м). Это можно объяснить тем, что здесь преобладали крабы на третьей стадии линьки, на которых баянусы могли вырасти до больших размеров. В августе в губах Долгой и Сайда на крабах отмечено большое количество мелких баянусов.

Известно, что у вида *B. crenatus* в Баренцевом море наблюдается два пика размножения, один из которых приходится именно на июль-август (Ржепишевский, 1963). Этим объясняется большое количество ювенильных баянусов на крабах с относительно новым экзоскелетом (молоди и икряных самках). Формирование ассоциаций данного вида с хозяином происходит на ранних стадиях онтогенеза при оседании ципривидных личинок.

Биология *M. edulis*. Большая часть мидий, которые обнаружены на крабах, имели длину тела 1-7 мм. По данным Т.А. Матвеевой (1948) на Восточном Мурмане мидии достигают половозрелости при длине раковины 13 мм. Полученные данные распределения моллюсков на крабе показывают, что поселение их на хозяине может происходить как на самых ранних этапах онтогенеза, так на более поздних. О возможности поселения на крабе уже сформировавшихся моллюсков говорит присутствие мидий 1-2 летнего возраста (длина раковины 5-8 мм) на самках камчатских крабов второй стадии линьки в августе.

Формирование ассоциаций других симбионтов и обрастателей. Образование ассоциаций с крабом видов, ведущих прикрепленный образ жизни – гидроидов, сидячих полихет и мшанок, очевидно, происходит на ранних этапах их онтогенеза, при оседании планктонных личинок на хозяина (Зевина, 1994).

У подвижных форм полихет *Harmothoe* spp. – формирование симбиотических ассоциаций может осуществляться как на ранних, так и на более поздних стадиях жизненного цикла. На это указывает присутствие молоди полихет *Harmothoe* sp. в пробах, а также поселение взрослых особей на крабах с относительно новым экзоскелетом.

Формирование симбиотических ассоциаций рыбьих пиявок с камчатским крабом, происходит при заселении хозяина половозрелыми особями. Известно, что пиявки в своем жизненном цикле используют покровы различных ракообразных для откладывания коконов (Утевский, 1994; Khan, 1991).

4.2. Внутри- и межвидовые отношения в ассоциациях

В сообществе симбионтов и обрастателей взаимодействия между особями внутри популяции одного вида и межвидовые взаимоотношения зачастую могут носить различный характер.

Внутривидовые отношения. Для разных организмов участки тела хозяина могут иметь различную привлекательность. Для видов, питающихся остатками пищи

хозяина более предпочитаемым для поселения является ротовой аппарат, где доступность пищи выше. Поэтому характер внутривидовых взаимодействий у амфипод можно проследить по особенностям локализации особей различных размерных групп на хозяине. В губе Дальнезеленецкой молодь *I. commensalis* встречается на ротовом аппарате гораздо реже, чем взрослые особи. Такое распределение может быть следствием внутривидовой конкуренции, когда ювенильные особи вынуждены покинуть ротовой аппарат и перемещаться на другие участки тела.

Характер локализации на крабах взрослых и ювенильных особей *I. anguipes* в губе Дальнезеленецкой также различается. Большая часть молодежи концентрируется на карапаксе хозяина, в то время как взрослые особи – на конечностях, которые более привлекательны для *I. anguipes*. Известно, что в местах примыкания члеников скапливаются песок, который, видимо, облегчает прикрепление амфипод к крабу. В то же время такой существенной разницы в локализации между взрослыми особями и молодежью, как у *I. commensalis* у этого вида не наблюдается. Возможно, конкуренция между взрослыми и ювенильными особями в популяции *I. anguipes* носит менее острый характер. Действительно, если бокоплавы *I. commensalis* являются плотоядными животными и питаются остатками пищи хозяина, то амфиподы *I. anguipes*, по-видимому, имеют более широкий спектр питания и трофически менее зависят от хозяина. На это указывает встречаемость *I. anguipes* на талломах водорослей, где происходит размножение и питание амфипод (Кузнецов, 1964; Ingylfsson, 2000; Fredriksen et al., 2005). Таким образом, особи *I. anguipes* на крабе конкурируют в большей степени за пространство поселения. Учитывая относительно большую площадь краба, такая конкуренция носит менее выраженный характер, чем конкуренция за пищу.

Межвидовые связи. Межвидовые взаимодействия, как правило, носят менее острый характер, чем внутривидовые. Действительно, как показали результаты исследований, в губе Дальнезеленецкой между амфиподами *I. commensalis* и *I. anguipes* не наблюдается выраженных отрицательных взаимодействий: при совместном поселении на одном и том же участке поверхности хозяина доля особей каждого из видов, обитающих на этом участке тела, достоверно не отличается друг от друга.

Несколько иная ситуация складывается в губе Долгой, где на крабах доминируют усоногие раки. Интенсивность заселения хозяина данными организмами может достигать очень высоких значений. Большая часть баянусов закрепляется на карапаксе и конечностях краба, в результате чего площадь, доступная для заселения амфиподами и другими симбионтами снижается. Скорее всего, именно эта причина ведет к снижению совместной встречаемости амфипод и баянусов на одном участке тела краба. Еще одним показателем конкуренции является тот факт, что средняя интенсивность заселения крабов амфиподами *I. commensalis* в губе Долгой гораздо ниже, чем в губе Дальнезеленецкой, где баянусы встречаются редко.

Влияние симбионтов и обрастателей на хозяина. Негативные эффекты, которые могут оказывать симбионты на хозяина, обычно проявляются в питании тканями или икрой хозяев, повреждениях и утяжелении экзоскелета, ухудшении газообмена хозяина (Williams, McDermott, 2004).

Возможное отрицательное влияние обрастателей на хозяина может проявляться только в утяжелении экзоскелета. Такое воздействие могут оказывать лишь обильные

по численности виды, отдельные особи которых имеют большую массу. К таковым можно отнести только *B. crenatus*. Как показали результаты исследований, общая масса рачков данного вида на крабе может достигать 0.51 % от массы краба. Даже если брать биомассу обрастателей в целом, то она в ходе исследований не превышала 1 % от массы хозяина. Существенным утяжелением такое повышение массы считаться не может. В тоже время, следует отметить роль хозяина в расселении видов-обрастателей. Подобное значение краба, как мобильного субстрата, способствующего распространению прикрепленных видов, было показана ранее (Грищенко, 2000).

Как показали результаты наших исследований, амфиподы *I. commensalis* при закреплении на теле краба не оказывают отрицательного влияния на физические свойства панциря. Однако мы отмечали особей данного вида на кладках икры самок. Несмотря на то, что повреждений икры мы не наблюдали, полностью исключать возможность того, что *I. commensalis* питается икрой крабов, нельзя. Возможно, имой при снижении обеспеченности ресурсами бокоплавыв могут или покидать хозяина, или переходить к потреблению икры самок.

Более выражено негативное воздействие *I. commensalis* при локализации в органах дыхания крабов. Количество амфипод в жабрах может достигать высоких значений. Учитывая, что амфиподы строят домики из частиц ила и песка, массовое заселение жабр ведет к возрастанию числа инородных частиц в органах дыхания, что может привести к определенному снижению газообмена, особенно с учетом неравномерного распределения амфипод, концентрирующихся в передней части жаберного аппарата. Подобные явления наблюдали при локализации симбионтов, в частности усоногих рачков *Octolasmis mulleri*, в жабрах краба *Callinectes sapidus* (Jeffries, Voris, 1983; Noga et al., 1998). Также на примере лангустов *Jasus edwardsii*, показано, что массовое заселение жабр симбионтами может привести к гибели животного при линьке из-за резкого ухудшения газообмена (Crear, Forteach, 1998).

С другой стороны, локализация амфипод на язвах крабов может выполнять санитарную функцию. Как показали исследования, особенно много бокоплавов концентрируется на травмированных конечностях и в местах повреждений покровов хозяина. Можно предположить, что такое расположение амфипод является следствием питания патогенными организмами или отмершими тканями краба.

Исходя из этого, комменсальный характер взаимоотношений амфипод *I. commensalis* с камчатским крабом, в зависимости от ряда условий (локализация, плотность поселения), может иметь тенденцию как к паразитизму, так и к мутуализму.

Многощетинковые черви *H. imbricata* – наиболее часто встречающийся на крабах вид свободноживущих полихет. Для большинства представителей семейства Polynoidae характерно наличие комменсальных связей с хозяином (Clark, 1956; Martin, Britayev, 1998). Поскольку подвижных полихет на икре самок не обнаруживали, можно считать, что найденные на крабе полихеты *Harmothoe* spp. не причиняют вреда хозяину.

Характер взаимоотношений пиявок с камчатским крабов представляет собой комменсализм. Данные животные используют покровы краба как субстрат для откладывания коконов, а питаются кровью рыб (Утевский и др., 2005).

Вспышка численности краба привела к повышению встречаемости в Баренцевом море комменсальных амфипод *I. commensalis* и пиявок *Johanssonia arctica*. В то

же время, этот вид пиявок является паразитом рыб, в том числе промысловых (Mork, 1988; Khan, 1991), поэтому увеличение численности краба могло привести к повышению зараженности рыб паразитами. Массовое распространение амфипод также могло способствовать изменению численности паразитов рыб, использующих бокоплавов в качестве промежуточных хозяев. Известно, что метацеркарии трематод *Podocotyle atomon*, активно внедряются в ракообразных, среди которых отмечен и вид *I. anguipes* (Успенская, 1963).

4.3. Факторы, влияющие на экстенсивность и интенсивность заселения камчатских крабов симбионтами и обрастателями

Как показали наши исследования, в разных географических районах, доминируют разные виды сожителей камчатского краба. В губе Долгой наибольшая экстенсивность заселения отмечена для усонюгих раков *B. crenatus*. Для данной акватории характерно преобладание твердых грунтов, особенно на мелководье. В глубоководной части часто встречаются камни, щебень и ракуша. Именно наличие твердых субстратов имеет важное значение для оседания баянусов (Зевина, 1994). Губа Долгая характеризуется относительно спокойным гидрологическим режимом, характерным для бухт фьордового типа (Фролова, Анисимова, 1994). В итоге вынос планктонных личинок сидячих форм животных за пределы губы Долгой происходит менее интенсивно, чем в случае более промываемых водоемов. В совокупности это ведет к тому, что вероятность оседания планктонных личинок *B. crenatus* на камчатских крабах здесь довольно высока. В результате на *P. camtschaticus* преобладают усонюгие раки. Губа Сайда относится к системе Кольского залива – крупного фьорда. Здесь также отмечено наличие твердых грунтов (присутствие неокатанного гравийно-галечного материала), способствующего развитию сообществ обрастателей и существенно повышающего вероятность оседания циприсовидных личинок *B. crenatus* на хозяина.

В губе Дальнезеленецкой среди симбионтов доминируют бокоплавы *I. commensalis* и *I. anguipes*, в то время как усонюгие раки на крабах встречаются довольно редко. Губа Дальнезеленецкая характеризуется преобладанием мягких грунтов (Пригоровский, 1948). Условия для развития и оседания на хозяина личинок *B. crenatus* здесь гораздо хуже, чем в губах Долгой и Сайда. Для губы Дальнезеленецкой, являющейся губой открытого типа, характерна высокая гидродинамическая активность и хороший промывной режим (Воронков и др., 1948). Это способствует выносу значительной части планктонных личинок в открытое море и снижению встречаемости баянусов на крабах.

Географическая изменчивость индексов заселенности краба может быть обусловлена и влиянием антропогенных факторов. Как показали исследования, самая низкая экстенсивность заселения камчатских крабов обрастателями и симбионтами (14.8 %) отмечена в губе Сайда. Скорее всего, это является следствием негативного влияния высокого уровня антропогенной нагрузки (хозяйственная деятельность, флот) на акваторию данной губы

Средняя интенсивность заселения камчатских крабов также варьирует от района к району. Однако здесь в большей степени оказывают влияние биотические факторы, в том числе межвидовые отношения симбионтов.

Сезонность опосредованно оказывает влияние на размножение гидробионтов. Сезонные изменения температура воды – один из факторов, влияющих на размножение (Thorson, 1936, 1950) и, соответственно, на заселенность хозяев

симбионтами, размножающимися сезонно. Так, в губе Сайда в период гидрологической весны средняя интенсивность заселения камчатских крабов массовым симбионтом – амфиподой *I. commensalis* не превышала 3 особей. В начале сентября, в период гидрологического лета данный показатель возрастал до 24 особей. В период массового размножения, когда самки выпускают множество ювенильных особей, их количество на хозяине и, следовательно, интенсивность заселения закономерно возрастают. Такая зависимость характерна для массовых видов в губе Дальнезеленецкой – амфипод *I. commensalis* и *I. anguipes* в июле-августе, когда наблюдается интенсивное размножение бокоплавов. Сходная тенденция влияния сезонности на индексы заселения хозяев симбионтами описана для голотурий в Южном Вьетнаме (Лыскин, 2003).

Колебания глубин также оказывают влияние на комплекс факторов, которые могут определять показатели заселенности крабов симбионтами. Одним из таких факторов также является температура. Анализ полученных данных указывает на то, что в пределах отдельно взятой губы в узком диапазоне глубин, изменения показателей заселения камчатских крабов не происходит. Действительно, в губе Дальнезеленецкой на примере амфипод *I. commensalis* не выявлено достоверных отличий в показателях экстенсивности и в интенсивности заселения на глубинах до 40 м. Возможно, это объясняется тем, что температура воды на поверхности и у дна была примерно одинаковой. В губе Долгой подобный анализ, проведенный для баянусов, также не показал значимых отличий заселенности на глубинах до 40 м. В то же время, сообщество симбионтов и обрастателей на глубинах 120-180 м в районе губы Дальнезеленецкой отличается от обнаруженного на глубинах 5-40 м в самой губе. Среди обрастателей отсутствовали двустворчатые моллюски *M. edulis*. Достоверно возросли экстенсивность и интенсивность заселения хозяев рыбьими пиявками *J. arctica*. Отсутствие мидий на больших глубинах, несомненно, обусловлено тем, что *M. edulis* это литорально-верхнесублиторальный вид, обычно не встречающийся глубже 20-50 м (Матвеева, 1948). Гораздо более высокая распространенность рыбьих пиявок *J. arctica* на больших глубинах обусловлена особенностями биологии данного вида. Известно, что в свободном состоянии *J. arctica* обитает на довольно значительных глубинах 160-310 м при температуре -1...+2 °С (Khan, 1982). Скорее всего, именно температурный фактор лимитирует численность пиявок *J. arctica*, заселяющих крабов на мелководье. Это согласуется с данными, полученными ранее (Бакай, 2003). Однако возможно влияние и других факторов, в частности, более высокой встречаемости крупных крабов, а также большей доступности для заражения окончательных хозяев – различных видов рыб, которые чаще встречаются на больших глубинах.

Характеристики заселенности камчатских крабов разного пола симбионтами и обрастателями в губах Дальнезеленецкой и Долгой достоверно не отличаются. Подобная ситуация описана, например, в работе американских ученых показавших, что экстенсивность заселения крабов *Blepharipoda occidentalis* двустворками *Mysella pedroana* не отличается у самцов и самок (Boyko, Mikkelsen, 2002).

Размер и возраст экзоскелета хозяина взаимосвязаны между собой. В работе мы попытались проанализировать, как данные факторы по отдельности могут влиять на индексы заселенности крабов симбионтами и обрастателями. Зависимость экстенсивности и средней интенсивности заселения от размера хозяина отмечена для всех массовых видов симбионтов и обрастателей. Ситуация, при

которой заселенность крупных взрослых особей выше, чем мелких обычно и вполне объяснима (Mantelatto et al., 2003; McGaw, 2005; Villegas et al., 2006). Повышение размеров краба, ведущее к увеличению площади тела, предоставляет больше места для заселения симбионтов. Действительно, для видов, которые имеют в жизненном цикле планктонных личинок (бальяусов, мидий, гидроидов, мшанок), наблюдается повышение экстенсивности и интенсивности заселения более крупных хозяев. Подобная тенденция отмечена и в случае заселения краба амфиподами, для которых характерен выпуск ювенильных особей. Однако, скорее всего, повышение экстенсивности заселения более крупных крабов бокоплавами в большей степени зависит от характера симбиотических связей *I. commensalis* с крабами.

Экстенсивность заселения *P. camtschaticus* одной размерной группы, но находящихся на разных стадиях линочного цикла различается. Она выше у крабов с более старым экзоскелетом. Данная картина достаточно закономерна, учитывая то, что у крабов на третьей стадии линочного цикла после смены экзоскелета проходит больше времени, чем у крабов на второй стадии линьки. Известно, что при достижении ШК 110 мм часть самцов в популяции камчатского краба начинает пропускать ежегодную линьку, поэтому возраст экзоскелета крабов третьей стадии линьки может достигать четырех лет (Кузьмин, 2000). Это существенно повышает вероятность поселения симбионтов и обрастателей. Аналогичную тенденцию наблюдал А.К. Клитин (2003) при исследовании обрастателей камчатского краба на Дальнем Востоке.

В то же время, возраст экзоскелета не влияет на среднюю интенсивность заселения камчатских крабов для большинства видов симбионтов. Для амфипод *I. commensalis* и *I. anguipes* это связано с тем, что продолжительность их жизни не превышает одного года, поэтому на крабе третьей стадии линьки не происходит накопления особей разных поколений. Для обрастателей (бальяусов, мидий и гидроидов), возраст которых может достигать нескольких лет характерно накопление биомассы по мере старения покровов краба.

ВЫВОДЫ:

1. На камчатских крабах выявлен 41 вид симбионтов и обрастателей, из них четыре вида: *Harmothoe impar impar*, *H. imbricata*, *Platibdella olriki*, *Ischyrocerus anguipes* отмечены в качестве симбионтов краба впервые. Все виды являются обитателями Баренцева моря.
2. Анализ особенностей структуры популяции и размножения двух таксономически близких видов амфипод *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes* выявил различия в размере пятидесятипроцентной морфометрической половозрелости (6.7 и 3.3 мм соответственно), в размере яиц (0.46 ± 0.01 и 0.32 ± 0.01 мм), относительной плодовитости (2.6 ± 0.06 и 10.0 ± 0.71 икр./мг) и сроках нереста: у *I. commensalis* летний пик размножения приходится на август, а у *I. anguipes* на июль.
3. Высокая экстенсивность и интенсивность заселения (от 9.9 до 30.0 % и до 492 экз. на хозяина соответственно), локализация на ротовом аппарате, жабрах и конечностях показывают, что *I. commensalis* – более специализированный симбионт по сравнению с *I. anguipes*, для которого экстенсивность заселения краба не превышает 15.6 %, интенсивность – 32 экз., а особи локализуются на карапаксе и конечностях.

4. Особенности локализации симбионтов указывают на наличие внутривидовой конкуренции в популяциях *I. commensalis* и *I. anguipes*. Отрицательные межвидовые взаимоотношения наблюдаются между *Balanus crenatus* и *I. commensalis*.

5. Взаимоотношения большинства видов симбионтов с камчатским крабом представляют собой комменсализм. Однако для амфипод *I. commensalis*, при заселении жабр отношения с хозяином можно охарактеризовать как комменсализм с тенденцией к паразитизму, при локализации на язвах – комменсализм с элементами мутуализма.

6. Индексы заселенности краба симбионтами и обрастателями варьируют в зависимости как от абиотических, так и от биотических факторов. На акваториях с низкой гидродинамической активностью и преобладанием твердых грунтов повышается заселенность крабов усконогими раками *B. crenatus*, в зависимости от сезона изменяется интенсивность заселения крабов амфиподами *I. commensalis*, с глубиной возрастает заселенность хозяев рыбьими пиявками *Johanssonia arctica*. Экстенсивность и интенсивность заселения выше у более крупных крабов; по мере старения экзоскелета хозяев происходит увеличение экстенсивности заселения и средних биомасс обрастателей; массовое развитие *B. crenatus* снижает заселенность крабов амфиподами.

7. Вспышка численности краба привела к повышению встречаемости в Баренцевом море амфипод *I. commensalis* и пиявок *J. arctica*. Увеличение численности рыбьих пиявок могло привести к повышению зараженности рыб этим паразитом.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А., Любина О.С. Формирование межвидовых отношений камчатского краба и его комменсалов в Баренцевом море // Тез. докл. межд. науч. конф. «Эволюция морских и наземных экосистем в перегляциальных зонах», Ростов-на Дону, 6-8 сентября 2004 г. Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР». 2004. С. 32-36.
2. Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А. Особенности развития амфиподы *Ischyrocerus commensalis* на камчатском крабе в летний период // Тез. докл. межд. науч. семинара «Проблемы репродукции и раннего онтогенеза морских гидробионтов», Мурманск, 2-4 ноября 2004 г. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2004. С. 38-40.
3. Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А. К вопросу о комменсализме камчатского краба амфиподами рода *Ischyrocerus* // Тез. докл. межд. науч.-практ. конф. «Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера», Мурманск, 15-17 марта. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2005. С. 32-33.
4. Дворецкий А.Г. Массовые комменсалы камчатского краба в Баренцевом море – амфиподы рода *Ischyrocerus* // Мат-лы XXIII конф. мол. ученых Мурманского морского биологического института. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. 2005. С. 24-32.
5. Утевский С.Ю., Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Отношения пиявок и ракообразных в морских экосистемах // Мат-лы III межд. научн. конф. «Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах», 4-6 октября 2005 г. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. 2005. С. 61-63.
6. Dvoretzky A.G., Kuzmin S.A. Commensals of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* with amphipods of genus *Ischyrocerus* // Book of Abstracts 6th

- International Crustacean Congress, Glasgow, Scotland UK, 18-22 July 2005. P. 144.
7. Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Вселение камчатского краба в Баренцево море: история, итоги, перспективы / в кн. «Формирование основ современной стратегии природопользования в Евро-Арктическом регионе». Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2005. С. 297-304.
 8. Матишов Г.Г., Илющенко А.М., Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А., Зензеров В.С. Особенности биологии камчатского краба в губе Сайда (Кольский залив) // Рыбное хозяйство. 2005. № 6. С. 61-62.
 9. Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А. Симбиотические отношения камчатского краба с амфиподами *Ischyrocerus commensalis* в Баренцевом море // Мат-лы межд. науч. конф. «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов», 19-21 апреля 2006 г. Москва. 2006. С. 107-109.
 10. Дворецкий А.Г., Фролова Е.А., Кузьмин С.А. Симбиотические полихеты камчатского краба в Баренцевом море // Тез. докл. IX Съезда ГБО РАН. Тольятти, 18-22 сентября 2006 г. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН. 2006. С. 128.
 11. Дворецкий А.Г. Особенности симбиотических взаимоотношений амфипод рода *Ischyrocerus* с камчатским крабом в Баренцевом море // Мат-лы XXIV конф. мол. ученых Мурманского морского биологического института (май 2006 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 2006. С. 16-24.
 12. Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А., Бритаев Т.А. Основные симбионты камчатского краба в Баренцевом море // Сб. материалов межд. конф. «Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами». Мурманск, 25-29 сентября 2006 г. Мурманск. 2006. С. 25-28.
 13. Утевский С.Ю., Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г. Пиявки (Hirudinida: Piscicolidae) комменсалы камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* // Сб. материалов межд. конф. «Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами». Мурманск, 25-29 сентября 2006 г. Мурманск. 2006. С. 104-106.
 14. Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А. Формирование симбиотических отношений камчатского краба в Баренцевом море // Тез. докл. VII Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным памяти Б.Г. Иванова, 9-13 октября 2006 г. Москва: Изд-во ВНИРО. 2006. С. 63-64.
 15. Дворецкий А.Г. Симбионты камчатского краба в губе Долгой Баренцева моря // Мат-лы XXV конф. мол. ученых Мурманского морского биологического института (май 2006 г.). Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 2007. С. 41-48.
 16. Матишов Г.Г., Кузьмин С.А., Володин В.В., Володина С.О., Зензеров В.С., Дворецкий А.Г. Титры эндогенных гормонов линьки камчатского краба в Баренцевом море // ДАН. 2007. Т. 412. № 5. С. 716-717.
 17. Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А. Симбионты крабоидов *Paralithodes camtschaticus* и *Lithodes maja* в Баренцевом море // Тез. докл. межд. науч. конф. «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Ростов-на-Дону, 5-8 июня, 2007 г. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. 2007. С. 105-106.

В печати:

Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А. Симбионты камчатского краба в прибрежье Мурманского Баренцева моря // Вопросы рыболовства. 2008.

Отпечатано в издательском центре ММБИ КНЦ РАН.
Заказ № 06-07. Тираж 100 экз. Тел. 25-39-81