

УДК 577.472, 595.384(268.45)

Видовой состав макросимбионтов и обрастателей камчатского краба в прибрежье Баренцева моря (губа Дальнезеленецкая) в 2010 году

А.Г. Дворецкий, В.Г. Дворецкий

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН

Аннотация. Проведено исследование сообщества организмов, ассоциированных с камчатским крабом в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) в июле 2010 г. На крабах обнаружено 39 таксонов. Общая экстенсивность заселения – 82,7 %. Среди обрастателей наиболее часто встречали усоногих раков *Balanus crenatus* и двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis*, среди симбионтов – бокоплавов *Ischyrocerus* spp. и гарпактоидных копепод *Tisbe furcata* и *Harpacticus uniremis*. Обсуждаются изменения в индексах заселенности камчатских крабов по сравнению с предыдущими периодами исследований.

Abstract. The study of the community of organisms associated with the red king crab was undertaken in Dalnezelenetskaya Bay (Barents Sea) in July 2010. A total of 39 taxa were found on crabs. Total prevalence of infestation was 82.7 %. Among fouling organisms the barnacle *Balanus crenatus* and the bivalve mollusk *Mytilus edulis* were predominating while the most common symbionts were the amphipods *Ischyrocerus* spp. and the harpacticoid copepods *Tisbe furcata* and *Harpacticus uniremis*. Differences in infestation levels between the present data and results of the previous studies have been discussed.

Ключевые слова: камчатский краб, Баренцево море, симбионты, обрастатели

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

1. Введение

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) был интродуцирован в Баренцево море с Дальнего Востока в 1960-х гг. для пополнения ресурсов местного промысла (Orlov, Ivanov, 1978). К середине 1990-х годов у берегов Мурмана вид-вселенец успешно акклиматизировался и сформировал независимую самовоспроизводящуюся популяцию (Кузьмин, Гудимова, 2002). Норвегия начала коммерческий промысел камчатского краба в 2002 г., Россия – двумя годами позже (Соколов, 2006; Соколов, Милютин, 2006). Периоду промысла предшествовало десятилетие совместных российско-норвежских исследований камчатского краба в Баренцевом море.

Несмотря на достаточно большой объем публикаций по биологии камчатского краба в новом месте обитания, можно отметить определенный крен в сторону изучения сугубо промысловых характеристик вселенца, включающих распределение и динамику запаса. Основные исследования касаются крупных промысловых крабов и охватывают преимущественно акватории открытого моря (Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский краб, 2003). Лишь в последнее время были проведены работы в прибрежье Мурмана Баренцева моря (Переладов, 2003; Соколов, Милютин, 2006; 2007; 2008). Было показано, что здесь преобладают ювенильные камчатские крабы, а их численность может превышать 100 млн экз. (Соколов, Милютин, 2006; 2007).

В настоящее время камчатский краб является важным компонентом донных сообществ Баренцева моря, поэтому особое значение приобретает оценка возможного влияния интродуцента на донные сообщества (Дворецкий, 2012). При этом внимание необходимо сосредоточить не только на явных эффектах, таких как хищничество и пищевая конкуренция с местными видами (Jorgensen, 2005), но и таких "скрытых" воздействиях, как "вторичная инвазия" ассоциированных с камчатским крабом организмов. Также необходимо оценить роль интродуцированного камчатского краба в распространении местных видов, которые приспособились к обитанию на данном хозяине, таких, например, как рыбы-пиявки, увеличение численности которых в связи с распространением краба может оказывать влияние на зараженность некоторых видов рыб, имеющих промысловый статус (Hemmingsen et al., 2005).

Ранее нами были начаты работы в этом направлении. В прибрежных районах Восточного Мурмана были изучены особенности биологии некоторых ассоциированных видов и определены индексы заселенности камчатского краба (Дворецкий и др., 2007; Дворецкий, Дворецкий, 2010а; 2012). Вместе с тем многие аспекты указанной проблемы остаются слабо изученными. В частности, для

определения возможных негативных эффектов для хозяина необходима оперативная информация о видовом составе ассоциированных организмов, их локализации на крабе. Эта проблема становится все более актуальной в связи со снижением численности камчатского краба в Баренцевом море (Пинчуков и др., 2011) и необходимостью развития аквакультуры этого ценного вида.

Целью настоящей работы было изучение видового состава ассоциированных с крабом организмов, исследование их локализации на хозяине и межгодовые изменения индексов заселенности хозяев массовыми видами.

2. Материал и методы

Материал был отобран в ходе береговой экспедиции Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (ММБИ) в губе Дальнезеленецкая в период с 1 по 15 июля 2010 г.

Отлов крабов производили с применением легководолазного снаряжения с глубин 8-30 м. Всего было выполнено 12 водолазных разрезов (транссект), равномерно охватывающих акваторию губы. В зависимости от протяженности транссекта время погружения варьировало от 19 до 42 минут.

Биологический анализ крабов выполняли по общепринятым методикам (*Руководство...*, 1979). Обработка животных включала измерение, взвешивание, определение пола, линочной категории, стадий зрелости самок. Все промеры крабов осуществляли штангенциркулем с точностью до 1 мм. Массу определяли взвешиванием каждого экземпляра с точностью до 1 г (электронные весы AND-5000) или с точностью до 0,01 г (весы CAS ME 2100). Пол крабов определяли путем внешнего осмотра абдомена и его придатков. Крабов условно разделяли на неполовозрелых (ширина карапакса < 100 мм) и половозрелых (> 100 мм) (*Соколов, Милютин*, 2006).

Обрастателей и симбионтов отбирали с поверхности экзоскелета и из жабр крабов непосредственно после поимки на берегу в лаборатории сезонной биостанции ММБИ. Материал фиксировали в 4 %-м растворе формальдегида для последующего определения.

В качестве характеристик заселенности камчатских крабов симбионтами использовали следующие показатели: экстенсивность заселения – отношение количества хозяев, заселенных симбионтами к общему количеству исследованных крабов; интенсивность заселения – количество особей симбионтов на каждом заселенном хозяине; средняя интенсивность – отношение общего количества симбионтов в пробах к количеству заселенных хозяев (*Bush et al.*, 1997).

Для сравнения данных, выраженных в виде процентов, использовали таблицы сопряженности (критерий χ^2). Численные значения сравнивали между разными группами на основе однофакторного дисперсионного анализа (*F*) при нормальном распределении данных, в других случаях применяли тест Крускала-Уоллиса (*H*).

3. Результаты

За период исследований было отловлено 133 экз. камчатского краба. Размерный состав особей представлен на рис. 1. Среди неполовозрелых крабов чаще встречались самцы (38,3 %), доля самок – 19,6 %. Для половозрелых особей наблюдалась обратная картина: доля самцов составила 4,5 %, самок – 37,6 %.

Средняя ширина карапакса самцов составила 78,6±3,4 мм (24,9-175,8 мм), самок – 122,5±4,9 мм (31,0-181,00 мм). Масса самцов варьировала от 10,7 до 2598,0 г (348,5±51,0 г), самок – от 19,5 до 2912,0 г (1224,5±94,2 г).

Почти все крабы характеризовались второй стадией линочного цикла. Только одна особь находилась на третьей ранней стадии линьки.

На крабах было обнаружено 39 таксонов ассоциированных организмов (табл. 1), из них 16 таксонов (41 %) было отмечено на единичных хозяевах. Общая экстенсивность заселения составила 82,7 %. Этот показатель был достоверно более высоким, чем в 2009 г. (62,9 %) ($df = 1$, $\chi^2 = 9,20$, $p = 0,002$). Наблюдаемые различия связаны с более высокой заселенностью неполовозрелых крабов в 2010 г. (69,7 %) по сравнению с предыдущим годом (41,0 %) ($df = 1$, $\chi^2 = 7,24$, $p = 0,007$), поскольку заселенность половозрелых особей в оба года исследований составляла 100 %.

Среднее число видов, которое приходилось на одного неполовозрелого краба, варьировало от 0 до 7, составив в среднем 1,5±0,2 вида. Эта величина превосходила аналогичный показатель 2009 г., равный 0,8±0,2 вида ($df = 1$, $H = 9,20$, $p = 0,002$).

На одного половозрелого краба в среднем приходилось 4,9±0,3 (1-14) вида ассоциированных организмов, что достоверно не отличалось от показателя 2009 г. – 4,6±0,7 (1-18) вида ($df = 1$, $H = 0,99$, $p = 0,318$). Заметим, что средняя ширина карапакса неполовозрелых крабов была достоверно более высокой в 2010 г. (71,3±2,1 мм против 51,2±3,2 мм) ($df = 1$, $F = 28,87$, $p < 0,001$), а средние размеры половозрелых крабов в 2010 и 2009 гг. были сходны, составив 148,2±2,3 мм и 144,5±3,8 мм, соответственно ($df = 1$, $F = 0,72$, $p = 0,398$).

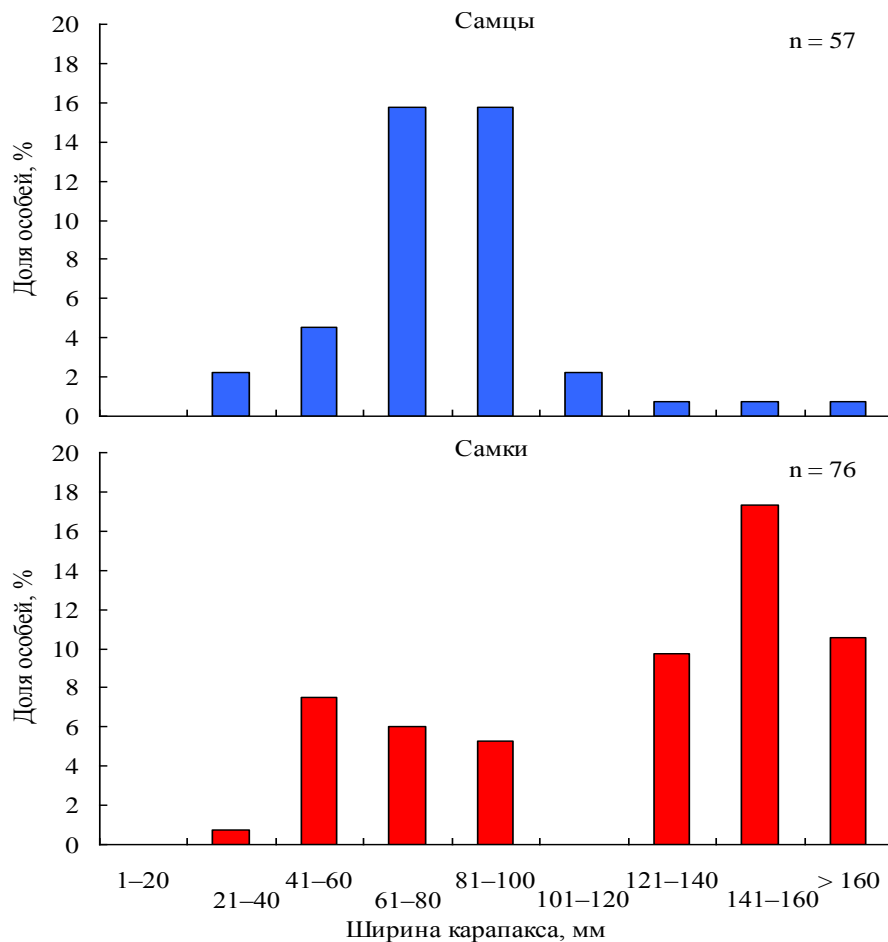


Рис. 1. Размерный состав водолазных уловов камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г.

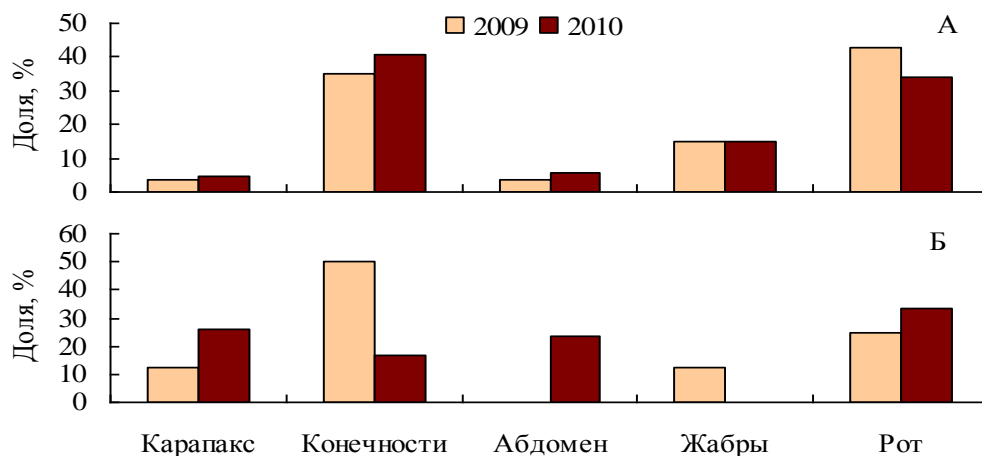


Рис. 2. Распределение бокоплавов *Ischyrocercus commensalis* (А) и двустворчатых моллюсков *Mutilus edulis* (Б) на разных участках тела камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2009 и 2010 гг.

Таблица 1. Индексы заселенности симбионтов и обрастателей камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г.

| Таксон | Экстенсивность заселения, % | Интенсивность заселения, экз. | |
|---|-----------------------------|-------------------------------|--------------|
| | | Средняя | Максимальная |
| Hydrozoa | | | |
| <i>Campanularia groenlandica</i> | 0,75 | – | – |
| <i>Coryne hincksii</i> | 1,50 | – | – |
| <i>Halecium beanii</i> | 2,26 | – | – |
| <i>Obelia geniculata</i> | 0,75 | – | – |
| <i>Obelia longissima</i> | 7,52 | – | – |
| <i>Symplectoscyphus tricuspидatus</i> | 0,75 | – | – |
| <i>Terminoflustra membranaceotruncata</i> | 0,75 | – | – |
| Nemertini | | | |
| <i>Nemertini g. sp.</i> | 4,51 | 4,5±2,2 | 14 |
| Polychaeta | | | |
| <i>Circeis armoricana</i> | 1,50 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Eumida sanguinea</i> | 1,50 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Harmothoe imbricata</i> | 8,27 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Syllidae g. sp.</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Typosyllis armillaris</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Crangonobdella fabricii</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| Hirudinea | | | |
| <i>Johanssonia arctica</i> | 12,03 | 1,6±0,2 | 3 |
| <i>Platibdella olriki</i> | 1,50 | 1,0±0,0 | 1 |
| Bivalvia | | | |
| <i>Musculus discors</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Mytilus edulis</i> | 13,53 | 2,4±0,9 | 18 |
| Gastropoda | | | |
| <i>Margarites sp.</i> | 3,01 | 1,0±0,0 | 1 |
| Copepoda | | | |
| <i>Ectinosoma neglecta</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Harpacticus uniremis</i> | 24,06 | 12,3±3,0 | 90 |
| <i>Tisbe furcata</i> | 36,09 | 19,5±3,3 | 107 |
| Amphipoda | | | |
| <i>Ampelisca sp.</i> | 1,50 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Gammarellus homari</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Ischyrocerus anguipes</i> | 31,58 | 2,8±0,5 | 15 |
| <i>Ischyrocerus commensalis</i> | 68,42 | 45,8±6,0 | 266 |
| <i>Ischyrocerus megacheir</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| Cirripedia | | | |
| <i>Balanus crenatus</i> | 24,81 | 3,9±0,9 | 29 |
| <i>Semibalanus balanoides</i> | 5,26 | 2,4±0,8 | 6 |
| Bryozoa | | | |
| <i>Bugula harmsworthi</i> | 1,50 | – | – |
| <i>Callopora lineata</i> | 3,01 | – | – |
| <i>Crisia denticulata</i> | 0,75 | – | – |
| <i>Lichenopora hispida</i> | 3,01 | – | – |
| <i>Lichenopora verrucaria</i> | 2,26 | – | – |
| <i>Oncousoecia diastoporides</i> | 0,75 | – | – |
| <i>Scrupocellaria arctica</i> | 3,76 | – | – |
| Echinodermata | | | |
| <i>Asterias rubens</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| <i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |
| Pycnogonida | | | |
| <i>Nymphon sp.</i> | 0,75 | 1,0±0,0 | 1 |

Среди обрастателей наиболее часто встречали усоногого рака *Balanus crenatus* и двустворчатого моллюска *Mytilus edulis*, среди симбионтов – бокоплавов *Ischyrocerus commensalis* и *I. anguipes*, а также копепод *Tisbe furcata* и *Harpacticus uniremis*. По сравнению с предыдущим годом исследований наблюдалось повышение экстенсивности заселения камчатских крабов усоногими раками *B. crenatus* (разница составила 23,2 %), копеподами *H. uniremis* (20,8 %), амфиподами *I. anguipes* (20,3 %) и рыбьими пиявками *J. arctica* (10,4 %). Средняя интенсивность заселения крабов массовыми видами в 2010 г. оставалась примерно на одном уровне с 2009 г. за исключением *T. furcata*, для которых наблюдали снижение этого показателя в 2010 г. примерно в 10 раз.

Распределение наиболее часто встречавшихся видов по разным участкам тела хозяина представлено в табл. 2.

На ротовом аппарате чаще всего отмечали бокоплава *I. commensalis* и моллюска *M. edulis*. Для последних двух видов были отмечены значимые различия в распределении по телу краба по сравнению с данными 2009 г., когда бокоплавы чаще встречались на ротовом аппарате и реже – на конечностях ($df = 4$, $\chi^2 = 52,37$, $p < 0,001$), а для мидий прослеживалась обратная картина ($df = 4$, $\chi^2 = 11,22$, $p = 0,024$) (рис. 2).

Таблица 2. Процентное распределение ассоциированных организмов на разных участках тела камчатского краба в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г.

| Таксон | Карапакс | Конечности | Абдомен | Жабры | Ротовой аппарат |
|---------------------------------|----------|------------|---------|-------|-----------------|
| <i>Ischyrocerus commensalis</i> | 4,7 | 40,8 | 5,6 | 14,9 | 34,0 |
| <i>Ischyrocerus anguipes</i> | 71,3 | 19,1 | 4,3 | 4,3 | 1,0 |
| <i>Tisbe furcata</i> | 1,2 | 0,2 | 0,2 | 98,3 | 0,1 |
| <i>Harpacticus uniremis</i> | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 100,0 | 0,0 |
| <i>Mytilus edulis</i> | 26,2 | 16,7 | 23,8 | 0,0 | 33,3 |
| <i>Balanus crenatus</i> | 96,4 | 1,8 | 0,0 | 0,0 | 1,8 |
| Hirudinea | 11,1 | 77,8 | 11,1 | 0,0 | 0,0 |
| Bryozoa | 76,9 | 23,1 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |
| Hydrozoa | 78,6 | 21,4 | 0,0 | 0,0 | 0,0 |

Для типичных обрастателей (усоногие раки, гидроида, мшанки) отмечена преимущественная локализация на карапаксе и конечностях. Рыбьи пиявки преобладали на конечностях, а копеподы – в жабрах.

Рассмотрим влияние разных факторов на заселенность камчатских крабов. Для всего размерного ряда выявлено, что экстенсивность заселения самок составила 88,2 %, самцов – 75,4 %. Несмотря на неравномерность распределения особей по размерным классам, достоверных различий между этими величинами не выявлено ($df = 1$, $\chi^2 = 3,68$, $p = 0,055$).

Определяющее влияние на заселенность краба оказывал размер хозяина. Заселенность половозрелых крабов составила 100 %, тогда как неполовозрелых – 69,7 % ($df = 1$, $\chi^2 = 20,86$, $p < 0,001$). Соответственно, экстенсивность заселения крабов отдельными массовыми симбионтами и обрастателями также была более высокой у половозрелых крабов за исключением *M. edulis*, которые чаще отмечались на неполовозрелых крабах (рис. 3).

Среднее число видов, приходящееся на одного заселенного краба у неполовозрелых особей, было достоверно более низким ($1,5 \pm 0,2$), чем у половозрелых ($4,9 \pm 0,3$) ($df = 1$, $H = 62,73$, $p < 0,001$). Средняя интенсивность заселения хозяев обильными видами (*T. furcata*, *I. anguipes*, *I. commensalis* и *B. crenatus*) также повышалась у половозрелых крабов. Для видов с низкой интенсивностью заселения (*M. edulis* и *H. imbricata*) такой закономерности не прослеживалось.

4. Обсуждение

Наблюдаемая картина распределения камчатских крабов по размерным классам является довольно обычной для исследованного прибрежного района (Дворецкий, Дворецкий, 2010б) и других мелководных акваторий Баренцева моря (Соколов, Милютин, 2006; Дворецкий, Дворецкий, 2010в). Редкая встречаемость половозрелых самцов объясняется их миграцией на большие глубины после весеннего нереста (Кузьмин, Гудимова, 2002).

Особенностью сообщества макросимбионтов и обрастателей камчатского краба в 2010 г. являлась высокая экстенсивность заселения хозяев, которая, как было отмечено, обусловлена более высокой заселенностью неполовозрелых крабов и большим средним количеством видов, приходящихся на одного краба, по сравнению с предыдущим годом. Это, очевидно, связано с большими размерами крабов этой размерно-возрастной категории, которые отмечались в 2010 г. В более поздний период

исследований (август) в 2004-2008 гг. экстенсивность заселения камчатских крабов отдельными видами и в целом также была ниже, чем в 2010 г. при практически 100 %-й заселенности половозрелых особей (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010). Однако в тот период средняя ширина карапакса неполовозрелых особей была еще меньше, чем в 2009 г., так как в уловах встречалось большое количество мелких 1-2-летних крабов. А на таких особях симбионты не встречались из-за частой линьки.

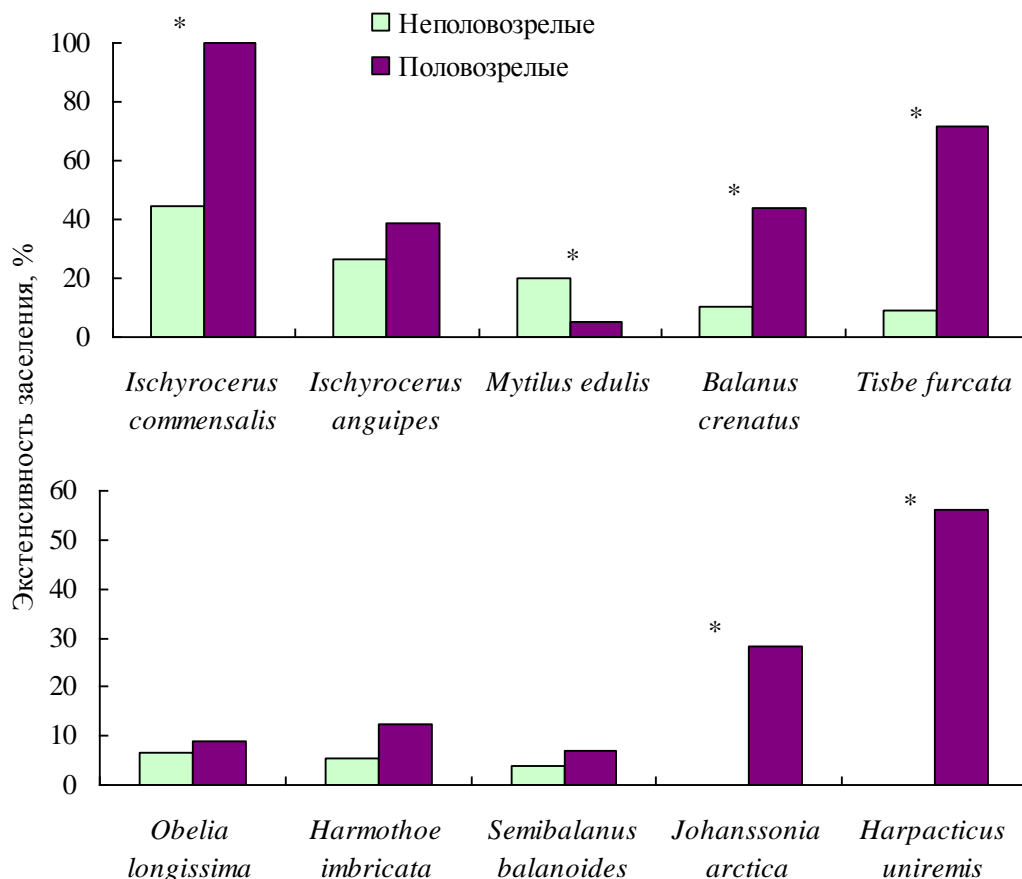


Рис. 3. Экстенсивность заселения половозрелых и неполовозрелых камчатских крабов массовыми видами ассоциированных организмов в губе Дальнезеленецкая в июле 2010 г. Звездочка показывает достоверные различия ($p < 0.05$)

Видовой состав ассоциированных организмов не претерпел существенных изменений по сравнению с предыдущими годами исследований, однако отмечены существенные вариации индексов заселенности краба. Так, повысилась экстенсивность заселения крабов усоногими раками *B. crenatus* и амфиподами *I. anguipes*. Эти виды, как было показано, локализуются преимущественно на карапаксе камчатского краба (см. табл. 2), при этом они не образуют тесных симбиотических связей с камчатским крабом, поэтому повышение их встречаемости также может объясняться большими размерами группы неполовозрелых крабов, в частности особей с шириной карапакса 81-100 мм, частота линек которых уже сопоставима с той, что наблюдается для половозрелых хозяев. Более высокая заселенность жабр камчатских крабов копеподами *H. uniremis* по всей видимости связана со снижением плотности заселения органов дыхания видом *T. furcata*, средняя интенсивность заселения которым в 2010 г. снизилась почти на порядок по сравнению с предыдущим годом. Это, в свою очередь, может быть связано с тем, что массовые скопления *T. furcata* отмечены в жабрах крабов со старым экзоскелетом (третья и четвертая стадии личиночного цикла), которые составляли 22 % от доли половозрелых крабов в 2009 г. Отдельно стоит отметить резкое повышение экстенсивности заселения камчатских крабов комменсальными рыбьими пиявками *J. arctica*. Они, как известно, питаются кровью рыб, а покровы тела ракообразных используют для откладки коконов (Утевский и др., 2006). В весенний период 2010 г. в губе Дальнезеленецкая наблюдали массовые скопления трески, которая также является хозяином для

J. arctica. По-видимому, именно с этим связано повышение заселенности крабов этим симбионтом. Косвенным подтверждением роли трески в распространении пиявок служит зарегистрированный нами факт резкого повышения уровня травматизма неполовозрелого камчатского краба в 2010 г., основной причиной которого является хищничество со стороны рыб.

Особенности локализации массовых таксонов, ассоциированных с камчатским крабом, объясняются способом поселения на хозяине. Для обрастателей характерно преобладание на карапаксе и конечностях, которые наиболее доступны при оседании планктонных личинок. Поселения *J. arctica* рыбных пиявок на конечностях краба – также общеизвестный факт. Именно на этом участке тела рыбы пиявки обычно откладывают коконы (Кузьмин, Гудимова, 2002). Основные скопления копепод отмечены в жабрах. Вероятно, это связано с тем, что найденные на крабе виды относятся к бенто-пелагическим, обычно встречаются в придонном слое, и попадают в органы дыхания с током воды. Различия в локализации массовых обрастателей и симбионтов (мидий и амфипод) в 2009 и 2010 гг., очевидно связаны с межвидовой конкуренцией, в результате которой происходит перераспределение видов по разным участкам тела хозяина, как это было показано ранее на примере усногих раков и амфипод (Дворецкий, Дворецкий, 2011).

Пол камчатского краба не оказывает выраженного влияния на его заселенность ассоциированными организмами. Ранее было показано, что в случае, когда поведение самцов и самок значительно отличается, могут наблюдаться некоторые отличия в их заселенности обрастателями (Кузнецов, 1964; Key et al., 1999). В нашем случае говорить о существенном отличии в особенностях поведения и распределения камчатского краба не приходится.

Повышение заселенности крабов по мере их роста вполне закономерно. Крупные экземпляры предоставляют больше пространства (которое в данном случае может рассматриваться как ресурс) для поселения симбионтов и обрастателей. Кроме того, такие крабы линяют гораздо реже, чем небольшие особи (Кузьмин, Гудимова, 2002), что также способствует увеличению их индексов заселенности. Подобная тенденция отмечена ранее в других районах Мирового океана для многих видов десятиногих ракообразных (Abello et al., 1990; Mantelatto et al., 2003; Miller et al., 2006).

5. Заключение

Проведенные в 2010 г. работы по исследованию сообщества симбионтов и обрастателей камчатского краба в одном из прибрежных районов Баренцева моря показали, что видовой состав эпифауны остается стабильным на протяжении длительного периода наблюдений, однако индексы заселенности хозяев отдельными видами, а также особенности их локализации могут претерпевать значительные изменения в зависимости от вариаций в размерно-возрастной структуре группировки камчатского краба и влияния внешних факторов. Локализация массовых видов ассоциированных организмов зависит от особенностей их биологии и способа поселения на хозяине.

Исследования выполнялись в соответствии с тематическим планом НИР ММБИ КНЦ РАН на 2010-2012 гг. по темам "Камчатский краб в экосистеме Баренцева моря: роль вселенца в донных сообществах и формировании биопродуктивности побережья" и "Мониторинг состояния и динамики популяции камчатского краба в прибрежье Баренцева моря".

Литература

- Abello P., Villanueva R., Gili J.M. Epibiosis in deep-sea crab populations as indicator of biological and behavioral characteristics of the host. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, v. 70, p. 687-695, 1990.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.*, v. 83, p. 575-583, 1997.
- Dvoretsky A.G., Dvoretsky V.G. Epifauna associated with an introduced crab in the Barents Sea: a 5-year study. *ICES J. Mar. Sci.*, v. 67, p. 204-214, 2010.
- Hemmingsen W., Jansen P.A., MacKenzie K. Crabs, leeches and trypanosomes: An unholy trinity? *Mar. Pollut. Bull.*, v. 50, p. 336-339, 2005.
- Jorgensen L.L. Impact scenario for an introduced decapod on Arctic epibenthic communities. *Biol. Invas.*, v. 7, p. 949-957, 2005.
- Key M.M., Winston J.E., Volpe J.W., Jeffries W.B., Voris H.K. Bryozoan fouling of the blue crab *Callinectes sapidus* at Beaufort, North Carolina. *Bull. Mar. Sci.*, v. 64, p. 513-533, 1999.
- Mantelatto F.L., O'Brien J.J., Biagi R. Parasites and symbionts of crabs from Ubatuba Bay, São Paulo state, Brazil. *Compar. Parasitol.*, v. 70, p. 211-214, 2003.

- Miller A., Inglis G.J., Poulin R.** Comparison of the ectosymbionts and parasites of an introduced crab, *Charybdis japonica*, with sympatric and allopatric populations of a native New Zealand crab, *Ovalipes catharus* (Brachyura: Portunidae). *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, v. 40, p. 369-378, 2006.
- Orlov Yu.I., Ivanov B.G.** On the introduction of the Kamchatka king crab *Paralithodes camtschatica* (Decapoda: Anomura: Lithodidae) into the Barents Sea. *Mar. Biol.*, v. 48, p. 373-375, 1978.
- Дворецкий А.Г.** Вселение камчатского краба в Баренцево море и его воздействие на экосистему (обзор). 1. Выедание бентоса. *Вопр. рыболовства*, т. 13, № 1(49), с. 18-34, 2012.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г.** Динамика популяционных показателей камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в 2002-2008 гг. *Вопр. рыболовства*, т. 11, № 1(41), с. 100-111, 2010б.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г.** Исследования биологии камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Долгой (Баренцево море). *Изв. ТИНРО*, т. 160, с. 44-56, 2010в.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г.** Межвидовая конкуренция симбионтов и обрастателей камчатского краба в Баренцевом море. *Докл. РАН*, т. 440, № 3, с. 283-285, 2011.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г.** Некоторые черты биологии амфипод *Ischyrocerus anguipes*, обитающих на камчатском крабе (*Paralithodes camtschaticus*) в Баренцевом море. *Зоол. журн.*, т. 89, № 9, с. 1062-1069, 2010а.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г.** Особенности биологии бокоплава *Ischyrocerus commensalis*, симбионта камчатского краба, в губе Сайда (Баренцево море). *Вестник Кольск. научн. центра РАН*, № 2, с. 23-29, 2012.
- Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А., Матишов Г.Г.** Биология амфипод *Ischyrocerus commensalis* и их симбиотические отношения с камчатским крабом в Баренцевом море. *Докл. РАН*, т. 417, № 3, с. 424-426, 2007.
- Камчатский краб в Баренцевом море. *Под ред. Б.И. Беренбойма. Мурманск, ПИНРО*, 383 с., 2003.
- Кузнецов В.В.** Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. *М., Наука*, 244 с., 1964.
- Кузьмин С.А., Гудимова Е.Н.** Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. *Анатиты, КНЦ РАН*, 236 с., 2002.
- Переладов М.В.** Некоторые особенности распределения и поведения камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на прибрежных мелководьях Баренцева моря. *Тр. ВНИРО*, т. 142, с. 103-119, 2003.
- Пинчуков М.А., Баканев С.В., Павлов В.А.** Камчатский краб. *Современное состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики. Отв. ред. Ю.М. Лепесевич, Мурманск, ПИНРО*, с. 50-53, 2011.
- Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. *Под ред. В.Е. Родина и др., Владивосток, ТИНРО*, 60 с., 1979.
- Соколов В.И.** Состояние запасов камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в российской части Баренцева моря по результатам ловушечных съемок. *Тез. докл. VII Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). М., Изд-во ВНИРО*, с. 129-132, 2006.
- Соколов В.И., Милютин Д.М.** Динамика численности и особенности распределения камчатского краба в прибрежной зоне Баренцева моря. *Тр. ВНИРО*, т. 147, с. 158-172, 2007.
- Соколов В.И., Милютин Д.М.** Распределение, численность и размерный состав камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в верхней сублиторали Кольского полуострова Баренцева моря в летний период. *Зоол. журн.*, т. 85, № 2, с. 158-170, 2006.
- Соколов В.И., Милютин Д.М.** Современное состояние популяции камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море. *Зоол. журн.*, т. 87, № 2, с. 141-155, 2008.
- Утевский С.Ю., Кузьмин С.А., Дворецкий А.Г.** Пиявки (Hirudinida: Piscicolidae) комменсалы камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. *Сб. матер. междунар. конф. "Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами". (Мурманск, 25-29 сентября 2006 г.). Мурманск, Север*, с. 104-106, 2006.