

*На правах рукописи*

ЗАЛОТА

Анна Константиновна

**ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ  
(CRUSTACEA DECAPODA)  
В МОРЯХ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ**

Специальность: 03.02.10 – гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва

2017



Работа выполнена в Лаборатории экологии прибрежных донных сообществ  
Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук  
**Спирidonov Василий Альбертович**  
ведущий научный сотрудник  
ФГБУН Институт океанологии  
им. П.П. Ширшова РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
**Буяновский Алексей Ильич**  
главный научный сотрудник  
ФГБНУ Всероссийский научно-  
исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии.

кандидат биологических наук  
**Судник Светлана Александровна**  
доцент кафедры ихтиопатологии и  
гидробиологии факультета биоресурсов и  
природопользования ФГБОУ ВО  
Калининградский государственный  
технический университет.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Зоологический институт  
Российской академии наук.

Защита диссертации состоится 18 мая 2017 г. в 14 часов 00 мин. на заседании  
диссертационного совета Д002.239.01 в ФГБУН Институт океанологии им. П.П.  
Ширшова РАН по адресу: 117997, г. Москва, Нахимовский проспект, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИОРАН и на сайте  
<http://www.ocean.ru/disser/>.

Автореферат диссертации разослан \_\_\_\_\_ 2017 г.

Отзывы на автореферат, заверенные печатью и в 2-х экземплярах, направлять по  
адресу: 117997, г. Москва, Нахимовский проспект д. 36, ФГБУН Институт  
океанологии им. П.П. Ширшова РАН, учёному секретарю диссертационного совета  
Шуке Татьяне Анатольевне.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Т. А. Шука

## Введение

**Актуальность темы.** Расселение чужеродных видов – признанная  
глобальная проблема [Grosholz, 2002; Vilà et al., 2010]. Морские виды-  
вселенцы могут оказывать как отрицательное, так и положительное влияние  
на продуктивные характеристики экосистем, биологические ресурсы,  
привлекательность морской среды для туризма и т. д. [Sakai et al., 2001;  
Simberloff et al., 2013].

Ракообразные, в особенности десятиногие раки (Decapoda), одни из  
самых распространенных видов морских вселенцев - после рыб и моллюсков  
[Galil et al., 2011; Katsanevakis et al., 2013; AquaNIS Database, 2016]. Среди  
Decapoda наибольшее число чужеродных видов по всему миру насчитывают  
крабы (Brachyura) [Brockhoff, McLay, 2011]. В мире известно около 7100  
видов крабов и крабообразных раков-отшельников, 73 вида Brachyura и  
Anomura считаются инвазивными [Galil et al., 2011].

Некоторые виды крабов - «глобальных вселенцев», таких как зеленый  
краб (*Carcinus maenas*) и китайский мохнаторукий краб (*Eriocheir sinensis*),  
оказавшие и оказывающие значительное воздействие на местообитания и  
экосистемы в областях своего вселения, изучаются с начала XX века. В то же  
время, особенности расселения, биология и воздействие на местообитания и  
сообщества многих других видов остаются слабо исследованными. За  
исключением промыслового камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в  
Баренцевом море (объекта целенаправленной акклиматизации в советский  
период) декаподы-вселенцы в морях России изучены совершенно  
недостаточно. Это касается как старейшего европейского (и российского)  
чужеродного вида крабов, краба Харриса (*Rhithropanopeus harrisi*), так и  
краба-стригуна опилио (*Chionoecetes opilio*) (далее краб-стригун), быстрое  
расселение которого в Арктике происходит на наших глазах. Отсутствие  
современных данных по биологии, трофическим и другим биоценотическим  
связям большинства обитающих в морях России крабов-вселенцев и общей  
картины их распространения делает невозможными оценку их роли в  
экосистемах районов интродукции, а также прогноз развития уже  
состоявшихся и появления новых вселений.



**Целью настоящей работы** является ревизия современного состава десятиногих ракообразных-вселенцев в морях России, характеристика стадии развития инвазий видов, экологических особенностей популяций вселенцев, оценка их воздействия на экосистемы.

Были сформулированы следующие задачи:

1. Описать биологические особенности старейшего европейского краба-вселенца (краба Харриса), на примере популяции Таманского залива Азовского моря.

2. Изучить генетическую структуру популяций краба Харриса и реконструировать на ее основе историю расселения вида в Черноморско-Каспийском регионе.

3. Проверить гипотезу о возможном вытеснении крабом Харриса местного вида (*Brachynotus sexdentatus*) в российских водах Черного и Азовского морей.

4. Описать начальные этапы инвазии и структуру популяции краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Карском море.

5. Оценить положение наиболее массовых видов крабов-вселенцев в трофической сети прибрежных экосистем на примере обособленных заливов с помощью метода стабильных изотопов: краба Харриса в Азово-Черноморском бассейне, камчатского краба в Баренцевом море и краба-стригуна в Карском море.

6. Составить список чужеродных видов крабов, выявить их распространение в морях России и оценить их современное состояние в различных морских бассейнах.

**Научная новизна.** Методика наблюдений *in situ* адаптирована для обнаружения краба Харриса, его количественного учета в определенных местообитаниях и изучения особенностей поведения. Впервые описан характер распространения краба Харриса в Таманском заливе и в районе черноморского побережья Кавказа, изучена размерная структура популяции, ее пространственная и временная изменчивость, особенности созревания самок и характер использования крабами убежищ. Впервые исследована генетическая структура популяций краба Харриса в Черноморско-Каспийском регионе и показано происхождение каспийских популяций от

азовских популяций. Впервые выявлено положение чужеродных крабов в трофических сетях прибрежных вод Таманского залива, Баренцева и Карского морей. Нативный краб *B. sexdentatus* впервые обнаружен у черноморского побережья Краснодарского края. Данная работа является первым исследованием, в котором описано развитие инвазии краба-стригуна в Карском море. Впервые подготовлен полный обзор распространения и статуса чужеродных видов крабов в морях Восточной Европы и Северной Азии.

**Практическая значимость работы.** Настоящая работа позволяет создать основу для мониторинга крабов-вселенцев, а также оценки последствий их вселения с точки зрения природопользования, и охраны биологического разнообразия и риска новых интродукций в будущем.

**Апробация работы.** Результаты работы были представлены на 4-й Черноморской конференции (2013 г., Румыния); на 49-м, 50-м и 51-м Европейском симпозиуме по морской биологии (2014 г., Россия; 2015 г., Германия; 2016 г., Греция); 8-м Международном конгрессе по ракообразным (2014 г., Германия); VIII Всероссийской научной конференции по промысловым беспозвоночным (2015 г., Россия); на 48-м круглом столе Комиссии по науке Средиземного моря «CIESM» (2016 г., Испания); 5-й Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование: MARESEDU - 2016» (2016 г., Москва).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 14 работ: 7 статей, из них 4 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК, и 7 тезисов.

**Структура диссертации.** Работа изложена на 234-х страницах, содержит 44 рисунка и 34 таблицы. Приложения представлены еще на 21 странице, они содержат 5 рисунков и 9 таблиц. Диссертация состоит из введения, 8-ми глав, заключения, выводов и приложения. Список процитированной литературы содержит 561 источник, из них 427 на иностранных языках.

**Следующие термины:** чужеродный вид (вселенец, вид-интродуцент), инвазивный вид, вектор, акклиматизация (натурализация), вселение и инвазия используются в соответствии с толкованием, принятым в международных институтах: Программа ООН по окружающей среде (UNEP), Международный Союз охраны природы (IUCN) и Конвенция о биологическом разнообразии CBD [<https://www.cbd.int/invasive/terms.shtml>].



## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрена проблема чужеродных видов (декапод-вселенцев - в частности) в морских экосистемах в глобальном аспекте. Обсуждены основные пути распространения и фазы акклиматизации чужеродных видов. Рассмотрены проблемы, связанные с влиянием чужеродных видов на местные виды, сообщества и экосистемы.

Наиболее изученным видом декапод-вселенцев в России в силу своей промысловой значимости является камчатский краб, который был планомерно акклиматизирован в Баренцевом море в 1960-х гг. По биологии старейшего краба-вселенца *Rhithropanopeus harrisi* в российских водах существует обширная работа О.Г. Резниченко [1967], опубликованная полвека назад. Сводок по чужеродным видам Decapoda в литературе, посвященной российским морям, практически нет, большинство работ посвящено отдельным находкам интродуцированных видов.

Во вводных разделах к каждой главе и некоторым подразделам приведен более подробный обзор литературы, касающийся того или иного рассматриваемого вида.

### ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения распространения и биологических особенностей краба Харриса и местных видов Decapoda автором и коллегами была обследована обширная береговая территория в Азово-Черноморском бассейне. В том числе: побережье и устья рек Краснодарского края в июле-августе 2012 г.; побережье Крымского полуострова в июне 2013 г.; побережье Черного моря у Бугазской косы и Бугазский лиман в 2012-2014 гг. В период с 2011 по 2015 г. выполнялись сборы и наблюдения в Таманском заливе (в основном на стандартных трансектах на мелководье у поселка Сенной); были также использованы материалы более ранних (с 2008 г.) экспедиций ИО РАН в данный район. Поиск краба Харриса в Малом Аральском море проводился в экспедициях ИО РАН в 2014 г. автором и в 2015 г. Ф.В.Сапожниковым на мелководье и устья рек обследовали с применением комплекта № 1 или в легководолазном снаряжении. Для обнаружения крабов переворачивали камни, ракушу, вскрывали другие возможные убежища, проверяли наличие и содержимое нор и вручную «прочесывали» заросли макрофитов.

Для уточнения положения исторических находок, распространения и размерного состава популяций краба Харриса в природном ареале и области интродукции, использовались также коллекции Зоологического музея Московского университета, Зоологического института РАН, Музея Натуралис (Лейден, Нидерланды) и Музея естественной истории (Лондон, Великобритания). Обработка материала для всех особей включала измерение размеров (ширина карапакса, ШК), ряда других морфометрических показателей [Warner, Jones, 1976], а для части самок – определение стадии зрелости гонад и развития эмбрионов в яйцах кладки, а также подсчет количества яиц в кладке [Буруковский, 1992].

Для изучения происхождения и генетической структуры популяций краба Харриса в Черноморско-Каспийском регионе были собраны образцы *R. harrisi* в шести районах Черного, Азовского и Каспийского морей. Исследована структура участка (523 пар нуклеотидов) гена 1-ой субъединицы митохондриальной цитохромоксидазы (COI). Для исследования *B. sexdentatus* использовали крабов, собранных в Черном море у Бугазской косы, у пляжа г. Туапсе и в районе г. Евпатория. Получены нуклеотидные последовательности участка ядерного гена H3 и митохондриального 16S. Секвенирование проводили с помощью праймера COI-PanoR в ЦКП «Геном» с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer.

Для изучения краба-стригуна (его распространения, размерной структуры группировок в заливах Новой Земли, анализа положения в трофической сети залива Седова) в Карском море использованы сборы бентоса 2-метровым тралом Сигсби во время экспедиций ИО РАН на НИС «Академик Мстислав Келдыш» (рейсы 54, 59, 63 и 66) и «Профессор Штокман» (рейсы 125 и 128) в 2007 - 2016 гг.

Собственные исследования камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* были ограничены изучением его положения в трофической сети прибрежной экосистемы методом стабильных изотопов. Материал собран в двух районах: на Западном Мурмане (губа Амбарная и находящаяся в ее куту фьордовых лагунах Линьялампи и Сисяярви) и на Восточном Мурмане (в губе и у входа в губу Зеленая). Все крабы и основные представители



макрофауны собраны вручную с применением легководолазного снаряжения или на литорали.

**Таблица 1** Материал для анализа положения крабов-вселенцев и *B. sexdentatus* в трофических сетях прибрежных экосистем. N<sub>осн</sub> – количество проб основного вида; N – общее число проб, включая другие виды бентосных животных и растений

Вид	Район	Сроки	N <sub>осн</sub>	N
<i>R. harrisii</i>	Таманский залив	2012-2015	31	235
<i>B. sexdentatus</i>	Бугазская коса	2014	3	86
<i>P. camtschaticus</i>	Баренцево море	2013, 2015	35	334
<i>C. opilio</i>	Карское море	2014	5	32

Для определения положения видов в трофических сетях соответствующих экосистем был проведен изотопный анализ азота и углерода тканей организмов, и выявлены основные источники органического углерода (Табл. 1). Анализ выполняли с помощью изотопного масс-спектрометра ThermoDelta V Plus и элементного анализатора ThermoFlash 1112 в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН.

Соотношение стабильных изотопов представлено в промилле (‰), согласно формуле:

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{проба}}/R_{\text{эталон}}) - 1] * 1000$$

Где R = отношения <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C для углерода и <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N для азота в пробе и эталоне (VPDB для <sup>13</sup>C и атмосферный N<sub>2</sub> для <sup>15</sup>N).

Для синтеза общей картины распространения чужеродных видов декапод в морях России и сопредельных водах был проведен детальный анализ всей доступной информации по их находкам и по биологическим и экологическим особенностям (научные публикации, музейные коллекции, СМИ). Для камчатского краба рассмотрены только наиболее принципиальные и обзорные источники.

### ГЛАВА 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ КРАБА ХАРРИСА (*Rhithropanopeus harrisii*).

**Современное распространение в водах России и бывшего СССР.** В Азово-Черноморском бассейне было обнаружено 5 не отмеченных в литературе локальных популяций краба Харриса: в Таманском заливе (Рис 1, 1) (соленость 16-18‰), в Бугазском лимане (22‰), (Черное море,

Краснодарский край) (Рис 1, 2) и в устьях трех рек – Вулан, Шапсухо и Туапсе, впадающих в Черное море (9-14‰) (Рис 1, 3-5). В Малом Арале в 2014 и 2015 гг. краб не был обнаружен, хотя он обитал в Аральском море до резкого повышения солености [Андреев, Андреева, 1988].

По итогам наших исследований и сопоставления результатов с литературными данными общий характер распространения *R. harrisii* в морях России может быть кратко описан следующим образом. Краб населяет обширные мелководные области северо-западной части Черного, Азовского морей и Каспия. Такое широкое распространение сформировалось за



**Рис. 1.** Распространение краба *R. harrisii* в Черном и Азовском морях. Серым отмечены районы ранее известных мест расселения краба, звезды – места первых находок в Черном море (1937 г.) и Азовском море (1948 г.), цифры – новые места обитания краба Харриса, обнаруженные автором: 1 – Таманский залив, 2 – Бугазский лиман, 3 – устье р. Вулан, 4 – устье р. Шапсухо, 5 – устье р. Туапсе.

относительно короткий срок (10-15 лет), что свидетельствует о значительной роли естественного вторичного расселения на этих акваториях (личинками с течениями). Эта картина контрастирует с более длительным (десятьки лет) распространением краба Харриса от одного эстуарного местообитания к другому в большинстве других европейских бассейнах.

**Генетическая структура популяций.** В пробах из 6 популяций краба Харриса в Азово-Черноморском и Каспийском бассейнах обнаружено 4 гаплотипа COI: гаплотип Lerm1 – уникальный, встреченный только у Кавказского побережья Черного моря в устьях рек Вулан и Шапсухо; гаплотип T – встречен только в Черноморско-Каспийском регионе; гаплотип A – встречается почти во всех европейских популяциях; гаплотип B – встречается у побережья штата Нью-Джерси (США) и в Европе, за исключением Нидерландов. Популяции краба Харриса Черноморско-Каспийского региона имеют общее происхождение, характеризуются низким генетическим разнообразием и отличаются по своей генетической структуре



от остальных популяций области интродукции в Европе. Популяция Каспийского моря происходит непосредственно от азовских популяций, и, возможно, что между ними происходили неоднократные контакты благодаря вектору судоходства. Вероятна также некоторая обособленность популяций крабов устьев рек в северо-восточной части Черного моря, состав гаплотипов которых отличается от других популяций региона.

**Местообитания.** В ходе полевых исследований описаны основные местообитания крабов Харриса в различных водоемах Азово-Черноморского бассейна. Детальные исследования использования крабами убежищ проведены на обширном мелководье Таманского залива. В норах (Рис 2, А и Б) присутствовало не более одного краба, иногда вместе с бычками (*Gobius* spp.). Самок часто находили в не имеющих заметного входа укрытиях под корневищами морской травы (Рис 2, В).

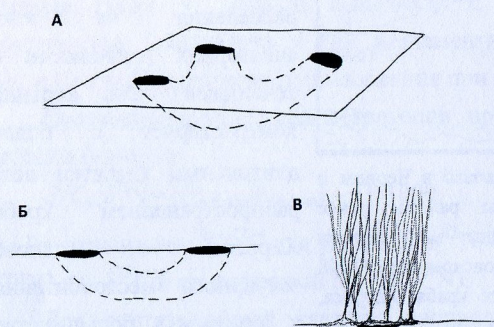


Рис. 2. Схемы типов нор, в которых был обнаружен *R. harrisi* в Таманском заливе. Нарисовано автором на основе личных наблюдений. А – нора с несколькими входами, Б – нора с двумя входами, В – нора в корневищах макрофитов, где было обнаружено большинство самок в 2011 г.

большее их количество оказывается вне укрытий, что предполагает более активное поведение самцов в ночное время суток. Такое дифференцированное поведение, возможно, позволяет минимизировать риск внутривидовой агрессии при высокой плотности популяции. В целом, полученные данные позволяют говорить об освоении крабом Харриса очень широкого круга местообитаний и гибкой стратегии использования укрытий.

На материале сборов 2011 г., произведенных со стандартных трансект в разное время суток, показано, что самки с кладкой преимущественно находятся в укрытиях, самки без кладки в большинстве своем в течение дня находятся вне укрытий, но прячутся к вечеру. Самцы днем и вечером находятся в укрытиях, но ранним утром относительно

**Размерный состав и соотношение полов.** На мелководье Таманского залива и в устье р. Вулан размерный состав группировок краба Харриса проанализирован с помощью алгоритмов разделения смешанных распределений. У самцов (всегда преобладавших на мелководье Таманского залива) обнаружено три размерные группы (средняя ШК: 12.4; 15.6 и 18.5 мм), а у самок различимы только две группы (средняя ШК: 9.2 и 12.1 мм), как у яйценосных, так и без кладки. В Таманском заливе на мелководьях (глубина до 1 м) молоди крабов Харриса во все периоды наблюдений (2011-2015 гг.) обнаружено не было. Недавно осевшая молодь крабов (средняя ШК 3.6 мм) была найдена в Таманском заливе на большей глубине (до 4 м). Мы полагаем, что на мелководье залива в теплое время года мигрируют только крупные половозрелые особи (преимущественно самцы), в то время как молодь остается вне зоны, подверженной воздействию приобя и ветрового стога и нагона воды. В устье р. Вулан на одном и том же участке присутствовали крабы трех размерных групп (самцы со средней ШК 8.1, 14.7 и 19.4 мм и самки с ШК 8.8, 13.3 и 15.7 мм) при близком соотношении полов (около 1:1). Данные по размерному составу позволяют предположить, что крабы Харриса массово достигают возраста, по меньшей мере, трех лет.

**Особенности созревания, размножения и плодовитость.** Размеры самок в изученных районах варьировали от 5 до 19.1 мм. За все годы наших наблюдений в Азово-Черноморском бассейне яйценосные самки наименьшего размера (ШК 8.9 мм) были найдены в устье р. Вулан.

В Таманском заливе в апреле 2014 г. все найденные самки не имели кладок на плеоподах, и многие были обнаружены в процессе копуляции в паре с самцом. Яйценосные самки встречались с середины мая (Таманский залив, 2015 г.), в отличие от Балтики, где они встречаются только с конца июня [Туробоуски, 1973].

При сравнении стадий зрелости (СЗ) гонад яйценосных самок со стадиями развития эмбрионов показана возможность производства самками во всех трёх районах сбора более одной кладки за сезон: В целом, самки, вынашивающие более развитые эмбрионы, имели и более зрелые гонады. В июле (Таманский залив, 2011 г.) были также встречены самки с развитыми гонадами (III-V СЗ) и малоразвитыми эмбрионами (1-2 стадии развития), что предполагает возможность для самок краба Харриса производить новую кладку сразу после выпуска личинок.



На основе литературных данных о сроках созревания яичников и развития эмбрионов у краба Харриса, собственных наблюдений, а также учитывая типичные температурные условия Таманского залива, можно предположить, что самки здесь могут откладывать до шести кладок за сезон размножения (май-сентябрь). Более длительный репродуктивный сезон позволяет производить большее количество кладок, что способствует более высокой скорости распространения краба в Азово-Черноморском бассейне по сравнению с Балтикой (где подходящий по температурным условиям репродуктивный сезон короче: конец июня – октябрь).

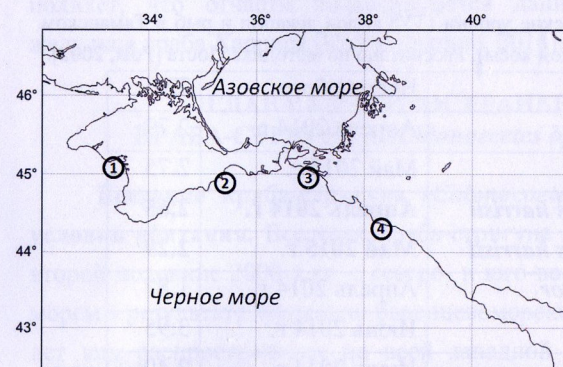
Количество яиц в кладке значительно варьирует: от 182 (Таманский залив, ШК 10.8 мм, июль 2011 г.) до 9133 (устье р. Вулан, ШК 19.1 мм, июль 2013 г.) на 1-2 стадии развития. Регрессионный анализ соотношения размера самки и размера кладки не показал статистически достоверной связи между ними. Такой разброс, возможно, объясняется тем, что у части особей это была первая кладка за сезон, а у других – по меньшей мере, вторая. Подобное явление предполагает возможность одноразового спаривания крабов за сезон. И действительно, мы ни разу не наблюдали летнее спаривание крабов. В среднем размер яиц с эмбрионами на стадиях развития 1-2 составлял от 0.007 до 0.026 мм<sup>3</sup>. Приведенные в работе (Приложение, таб. П.1.3) размеры яиц крабов Харриса из Таманского залива, Азовского моря и устья р. Вулан хорошо согласуются с литературными данными для Черного и Аральского морей.

**О вероятном замещении брахинотуса (*Brachynotus sexdentatus*) крабом Харриса в Азовском море.** До вселения краба Харриса в Азовское море практически единственным видом крабов там был брахинотус - руководящая форма в ряде типов донных биоценозов [Воробьевым, 1949]. С конца 2000-х гг. этот вид не отмечался при описании результатов бентосных съемок различных районов Азовского моря. Мы также не обнаружили этого краба ни в Азовском море, ни в Таманском заливе. Зато мы впервые нашли взрослых брахинотусов на севере Черного моря – у побережий Крыма и Краснодарского края.

Наши сборы *B. sexdentatus* на четырех различных участках на севере Черного моря в 2012-2016 гг. (Рис. 3) позволили получить материал для сравнения местообитаний, размеров и репродуктивных характеристик этого вида и *R. harrisii*. Они имеют сходные размеры (макс. ШК 20 мм и 24 мм,

соответственно). У Бугазской косы *B. sexdentatus* использует укрытия под ракушей и камнями. Сходное поведение наблюдается у краба Харриса в Азовском море. При этом в Черном море у Бугазской косы краб Харриса не был обнаружен, хотя он обитает в близлежащем Бугазском лимане, где, в свою очередь, отсутствует *B. sexdentatus*.

Анализ репродуктивных характеристик *B. sexdentatus* и *R. harrisii* не обнаруживает между ними существенных различий: у обоих видов вероятно более чем одна кладка за сезон, сходны количество и размер яиц в кладках. Однако у чужеродного краба Харриса в местах вселения отсутствуют паразиты из группы корнеголовых ракообразных (*Rhizocephala*), оказывающие влияние на репродуктивные функции хозяина. У брахинотусов в Черном и Средиземном морях находили стерилизующего паразита *Sacculina carcini*, в том числе - у *B. sexdentatus* из Азовского моря (по данным коллекции ЗИН РАН). Эффект паразитической стерилизации может приводить к снижению общего репродуктивного потенциала популяции *B. sexdentatus* по сравнению с чужеродным видом.



**Рис 3.** Места обнаружения *B. sexdentatus* в северной части Черного моря в 2012-2015 гг. 1 –Евпатория; 2 – Феодосия; 3 – Бугазская коса; 4 – г. Туапсе.

механическое усилие [Warner, Jones, 1976]. Таким образом, при общем сходстве конструкции клешней брахинотуса и краба Харриса, предназначенной для обработки сходного набора пищевых объектов, чужеродный вид имеет одну более мощную клешню, а другую более «быструю». На популяционном уровне это может обеспечивать ему

Наши морфометрические анализы показали, что краб-вселенец имеет более мощные гетерохелические клешни, в то время как местный вид имеет более слабые изохелические клешни. Меньшая клешня у крабов предназначена для быстрых действий, а большая используется, когда требуется значительное



преимущество, как при добывании пищи, так и при межвидовых столкновениях, например, при борьбе за убежища.

Таким образом, сценарий вытеснения чужеродным крабом *R. harrisii* местного вида *B. sexdentatus* в Азовском море вследствие конкуренции за территорию и пищу выглядит наиболее вероятным объяснением практического отсутствия брахинотуса в этом бассейне в наши дни. В то же время, у побережья Крыма, Кавказа и, судя по литературным источникам, Турции *B. sexdentatus*, остается обычным видом, будучи, возможно, лучше приспособленным к абиотическим условиям и биотическому окружению в этих районах, чем краб Харриса.

**Положение чужеродного (*Rhithropanopeus harrisii*) и нативного (*Brachynotus sexdentatus*) видов крабов в трофической сети.** На основе результатов анализа стабильных изотопов в тканях организмов, собранных на мелководье Таманского залива и у Бугазской косы были рассчитаны относительные трофические уровни ряда видов Decapoda и некоторых рыб-бентофагов (Табл. 2).

**Таблица 2.** Относительные трофические уровни (ТУ) видов декапод и рыб в Таманском заливе и Черном море (район Бугазской косы). Рассчитано по методике Поста [Post, 2002].

Место сбора	Вид	Время сбора	ТУ
Таманский залив	<i>Pilumnus hirtellus</i>	Апрель 2014 г.	2.79
	<i>Gobius</i> spp.	Май 2015 г.	2.75
	<b><i>Rhithropanopeus harrisii</i></b>	<b>Апрель 2014 г.</b>	<b>2.65</b>
	<b><i>Rhithropanopeus harrisii</i></b>	<b>Май 2015 г.</b>	<b>2.29</b>
	<i>Diogenes pugilator</i>	Апрель 2014 г.	1.87
Бугазкая коса	<i>Gobius</i> spp.	Июнь 2014 г.	3.95
	<i>Xantho poressa</i>	Июнь 2014 г.	2.40
	<i>Diogenes pugilator</i>	Июнь 2014 г.	2.45
	<b><i>Brachynotus sexdentatus</i></b>	<b>Июнь 2014 г.</b>	<b>2.56</b>
	<i>Sygnathus</i> sp.	Июнь 2014 г.	2.60
	<i>Liocarcinus vernalis</i>	Июнь 2014 г.	2.82
	<i>Eriphia verrucosa</i>	Июнь 2014 г.	3.22
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	Июнь 2014 г.	3.85	

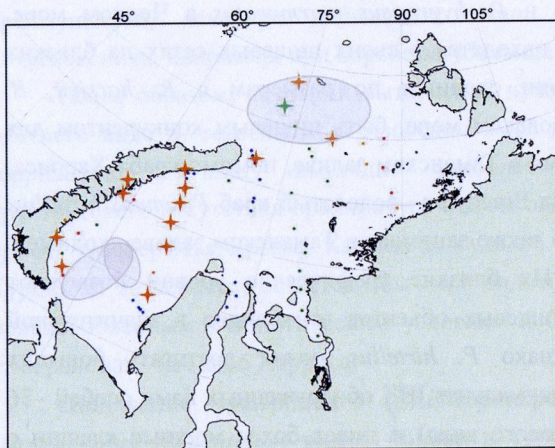
В целом, *R. harrisii* занимает тот же трофический уровень, что и основные хищники/падальщики в Таманском заливе. Здесь отсутствуют крупные хищные крабы, находящиеся на трофическом уровне выше 3-го,

такие как *Eriphia verrucosa* и *Pachygrapsus marmoratus* в Черном море. Брахинотус и краб Харриса находятся в своих пищевых сетях на близких трофических уровнях. Будучи сходным по размерам с *R. harrisii*, *B. sexdentatus* мог, обитая в Азовском море, быть пищевым конкурентом для этого вида. В настоящее время в Таманском заливе, помимо краба Харриса, присутствует только один вид Brachyura –волосатый краб *Pilumnus hirtellus*. По нашим данным, этот краб также занимает в Таманском заливе сходные с *R. harrisii* местообитания. Их близкие трофические уровни позволяют говорить о том, что круг пищевых объектов этих видов в значительной степени перекрывается. Однако *P. hirtellus* может достигать больших размеров, чем *R. harrisii* (максимальная ШК обнаруженных нами особей –36 мм у первого и 24 мм у второго вида) и имеет более мощные клешни с выраженной асимметрией. Возможно, что *P. hirtellus* и краб Харриса в Таманском заливе различаются по характеру питания, так что первый (аборигенный) вид в большей степени потребляет моллюсков (судя по конструкции большой клешни), а второй (чужеродный) – ракообразных и полихет, что отчасти подтверждается данными изучения содержимого желудков краба Харриса [Колесниченко, 2014].

#### ГЛАВА 4 РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ КРАБА-СТРИГУНА (*Chionoecetes opilio*) В КАРСКОМ МОРЕ

**Вселение краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Карское море и условия обитания.** Вселение краба-стригуна в Карское море произошло во второй половине 2000-х гг. с северо- и юго-восточных границ с Баренцевым морем в результате экспансии баренцевоморской популяции. Менее чем за 10 лет вид распространился по всей западной части моря. Район массовой встречаемости краба-стригуна в Карском море совпадал в 2014-2016 гг. с областью, подверженной влиянию баренцевоморских вод (Рис. 4). Кроме того, молодь стригунов встречалась в заливах восточного побережья Новой Земли. Краб-стригун обитает преимущественно на илистых грунтах, иногда с примесью гальки, ракуши или фораминиферы *Saccorhyza ramosa*, на глубинах от 17 до 330 м. Температурный диапазон обитания составляет от –1.45 до 0.4°C, соленость в области встречаемости изменяется от 33.9 до 34.9‰.





**Рисунок 4.** Траловые станции экспедиций ИО РАН в Карское море и встречаемость краба-стригуна в уловах 54 рейса «Академик Мстислав Келдыш» (АМК), 2007 г. (синий), рейса АМК59 2011 г. (зеленый), 125 рейса «Профессор Штокман» (ПШ), 2013 г. (красный) и рейса ПШ128, 2014 г. (оранжевый). Точка – отсутствие крабов в улове по визуальной оценке; Звезда – присутствие в детально разобранных подпробах и по визуальной оценке; Серые овалы – места находок крабов по литературным данным [Зими́на, 2014; Соколов, 2014].

всех стадий роста (instars) неполовозрелых крабов. Присутствие полного размерного ряда крабов у пролива Карские Ворота (в том числе половозрелых особей до 117 мм ШК) и в заливе Абросимова (особенно – наличие молоди, которая вряд ли способна проходить большие расстояния), позволяет предположить, что крабы выросли до этих размеров непосредственно в Карском море. В 2016 г., впервые в Карском море, были обнаружены самки с кладкой на плеоподах.

Заливы восточного побережья Новой Земли имеют обедненные бентосные сообщества по сравнению с открытой частью Карского моря [Удалов и др., 2016; Чава и др., 2017]. В большинстве заливов крабы были представлены исключительно молодыми особями. Возможно, заливы Новой Земли (где может быть меньше потенциальных потребителей молоди крабов) являются своего рода «яслями» для молоди краба-стригуна, откуда крабы мигрируют в открытые части Карского моря по мере роста и созревания.

**Размерная структура популяции.** Размерная структура карской популяции крабов-стригунов была исследована на основе материалов, собранных в ходе 128-го рейса НИС «Профессор Штокман» в 2014 г. и 66-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в 2016 г.

В большинстве заливов крабы не достигали размера половозрелости. Однако анализ смешанного распределения позволил выявить в пробах краба-стригуна из Карского моря в 2016 г. наличие

Таким образом, в западной части Карского моря оседание молоди краба-стригуна происходило, по меньшей мере, в течение 2011 – 2016 гг. Учитывая, что начиная с 2014 г. осевшую молодь обнаруживали вне области непосредственного залива баренцевоморских вод, карская популяция могла включать к 2016 г. не менее 3-х годовых когорт местного пополнения.

**Положение *Chionoecetes opilio* в трофической сети в заливе Седова, Новая Земля.** Собранные крабы-стригуны из залива Седова были неполовозрелыми особями (ШК около 50 мм). Для анализа также были собраны хищные виды, виды-фильтраторы и детритофаги. Результаты изотопного анализа показывают, что молодь краба-стригуна в Карском море находится на более низком трофическом уровне, чем известные хищники, ближе к уровню детритофагов, что указывает на значительную долю детрита в питании этой возрастной группы. Это согласуется с литературными данными, согласно которым в природном ареале краб-стригун является хищником и питается полихетами, моллюсками, ракообразными (в т.ч. особями своего вида), иглокожими и рыбами, а молодь употребляет в пищу и детрит [Чучукало и др., 2011; Kolts et al., 2013 и др.].

#### **ГЛАВА 5 *Paralithodes camtschaticus* В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ: КРАТКИЙ ОБЗОР ФОРМИРОВАНИЯ И СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ. ПОЛОЖЕНИЕ КАМЧАТСКОГО КРАБА В ТРОФИЧЕСКИХ СЕТЯХ ПРИБЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ.**

В главе представлен обзор наиболее важных литературных данных о распространении, биологии и экологии камчатского краба в Баренцевом море.

Большинство работ по питанию камчатского краба [обзоры см. Falk-Petersen et al., 2011; Jørgensen, Spiridonov, 2013] основаны на качественном описании или оценке частоты встречаемости разных организмов в желудках. Спектр питания крабов включает в себя около 170 видов (беспозвоночные, водоросли, мертвая рыба), а также детрит. Учитывая возрастную, пространственную и сезонную изменчивость в распределении и поведении крабов, эти данные недостаточны для определения общего положения камчатского краба в трофической сети Баренцева моря. Анализ состава стабильных изотопов азота и углерода позволяет исследовать относительное



положение краба-вселенца в экосистеме в сравнении с положением местных видов декапод.

В губе Зеленая взрослые особи камчатского краба занимали более высокий трофический уровень (ТУ) – 3.10, чем молодь (ТУ 2.74). Различия между положением взрослых особей в трофической сети губы Зеленой и ближайших участков у открытого побережья моря незначительно. В лагунах Линьялампи и Сисяярви камчатский краб (взрослые особи) находился на трофическом уровне 2.88 – ниже, чем у взрослых особей в сопредельной открытой части губы Амбарная (3.44) и близко к уровню молоди в губе Зеленой. Почти во всех исследованных случаях два местных вида краба *Hyas araneus* и *H. coarctatus* и рак-отшельник *Pagurus bernhardus* находились на сходных трофических уровнях с взрослыми камчатскими крабами, в то время как рак-отшельник *P. pubescens* – на более низком трофическом уровне.

**Таблица 3.** Трофический уровень [Post, 2002] для крабов и раков-отшельников, собранных в Баренцевом море в 2013 и 2015 гг.

Вид	Лагуны	Залив	Губа Зеленая	Море
<i>Paralithodes camtschaticus</i> , взрослые	2.88	3.44	3.1	3.13
<i>Paralithodes camtschaticus</i> , молодые			2.74	
<i>Hyas araneus</i>	3.16	3.42	2.9	
<i>Hyas coarctatus</i>		3.46	3.11	3.11
<i>Pagurus pubescens</i>	2.72	2.81	2.62	
<i>Pagurus bernhardus</i>		3.28		3.29

Анализ эллипсов SIBER [Jacksonetal, 2011] камчатских крабов из моря и из губы Зеленая показал различия между изотопными нишами крупных крабов в море и молодых в губе. Перекрытие изотопных ниш составляет 61% у крабов из губы и всего 36% у крабов из моря. В свою очередь, вероятность того, что изотопная ниша крабов в губе меньше, составляет 67%.

Состав пищи в желудках был изучен Н.С. Пушкиной (личное сообщение) у 44 особей *P. camtschaticus*, собранных автором в губе Зеленая в 2016 г., по методике Р.Н. Буруковского [2009]. По частоте встречаемости доминировали двустворчатые моллюски, которые обнаруживались практически в каждом желудке (76.7%) и были представлены, в основном, молодью и часто спатом; бурые водоросли (67.4%), брюхоногие моллюски и детрит (по 65.1%), а также фораминиферы (60.5%). К второстепенным объектам питания отнесены те, которые встречались в каждом втором-третьем желудках: офиуры (53.5%), полихеты (44.2%), красные водоросли (41.9%) и морские ежи (37.2%). В реконструированном (виртуальном)

пищевом комке по объему также преобладали моллюски 41.3%, второе и третье места занимали водоросли (20.6%) и детрит (10%).

В нашем исследовании почти все виды декапод в губах и в море имеют перекрывающиеся или довольно близкие изотопные ниши. Однако даже неполовозрелые камчатские крабы могут быть существенно крупнее крабов-пауков; их спектры питания с высокой вероятностью различаются, и явных признаков пищевой конкуренции между ними нет.

Изотопные данные, анализ состава пищи в желудках, приведенные в этой работе и литературные сведения по составу пищи камчатских крабов не позволяют предполагать хищничества последних по отношению к местным видам декапод. Таким образом, на сегодняшний день нет свидетельств отрицательного влияния натурализовавшегося в Баренцевом море камчатского краба на местные виды крабов-пауков и раков-отшельников. В то же время, формирование популяции этого вида-вселенца в Баренцевом море увеличило и значительно диверсифицировало пресс хищничества десятиногих ракообразных на бентосные организмы по сравнению с ситуацией, существовавшей до вселения.

## ГЛАВА 6 ОБЗОР РАСПРОСТРАНЕНИЯ И БИОЛОГИИ ДРУГИХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ДЕКАПОДА В РОССИЙСКИХ МОРЯХ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ.

Глава представляет собой обзор и обобщение литературных данных о находках и биологии других чужеродных видов десятиногих ракообразных. **Китайский мохнаторукий краб (*Eriocheir sinensis*)** является самым широко распространенным видом чужеродных декапод в водоемах России и близлежащих стран. Он встречается в большинстве европейских бассейнов, за исключением Баренцева моря. В то же время, свидетельства формирования самовоспроизводящихся популяций *E. sinensis* в восточной части Балтийского, Белого, Черного, Азовского и Каспийского морей отсутствуют. В российских водах нами выявлена только одна находка **зеленого краб (*Carcinus maenas*)** в Баренцевом море у о. Кильдин в 1877 г. **Голубой краб (*Callinectes sapidus*)** впервые найден в Черном море в 1949 г. Увеличивающееся количество находок, а также поимки самок с кладкой позволяют предположить формирование воспроизводящейся популяции голубого краба в Азово-Черноморском бассейне. **Азиатский прибрежный**

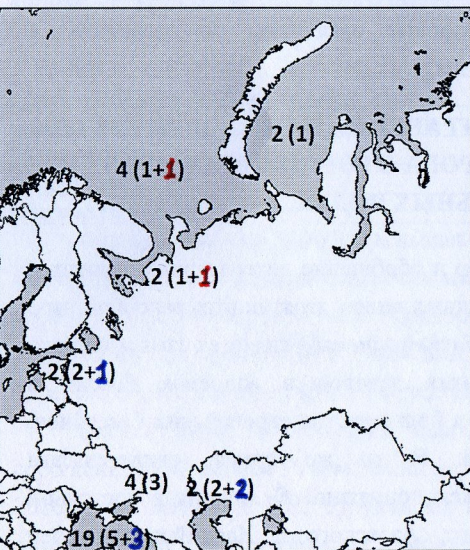


краб (*Hemigrapsus sanguineus*) и краб Сэя (*Dyspanopeus sayi*) известны по единичным сборам в водах Румынии, а в российских водах Черного моря пока не отмечены. Креветки *Palaemon elegans* и *P. adspersus* непреднамеренно занесены из Азово-Черноморского бассейна в Каспийское море, возможно, в 1930-х гг. *P. elegans* достигла Аральского моря в 1950-х гг. и, по нашим данным, по-прежнему обычна в Малом Арале. Начиная с конца 1990-х – начала 2000-х гг. этот вид начал широко распространяться в Балтийском море, и стал обычен в лагунах р. Вислы, Рижском и Финском заливах. Существуют единичные находки зеленой тигровой креветки (*Penaeus semisculcatus*) и восточно-азиатских видов палеомонов (*Palaemon macrodactylus* и *P. longirostris*) в Черном море.

#### ГЛАВА 7 ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ДЕСЯТИНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ В МОРЯХ РОССИИ И ОБУСЛАВЛИВАЮЩИЕ ИХ

#### ФАКТОРЫ (СИНТЕЗ И ОБСУЖДЕНИЕ).

Глава представляет синтез оригинальных и литературных данных по распространению чужеродных видов Decapoda в морях России и сопредельных вод. Чужеродные десятиногие достоверно не выявлены в арктических морях к востоку от Карского моря и на Дальнем Востоке (за исключением единичных находок китайского мохнаторукого краба в реке Амур). В Японском море и на



юге Сахалина встречено несколько криптогенных тихоокеанских видов, **Рисунок 5** Общее число видов Вгашуага в которых могут быть как европейским морях России, количество чужеродных видов Вгашуага (черным в скобках) и число других чужеродных видов декапод обитающими на границе ареала. Находки декапод-вселенцев (цветным в скобках: синим – креветки, красным – камчатский краб).

приурочены, в основном, к Атлантическому бассейну. Особенно высоко число находок в Черном море, для которого характерно и наибольшее (для европейских вод России) число видов нативных декапод (Рис. 5).

Тринадцать видов чужеродных Decapoda в морях России (8 на данный момент не являются акклиматизированными) могут быть подразделены на 4 группы. Так называемые «глобально инвазивные виды» [Yamada, 2001] имеют историю успешных вселений в несколько морей и, как минимум, в два океана. В водах восточной Европы это - китайский мохнаторукий краб, краб Харриса и голубой краб. Известны также единичные находки зеленого краба в Баренцевом море, азиатского прибрежного краба, краба Сэя и двух креветок (*Palaemon macrodactylus* и *P. longirostris*) в Черном море. Ко второй группе, «региональных вселенцев», можно отнести виды креветок *Palaemon elegans* и *P. adspersus*, переселившиеся из относительно близких водоемов (внутри-европейские вселения). В морях России и прилегающих водах присутствуют почти все возможные представители декаподы из группы «Аркто-субарктические виды-вселенцы» (за исключением *Cancer irroratus*, вселившегося в воды Исландии): камчатский краб и краб-стригун. Четвертую группу формирует зеленая тигровая креветка (*Penaeus semisculcatus*), известная по двум находкам в Черном море, которая, скорее всего, является лессепсовским мигрантом [Por, 1978; Galil, 2012].

Можно выделить следующие особенности вселения и инвазии чужеродных Decapoda в морские и солоноватые воды Восточной Европы и Северной Азии:

- Сходство состава вселенцев морей Черноморско-Каспийского региона и Балтики;
- Наличие уникальной группы «Аркто-субарктических вселенцев» в Баренцевом, Карском и отчасти Белом морях;
- Отсутствие признаков натурализации *Eriocheir sinensis* при самой широкой его встречаемости (по сравнению с другими районами вселения) - от Белого моря до юга Каспия;
- Примеры особого типа быстрого расселения крабов-интродуцентов на обширные шельфовые акватории, в противоположность часто встречающемуся расселению вдоль берегов, которое часто описывается в литературе.



## ГЛАВА 8 ПРОБЛЕМА ОЦЕНКИ ВОЗДЕЙСТВИЯ, ПРОГНОЗ И МОНИТОРИНГ ИНТРОДУКЦИЙ И ИНВАЗИЙ DECAPODA В РОССИЙСКИХ МОРЯХ

В главе обсуждается проблема оценки воздействия чужеродных видов декапод на биотопы, сообщества и экосистемы в районе вселения. Оценка воздействия чужеродных видов на среду обитания, сообщества и экосистемы в местах вселения должна проводиться по нескольким параметрам и учитывать разные пространственно-временные масштабы [Olenin et al., 2006]. Воздействие вида-вселенца во многом связано с его положением в трофической сети. На основе результатов анализа стабильных изотопов и данных о составе пищи обсуждены возможные экосистемные последствия вселения камчатского краба, краба Харриса и краба-стригуна и проблемы их выявления.

Для предотвращения вселения новых чужеродных видов необходимо знать, какие инвазивные виды представляют в данный момент наибольшую угрозу, и наиболее вероятный вектор их переноса. На основе знаний о биологии уже интродуцированных видов крабов и потенциальных видов-вселенцев, а также данных по условиям среды в морях России можно предположить дальнейшее развитие интродукции Decapoda:

- На юге Дальнего Востока России возможно вселение гибрида зеленого и травяного крабов (*Carcinus maenas* и *C. aestuarii*) из вод Японии, где этот гибрид уже присутствует;
- В Азово-Черноморском бассейне можно ожидать натурализации голубого и китайского крабов, а также роста находок новых вселенцев;
- В Балтийском море возможно появление краба Харриса в водах Финского залива;
- На юго-западе Баренцева моря возможно появление *C. irroratus*, уже вселившегося в воды Исландии;
- На севере Баренцева моря и в Карском море можно ожидать дальнейшего распространения краба-стригуна;
- В Белом море возможны находки вселенцев при маловероятной их натурализации.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку расселение чужеродных видов является одним из главных признанных глобальных угроз для естественного биологического разнообразия планеты, данные по распространению и биологии видов-вселенцев важны для решения задач управления природопользованием и прогноза изменения экосистем. Изучение истории распространения как старых (краб Харриса), так и недавних (краб-стригун) вселенцев позволяет выявить общие предпосылки инвазий морских видов в области вселения и формирование отношений с местными видами, которые в предельных случаях приводят к вытеснению последних. Вероятным примером такого события является замещение брахинотуса крабом Харриса в Азовском море.

В данной работе представлен полный список известных чужеродных видов Decapoda в морях России и сопредельных морских водах и прогноз возможного развития интродукций представителей этой группы. Данные по биологии и положению в трофических сетях ряда крабов-вселенцев, представленные в этой работе, могут использоваться для оценки, прогнозирования и контроля распространения, анализа влияния чужеродных видов на местные экосистемы и оценки их хозяйственного значения.

## ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в Азово-Черноморском регионе краб Харриса осваивает биотопы с широким диапазоном солености, типом грунтов и проективным покрытием водной растительности. Вид совершает сезонные миграции и имеет гибкую стратегию использования укрытий, что позволяет ему адаптироваться к различным условиям региона.
2. С помощью анализа размерной структуры группировок и репродуктивных характеристик краба Харриса было выявлено, что краб в массе имеет продолжительность жизни около 3 лет; в южных морях России самки могут вынашивать более одной кладки за сезон.
3. На основе генетического анализа установлено, что Азово-Черноморская популяция краба Харриса являются результатом интродукции из европейских вод, а каспийская популяция происходит непосредственно от азовской популяции. В реках черноморского побережья Краснодарского края популяция краба Харриса обособлены,



и возможно, имеют отличный от остальной азово-черноморской популяции источник основателей.

4. Существенная деградация популяции местного вида крабов *Brachynotus sexdentatus* в Азовском море в конце XX в., с высокой вероятностью является результатом вытеснения видом-вселенцем крабом Харриса за счет конкуренции за пищу и укрытия.
5. На основе распределения краба и размерной структуры группировок высказано предположение, что вселение краба-стригуна в Карское море произошло во второй половине 2000-х гг. Показано, что к 2016 г. этот вид распространился по всему западному шельфу моря. В популяции присутствовали, минимум, три когорты местного пополнения.
6. На основе анализа стабильных изотопов азота и углерода показано, что краб Харриса и камчатский краб находятся на близком трофическом уровне с местными видами крабов – оба вида используют, в основном, разнообразную животную пищу. В состав усваиваемой пищи молодого краба-стригуна входит детрит, что позволяет крабу достигать высокой численности при низкой продуктивности Карского моря.
7. На основе литературных, музейных и оригинальных материалов в российских морях выявлено 13 видов вселенцев декапод, при этом подтверждена акклиматизация только 5-ти видов: *Rhithropanopeus harrisi*, *Paralithodes camtschaticus*, *Chionoecetes opilio*, *Palaemon elegans* и *P. adspersus*.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Булышева Н. И., Набоженко М. В., Семин В. Л., Шохин И. В., Залота А. К. Новые данные о макрозообентосе Бейсугского лимана Азовского моря // Юг России: экология, развитие. 2013. № 3. С. 110-118
2. Матишов Г. Г., Набоженко М. В., Шохин И. В., Золотарева А. Е., Булышева Н. И., Семин В. Л., Польшин В. В., Поважный В. В., Вербицкий Р. Е., Вербицкий Е. В., Сапожников Ф. В., Спиридонов В. А., Залота А. К. Комплексные исследования в Черном и Азовском морях летом 2012 г. // Океанология, 2013. Том 53, № 3. С. 418-420.
3. Симакова У. В., Залота А. К., Спиридонов В. А. Генетический анализ популяций чужеродного североамериканского краба *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) в

водах Черноморско-Каспийского региона // Российский журнал биологических инвазий, 2017. № 1. С. 70-82.

4. **Zalota A. K., Spiridonov V. A., Kolyuchkina G. A.** In situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea: Decapoda: Panopeidae) applied in the Black Sea and the Sea of Azov // *Arthropoda Selecta*, 2016. Vol. 25. № 1. P. 39-62.

##### Статьи в других изданиях

5. **Спиридонов В. А., Залота А. К., Веденин А. А.** Быстрое развитие инвазии краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Карском море / Материалы научной конференции «Экосистема Карского моря – новые данные экспедиционных исследований». М.: ИТ океанологии РАН. 2015. С. 179-183. ISBN 978-5904761-49-3.
6. **Izhitskiy A. S., Zavialov P. O., Sapozhnikov P. V., Kirillin G. B., Grossart H. P., Kalinina O. Y., Zalota A. K., Goncharenko I. V., and Kurbaniyazov A. K.** Present state of the Aral Sea: diverging physical and biological characteristics of the residual basins // *Scientific Reports*, 2016. № 6. P. 23906, DOI: 10.1038/srep23906
7. **Zalota A. K., Spiridonov V. A.** Vectors of introduction and pathways of dispersal of alien decapod species in Black, Azov, Caspian and seas. pp. 115-120 In *CIESM Monograph 48* [F. Briand ed.] Marine connectivity – migration and larval dispersal CIESM Publisher, Monaco. 2016. 172 p.

##### Другие публикации

8. **Zalota A. K., Spiridonov V. A., Tiunov A. V.** The position of an invasive crab *Rhithropanopeus harrisi* in the food web of the Taman Bay, Sea of Azov / The 4th Bi-annual Black Sea Conference: 28-31 October 2013, Constanta, Romania Black Sea – Challenges towards good environmental status. Abstracts volume. Constanta: Editura Boldas, 2013. P. 118.
9. **Zalota A. K.** Habitats, population composition, behavior and diet of an introduced crab *Rhithropanopeus harrisi* in the Russian waters of the Black Sea and the Taman Bay / 49<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium, September 8–12, 2014, St. Petersburg, Russia, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences – A variety of interactions in the marine environment. Abstract volume. P. 17.
10. **Zalota A. K., Spiridonov V. A.** Trophic position of the introduced and native crab species (Crustacea Decapoda Brachyura et Anomura) in shallow waters of the subarctic and temperate seas as revealed by <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C and <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N Stable Isotope Ratio Analysis (SIA) / 8<sup>th</sup> International Crustacean Congress (ICC-8), August 18-23, 2014 Frankfurt a. M., Germany. Abstracts volume. P. 233.
11. **Zalota A. K., Spiridonov V. A.** Understanding and forecasting invasive marine Decapod distribution in the waters of northern Eurasia / 50<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium 21.09.-25.09.2015 Helgoland, Germany. Abstract volume. P. 23.
12. **Zalota A. K., Spiridonov V. A.** Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и возможности их промыслового



использования / Промысловые беспозвоночные. Сборник материалов VIII Всероссийской конференции, 2-5 сентября 2015 г. Калининград: Изд-во КГТУ. 2015. С. 28-32.

13. **Zalota A. K., Simakova U. V., Kolyuchkina G. A., Anosov S. E., Spiridonov V. A.** The enigma of small crab *Brachynotus sexdentatus* Risso, 1827 (Crustacea Brachyura Varunidae) in the Black sea – Azov basin / 51<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium 26.09.-30.09.2016 Rhodes, Greece. Abstract volume. P. 63.
14. **Залота А. К., Спиридонов В.А., Веденин А.А.** Краб-стригун (*Chionoecetes opilio*) – вид-вселенец в Каспском море / Труды V международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование». 19-22 октября 2016 г., Москва, МГУ. 2016. С. 326–328.

**Благодарности.** Я безмерно благодарна моему научному руководителю д.б.н. Василию Альбертовичу Спиридонову, который был не просто учителем, но и наставником, который вдохновлял, поддерживал и направлял меня.

Я искренне признательна зам. директора ИО РАН по Направлению экологии морей и океанов члену-корреспонденту РАН д.б.н. М.В. Флинту и зав. Лабораторией экологии прибрежных донных сообществ д.б.н. В.О. Мокиевскому за постоянную поддержку и помощь, как и моим коллегам по лаборатории и институту, которые стали моей научной семьей.

Я благодарна коллегам из МГУ, ИПЭЭ имю А. Н. Северцова РАН, (ВНИРО), ИАЗ ЮНЦ РАН, Морского отряда Фанагорийской археологической экспедиции за помощь во время полевых работ.

Я благодарю свою семью, которая меня всегда поддерживала и верила в мой успех.

Полевые и лабораторные работы, послужившие основой диссертации, поддержаны грантами Российского фонда фундаментальных исследований 13-04-01127 и 16-04-01526 и грантом Российского научного фонда 14-50-00095.