

УДК 574.589;591.526;595.36

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ СИМБИОТИЧЕСКОГО КРАБА *TRAPEZIA SEPTATA* (DECAPODA, TRAPEZIIDAE) НА РАННИХ СТАДИЯХ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛОНИЙ КОРАЛЛОВ

© 2023 г. В. А. Меркин^а, *, Т. А. Бритаев^б, **

^аМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119991 Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 124057 Россия

*e-mail: vmx7@mail.ru

**e-mail: britayev@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 22.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Исследованы пространственное размещение, экстенсивность и интенсивность заселения, размерная структура, половой состав и плодовитость крабов *Trapezia septata* — симбионтов кораллов *Pocillopora* cf. *verrucosa* на ранних стадиях формирования их колоний. Пробы были собраны в бухте Дамбай, залив Нячанг, Вьетнам с колоний, выращенных на искусственных носителях из небольших фрагментов в течение трехмесячной экспозиции в естественных условиях. Установлено, что уже на этой стадии формирования 57% колоний заселены *T. septata*, причем многие крабы образовали пары и приступили к размножению (42.6% самок под абдоменом имели кладки с эмбрионами). При этом для исследованной популяции *T. septata* характерен ряд черт, не свойственных сформировавшимся популяциям крабов: 1) менее половины особей (49%) входит в состав разнополых пар и около 40% — это одиночные особи, относительная численность особей в парах растет пропорционально объему колоний; 2) в популяции нет особей, достигших дефинитивных размеров, — модальная ширина карапакса самцов 6–6.9 мм, самок 7.0–7.9 мм; 3) соотношение полов смещено в сторону самцов ($m : f = 1.4$), при этом с увеличением размеров колонии относительная численность самок растет и соотношение полов приближается к единице; 4) плодовитость самок невелика (147 ± 118) и увеличивается с увеличением их размеров. Все это свидетельствует о том, что формирование зрелой популяционной структуры не завершено. Высокая численность одиночных особей и смещение в соотношении полов в сторону самцов связаны с конкуренцией за ограниченный ресурс между самцами и самками, при которой колонии в первую очередь занимают более конкурентоспособные самцы. Гипотезу межполовой конкуренции подтверждают выравнивание соотношения полов и рост численности пар с увеличением ресурсной базы — размеров колоний. Альтернативная гипотеза предполагает первичный перекос в соотношении полов в пользу самцов, активную первичную колонизацию колоний самцами с последующей их миграцией от колонии к колонии в поисках самок, сопровождающейся высокой смертностью.

Ключевые слова: кораллы, симбионты, Trapeziidae, конкуренция, соотношение полов, плодовитость

DOI: 10.31857/S0044513423060090, **EDN:** YOJLFT

Представление о биоразнообразии коралловых рифов в основном ассоциируется с самими кораллами, рыбами, крупными моллюсками и иглокожими, хотя подавляющее большинство обитателей кораллов — это мелкие беспозвоночные и рыбы, обитающие в труднодоступных местах и расщелинах, в том числе на поверхности и внутри живых колоний кораллов (Stella et al., 2011). Многие из них являются специализированными обитателями кораллов — симбионтами, которые взаимодействуют с кораллом-хозяином, получая от

него надежное убежище, пищу, место для размножения и выращивания потомства (Knudsen, 1967; Stella et al., 2011). В то же время, некоторые симбионты, в основном десятиногие ракообразные, установили взаимовыгодные (мутуалистические) отношения с кораллами. Они защищают хозяина от нападения хищных морских звезд и моллюсков (Glynn, 1980; Pratchett, 2001; Rouzé et al., 2014; Devantier et al., 1986), обеспечивают питательными веществами, необходимыми для размножения симбиотических водорослей-зоок-

сантелл и ускорения роста кораллов (Liberman et al., 1995; Mokady et al., 1998), удаляют осадок, бактериальные поражения и обрастателей (Stachowicz, Hay, 1999; Stewart et al., 2006).

Особенно богата и разнообразна фауна симбионтов на ветвистых кораллах семейств Асгоровидеи и Покиллопоридеи (Stella et al., 2011). Однако фауна симбионтов этих семейств различна: если на акропоридеях преобладают крабы семейства Тетралиидеи, то на поциллопоридеях — крабы семейства Трапезидеи (Castro, 2015).

Семейство Трапезидеи небольшое, включает 7 родов и 39 видов крабов, большинство которых (22 вида) входит в состав рода *Trapezia* (Türkay et al., 2023). Крабы *Trapezia* (трапезии) — ключевая группа симбионтов кораллов, обеспечивающая нормальное функционирование и защиту хозяина от хищников, поэтому биология трапезий изучена неплохо (см. например, Castro, 1978; MacKeon, Moore, 2014; Stewart et al., 2006). Известно, что они питаются слизью, полипами кораллов (Knudsen, 1967) и, как было показано недавно (Shmuel et al., 2022), планктоном. В свою очередь, трапезии служат источником пищи для разнообразных коралловых рыб и беспозвоночных (см. например, Hiatt, Strasburg, 1960; Garth, 1973), играя существенную роль в функционировании коралловых сообществ (Epochs, 2012; Montano, 2020). Трапезии территориальны — одна пара крабов, самец и самка, как правило, контролируют одну колонию, не допуская вселения конспецифичных особей, но и не препятствуя появлению других видов рода (Preston, 1973; Huber, 1987). Некоторые особенности популяционной структуры трапезий рассмотрены в ряде публикаций (см. например, Gotelli et al., 1985; Huber, Coles, 1986; Chang et al., 1987). Однако в этих работах рассматриваются популяционные характеристики трапезий, ассоциированных со сформировавшимися, крупными колониями кораллов, тогда как ранние, переходные стадии формирования популяции трапезий остаются не исследованы. При этом условия существования крабов на маленьких и больших зрелых, сформировавшихся колониях кораллов не одинаковы. На маленьких колониях крабы сталкиваются с недостатком ресурсов (убежища и пищи), что в свою очередь, может препятствовать заселению колоний подросшими мигрирующими особями (Thiel et al., 2003; Mekhova et al., 2015) и благоприятствовать их заселению оседающими личинками из планктона. Кроме того, известно, что у многих симбиотических ракообразных заселение хозяев происходит в первую очередь самцами (Пастернак и др., 2004). Можно предполагать, что эти особенности будут отражаться на структуре популяции симбионтов.

Для проверки предположения о влиянии таких специфических условий на популяционные характеристики симбионтов мы проанализировали размещение по хозяевам, размерную структуру популяции, половой состав и плодовитость крабов *Trapezia septata* (Dana 1852) (рис. 1А) на ранних стадиях формирования колоний кораллов *Pocillopora* cf. *verrucosa* (Ellis et Solander 1786) (рис. 1В).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На колониях кораллов *P. cf. verrucosa* в заливе Нячанг отмечено 8 видов рода *Trapezia*: *T. tigrina*, *T. cymodoce*, *T. digitalis*, *T. lutea*, *T. bidentata*, *T. serenei*, *T. guttata* и *T. septata*, однако среди них, как по общей численности, так и по частоте встречаемости, доминирует *T. septata* (Бритаев, Михеев, 2013).

Пробы были собраны в бухте Дамбай, о-в Че, залив Нячанг, провинция Кхань Хоа, Вьетнам (координаты 12°11'40" с.ш., 109°17'25" в.д.), на базе биостанции Приморского Отделения Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. В нашем исследовании использованы колонии кораллов с населяющими их симбионтами, собранные в рамках долговременного эксперимента по изучению влияния бlichинга на состав фауны симбионтов кораллов. Металлические рамки-носители с закрепленными на них фрагментами колоний кораллов были установлены 29 апреля 2020 г. на глубине 4 м.

Всего было установлено пять рамок, на которых было высажено 200 фрагментов коралла *P. cf. verrucosa*. После трехмесячной экспозиции (21–22 июля 2020 г.) все колонии были сняты с помощью легководолазного снаряжения с рамок, помещены в пластиковые zip-пакеты и доставлены в лабораторию для дальнейшей обработки. Подробное описание эксперимента опубликовано в работе Бритаева с соавторами (Britayev et al., 2023). В лаборатории измеряли размеры колоний, симбионтов смывали с колоний в эмульсии гвоздичного масла в морской воде (1.5 мл/л), затем фиксировали в 70%-ном спирте. Основным фактором, определяющим численность симбионтов, является пространство между ветвями кораллов (Abele, Patton, 1976). Как было показано ранее, объем этого пространства строго коррелирует с объемом колонии, рассчитанным как произведение большого и малого диаметров колонии и ее высоты (Austin et al., 1980). Поэтому в данной работе мы использовали эти три параметра для расчета объема колоний кораллов. Определение размеров, полового состава и плодовитости симбионтов производили при помощи бинокля Olympus SZ51. Размер особей *T. septata* определяли по ширине карапакса с точностью до 0.1 мм. Пол определяли по строению тельсона и наличию гонопод.

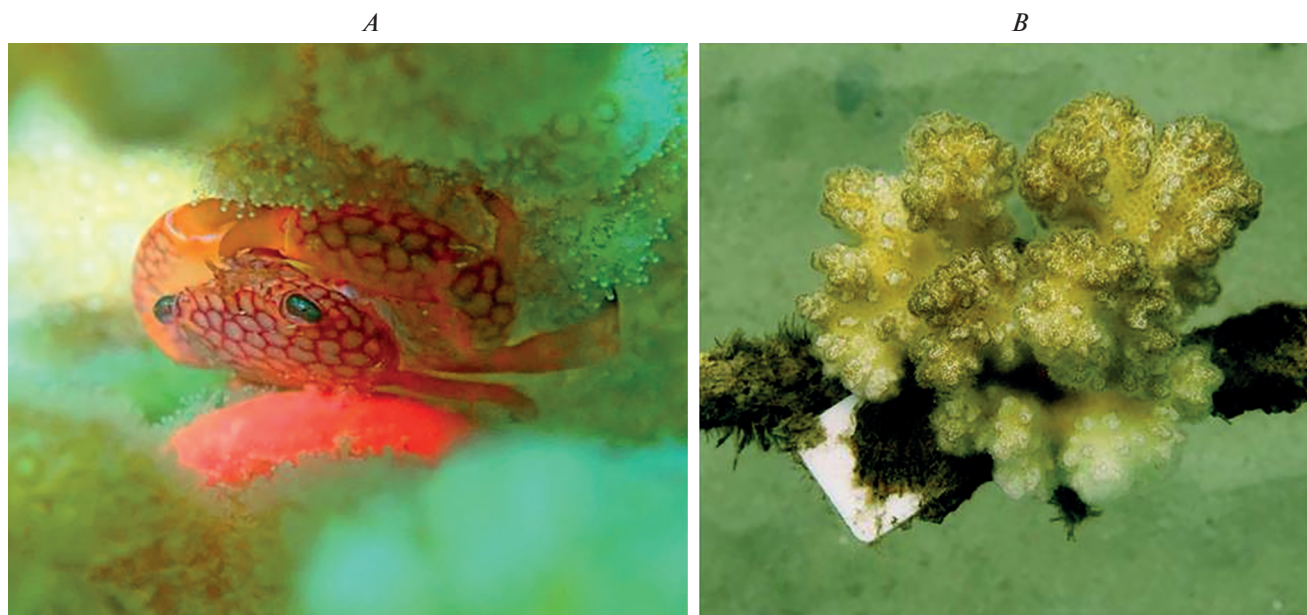


Рис. 1. Симбионт и хозяин: А — *Trapezia septata* на выращенной колонии коралла *Pocillopora* cf. *verrucosa*, В — колония коралла *P. cf. verrucosa* после трехмесячной экспозиции (фото Т.А. Бритаева).

Плодовитость определяли по фотографиям эмбрионов в программе Count things from Photos, всего этот показатель был подсчитан для 29 самок. Сравнение средних выполнено с использованием критерия Стьюдента, расчеты индексов и построение графиков выполнены в программе Microsoft Excel 14.0.7194.5000.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экстенсивность и интенсивность заселения кораллов

Объем кораллов *P. cf. verrucosa*, измеренный в ходе эксперимента, варьировал от 43 до 681 см³ (средний объем 244 ± 119 см³). *T. septata* встречаются на 115 из 200 исследованных колоний (экстенсивность заселения 57.5%). Минимальный размер заселенных колоний около 80 см³ (76–81 см³).

Экстенсивность заселения кораллов симбионтами увеличивается с увеличением размеров колоний (рис. 1). Достоверность аппроксимации для самок выше, чем для самцов ($y = 6.9339x + 24.871$, $R^2 = 0.5798$ и $y = 8.0369x + 9.1131$, $R^2 = 0.9681$ соответственно). Экстенсивность заселения самцами выше во всех размерных классах колоний и максимальна на колониях объемом от 201 до 300 см³, где составляет 62%. У самок она максимальна на колониях объемом свыше 400 см³, где составляет 48% (рис. 2).

Соотношение полов

Всего было найдено 170 особей крабов, из которых 98 оказались самцами, 68 — самками и 4 — молодью, т.е. самцов было в 1.4 раза больше, чем самок. Выявлена тенденция изменения соотношения полов с размерами колоний кораллов: на маленьких колониях преобладают самцы, с увеличением размеров кораллов растет численность самок и соотношение полов приближается 1 к 1 (рис. 3). Однако эти корреляции статистически недостоверны (самцы $r = -0.6$, самки $r = 0.6$, $p > 0.05$).

Размещение крабов по хозяевам

Выявлены следующие варианты расселения *T. septata* по колониям кораллов: одна особь (самец или самка), две особи (самец и самка, самец и самец, самка и молодь), три особи (два самца и самка) и четыре особи (пара из самца и самки, самка и молодь) (табл. 1). Таким образом, на этой стадии формирования симбиотического сообщества в его составе преобладали разнополые пары (70 экз.) и одиночные особи (68 экз.).

Если в качестве пар считать крупных разнополых особей при заселении колоний тремя или четырьмя крабами, то общее количество пар будет 42. Первые гетеросексуальные пары появляются при объеме колоний около 100 см³ (94–104 см³). Относительная численность особей в парах растет пропорционально объему колоний, корреляция достоверна ($r = 0.96$, $p < 0.01$, рис. 4). В самых крупных колониях большинство особей крабов образуют пары.

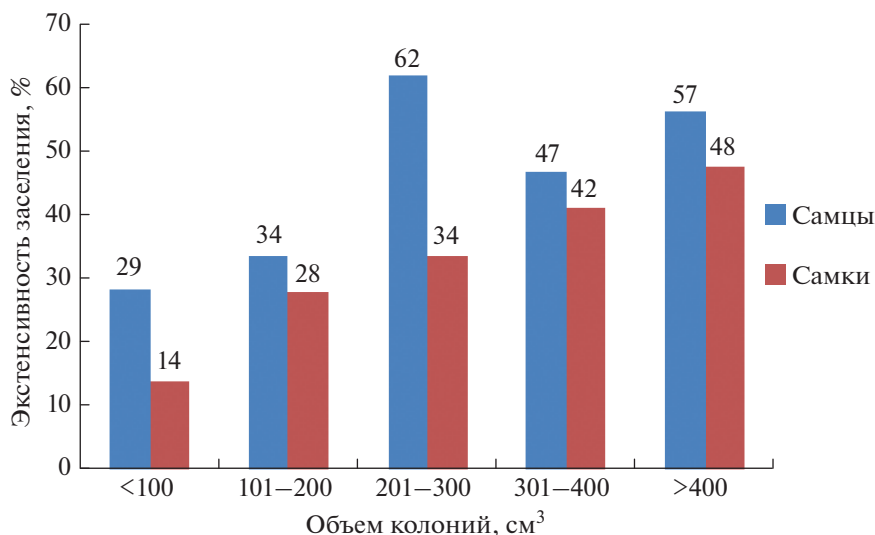


Рис. 2. Изменение экстенсивности заселения колоний коралла *Pocillopora cf. verrucosa* в зависимости от их размера для самцов и самок симбионтов.

Половой диморфизм и размерная структура крабов

Для крабов *T. septata* отмечен выраженный половой диморфизм: самки достоверно крупнее самцов, средний размер самцов 6.0 ± 1.17 (4.0–7.9) мм, самок – 6.7 ± 1.31 (4.0–8.9) мм ($t = 0.057$, $p < 0.05$). Появление вторичных половых признаков характерно для особей с шириной карапакса больше 4.0 мм. Большая часть самцов (92.2%) равномерно распределена между четырьмя размерными классами в интервале от 4 до 8 мм (рис. 5А). Распределение самок по размерным классам неравномерное – более половины особей (57.3%) сосредоточены в двух размерных классах – 6–6.9 и 7–7.9 мм (рис. 5В).

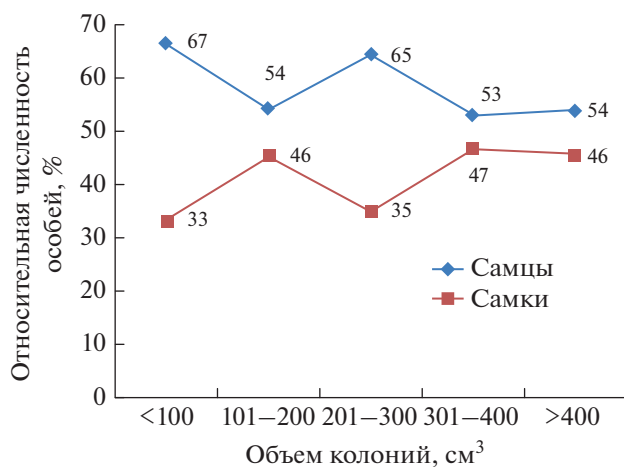


Рис. 3. Соотношение полов у крабов *Trapezia septata* в зависимости от объема колоний кораллов.

Самки были крупнее самцов в 73% пар ($n = 42$). Выявлена положительная, но статистически недостоверная корреляция между размерами самцов и самок в парах ($r = 0.47$, $p > 0.05$, рис. 6).

Выявлена положительная достоверная корреляция между размерами симбионтов (как самцов, так и самок) и объемом колоний ($r = 0.97$ для самцов и $r = 0.89$ для самок, $p < 0.05$, рис. 7). Наиболее крупные самцы и самки обитают на колониях объемом свыше 400 см³.

Плодовитость

Кладки под абдоменом были обнаружены у 29 самок, т.е. у 42.6% от их общего количества. Минимальный размер яйценосных самок 4.1 мм, среднее число эмбрионов на самку 147 ± 118 (26–

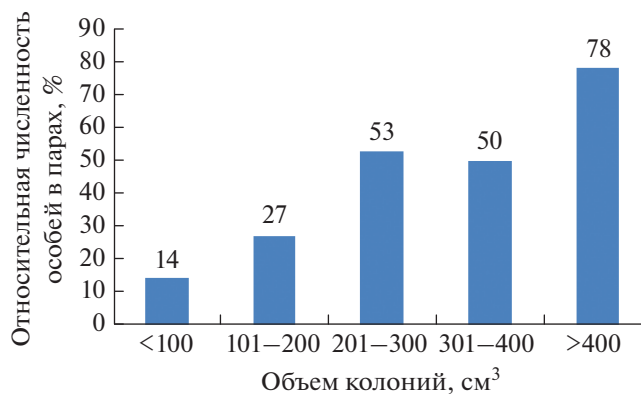


Рис. 4. Соотношение между относительной численностью пар особей крабов *Trapezia septata* и объемом колоний кораллов.

Таблица 1. Характер размещения особей *Trapezia septata* по колониям кораллов

Показатель	Число симбионтов на колонии			
	1	2	3	4
Число колоний	68	40	6	1
Доля колоний с таким размещением, %	59.1	34.8	5.2	0.9
Варианты размещения	$m = 43, f = 23, j = 2$	$m + f = 35, m + m = 3, f + f = 1, f + j = 1$	$m + m + f = 6$	$m + f + f + j = 1$

Примечания. m – самцы, f – самки, j – молодь.

464). Выявлена тенденция повышения плодовитости соответственно с увеличением размера самки, однако эта зависимость статистически не достоверна ($r = 0.58, p > 0.05$, рис. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Экстенсивность заселения крабами колоний, экспонированных в течение 3 месяцев, (57.5%) оказалась существенно ниже, чем аналогичный показатель для крупных “зрелых” колоний из естественных поселений в той же акватории (100%) (Britayev et al. in prep.), что свидетельствует об

освоении крабами все новых и новых колоний хозяина по мере роста колоний. Экстенсивность заселения кораллов трапециями, как и многими другими симбионтами (см. например, Martin, Britayev, 1998), увеличивается с увеличением размеров колоний. В основе этого лежат разные причины. Крупные хозяева обычно старше и, вероятно, имели больше времени для заселения оседающими личинками или взрослыми симбионтами с других колоний. Однако в данном случае это связано не с увеличением продолжительности экспозиции хозяина, которая для всех колоний одинакова, а с расширением ресурсной базы (убежище, пища), которая у крупных хозяев больше, чем у мелких.

Ранее было установлено, что трапеции территориальны и активно защищают свою колонию от внедрения туда других симбионтов, включая особей того же вида (Castro, 1978; Huber, 1987). Обычно на каждой колонии хозяина поселяется пара крабов трапеций, самец и самка (Patton, 1974; Castro, 1978). На зрелых колониях *Pocillopora* spp. большая часть популяции трапеций представлена особями, образующими разнополые пары, на долю которых у разных видов приходится от 62 до 78% всех особей (Huber, Coles, 1986). Такая же ситуация характерна и для *T. septata* (82% –

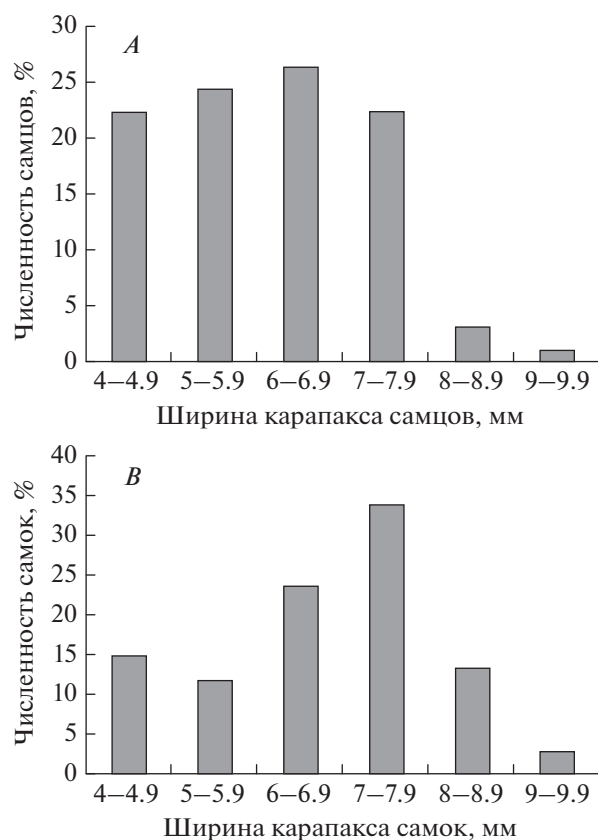


Рис. 5. Распределение самцов (A) и самок (B) *Trapezia septata* по размерам.

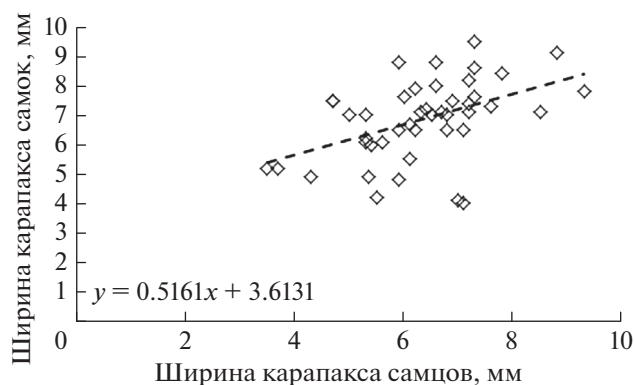


Рис. 6. Соотношение между размерами самцов и самок *Trapezia septata* с линией аппроксимации и уравнением линии аппроксимации.

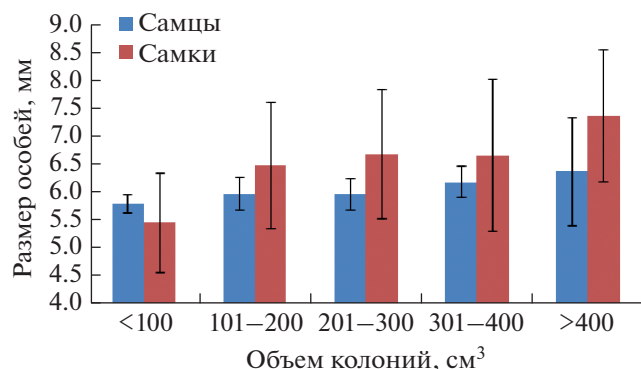


Рис. 7. Соотношение между размерами особей *Trapezia septata* и объемом населенных ими колоний. Приводятся средние значения и стандартное отклонение.

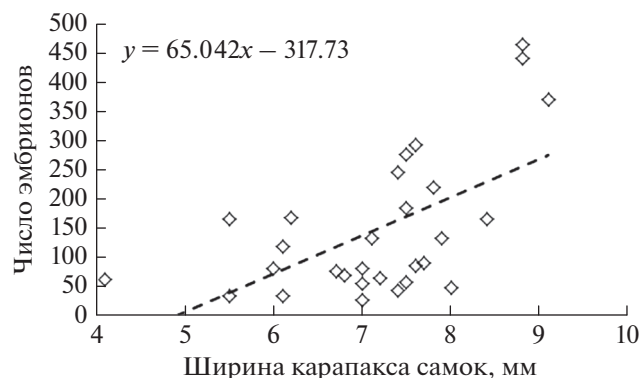


Рис. 8. Соотношение между размерами самок *Trapezia septata* и их плодовитостью с линией аппроксимации и уравнением линии аппроксимации.

Chang et al., 1987). В наших пробах картина иная — только 49% особей входят в состав разнополых пар и около 40% — это одиночные особи. Учитывая, что трапеции зависят от пищевых ресурсов, предоставляемых хозяином (Knudsen, 1967; Galil, 1987), можно предположить, что на данном этапе формирования колонии ее ресурсов не достаточно для нескольких особей. Недостаток ресурсов, в свою очередь, индуцирует внутривидовую конкуренцию не только между особями одного пола, но и между самцами и самками, препятствуя формированию пар. Это предположение подтверждается выравниванием соотношения полов и ростом численности пар особей с увеличением ресурсной базы — размеров колоний (рис. 3). Таким образом, по крайней мере, на этом этапе, сформировавшиеся пары стабильны, что косвенно подтверждается положительной корреляцией между размерами самцов и самок в парах (рис. 5).

Переко́с в соотношении полов — явление, широко распространенное у крабов (см. например, Johnson, 2003). Соотношение полов может меняться по мере роста колонии хозяина и может быть разным в разных размерно-возрастных классах. У большинства видов трапедий преобладающая часть особей в популяциях представлена разнополыми парами (Patton, 1974; Castro, 1978; Huber, Coles, 1986) и ожидаемое соотношение полов должно быть 1 : 1, но это не часто подтверждается прямыми наблюдениями (Gotelli et al., 1985; Chang et al., 1987). В наших пробах существенно преобладают самцы. Возникает вопрос, с чем может быть связан такой переко́с в соотношении самцов и самок?

Ответ на этот вопрос может дать рассмотренная выше гипотеза о межполовой конкуренции трапедий. Известно, что самцы более конкурентоспособны, чем самки: согласно ранее полученным данным (Stella et al., 2014), при блинтинге кораллов самцы трапедий вытесняют с колоний не

только симбионтов других видов, но и конспецифичных самок. Ресурсная база колоний на ранних стадиях их формирования невелика, поэтому колонии в первую очередь занимают более конкурентоспособные самцы, вытесняющие самок, и только по мере роста колоний формируются гетеросексуальные пары. Т.е. переко́с в соотношении полов в сторону самцов следует рассматривать как результат межполовой конкуренции.

Альтернативная гипотеза предполагает первичный переко́с в соотношении полов в пользу самцов. Известно, что самцы некоторых симбиотических ракообразных более подвижны и покидают хозяев чаще, чем самки (Пастернак и др., 2004). К активному перемещению между колониями способны и трапеции (Castro, 1978). Поэтому можно предположить, что первичная колонизация колоний осуществляется в первую очередь самцами, которые впоследствии мигрируют от колонии к колонии в поисках самок. Можно также предположить, что при такой стратегии соотношение полов со временем должно выравниваться, так как миграции сопряжены с высоким риском гибели от хищников (Castro, 1978), и смертность самцов должна быть выше, чем самок. Обе гипотезы нуждаются в дальнейшей экспериментальной проверке.

Половой размерный диморфизм, при котором самки крупнее самцов, обычен для трапедий (Chang et al., 1987). Такой диморфизм был отмечен и нами, поэтому при анализе популяционной структуры самцов и самок мы рассматриваем отдельно. Средние размеры особей *T. septata* в нашей выборке (6.7 и 6.0 мм) были существенно ниже, чем указано у других авторов (9.8 и 9.5 мм для самок и самцов соответственно, Chang et al., 1987). С одной стороны, небольшие размеры крабов указывают на формирование их популяции преимущественно оседающими личинками, а не мигрирующими особями, а также на незрелость популяции на маленьких колониях. С другой сто-

роны, наличие в парах самок с эмбрионами показывает, что, несмотря на “незрелость” популяционной структуры, уже на данном этапе некоторые крабы-симбионты достигли половой зрелости и приступили к размножению. Согласно этим данным и с учетом экспозиции колоний половая зрелость у *T. septata* наступает, вероятно, в возрасте не более 3 месяцев, что значительно меньше, чем указано для другого, единственного исследованного в этом отношении вида — *T. corallina* (6–8 месяцев, Gotelli et al., 1985). Ранее наступление половой зрелости можно рассматривать как адаптацию к быстрому освоению свободных биотопов, что в свою очередь позволяет *T. septata* доминировать в данном симбиотическом сообществе.

Выявленная нами корреляция между размерами самок и их плодовитостью характерна и для многих других ракообразных, в т.ч. и симбиотических (см. например, Baeza et al., 2001). В то же время, определенная нами плодовитость самок *T. septata* существенно ниже, чем отмечено для других видов рода (Gotelli et al., 1985). На наш взгляд, низкая плодовитость не отражает особенность вида, а связана с небольшими размерами самок, которые, в свою очередь, обусловлены ранним, переходным этапом формирования популяции.

В наших пробах *T. septata* являлся самым массовым представителем рода *Trapezia* в заливе Нячанг (Бритаев, Михеев, 2013). Однако известно, что в других районах тропической Индо-Пацифики на кораллах рода *Pocillopora* могут доминировать и другие виды рода. Так, *T. bidentata* Forskål 1775 доминирует у берегов Панамы (*P. damnicornis* (Herbst 1801) — Abele, Patton, 1976), в Красном море (*P. verrucosa* — Britayev et al., 2017), на атолле Донгша (*P. verrucosa* — Tkachenko et al., 2022); *T. cymodoce* (Dana 1846) — на Большом Барьерном рифе (*P. damicornis* — Stella et al., 2014), у берегов Тайваня (*P. damnicornis* и *P. verrucosa* — Chang et al., 1987); *T. intermedia* Miers 1886 — у Гавайских о-вов (Оаху) (*Pocillopora* spp. — Huber, Coles, 1986); *T. serenei* Odinetz 1983 — у о-ва Муреа (*P. cf. verrucosa* — Stier et al., 2012); *T. lutea* Castro 1997 — на внутреннем рифе о-ва Муреа (*Pocillopora* spp. — Pisapia et al., 2020). Однако вопрос о причинах преобладания одного или другого вида трапедий остается открытым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами установлено, что даже небольшой экспозиции коралловых фрагментов (3 месяца) достаточно для того, чтобы на них сформировалась многочисленная и репродуктивно активная популяция симбиотических крабов *T. septata*. Уже на этой стадии формирования 57% колоний заселены, причем многие крабы образовали пары и приступили к размножению (42.6% самок под аб-

доменом имели кладки с эмбрионами). Раннее созревание особей можно рассматривать как адаптивную стратегию, позволяющую *T. septata* осуществлять быстрый захват свободных биотопов, обеспечивающий в дальнейшем доминирование в симбиотическом сообществе над другими видами. При этом, для исследованной популяции *T. septata* характерен ряд черт, не свойственных сформировавшимся популяциям крабов: 1. Меньше половины особей (49%) входит в состав разнополых пар и около 40% — это одиночные особи, относительная численность особей в парах растет пропорционально объему колоний. 2. В популяции нет особей, достигших дефинитивных размеров, — модальная ширина карапакса самцов 6–6.9 мм, самок — 7.0–7.9 мм, что существенно ниже, чем в зрелых популяциях. 3. Соотношение полов смещено в сторону самцов ($m : f = 1.4$), при этом с увеличением размеров колоний относительная численность самок растет и соотношение полов приближается к единице. 4. Плодовитость самок невелика (147 ± 118) и увеличивается с их размерами. Все это свидетельствует о том, что формирование зрелой популяционной структуры не завершено и позволяет охарактеризовать текущее состояние популяции как переходное. Высокая численность одиночных особей и смещение соотношения полов в сторону самцов, связаны, вероятно, с конкуренцией за ограниченный ресурс между самцами и самками, при которой колонии, в первую очередь, занимают более конкурентоспособные самцы. Гипотезу межполовой конкуренции подтверждают данные, согласно которым, с увеличением ресурсной базы — размеров колоний — происходят выравнивание соотношения полов и рост численности пар. Альтернативная гипотеза предполагает первичное смещение в соотношении полов в пользу самцов, активную первичную колонизацию колоний самцами с последующей их миграцией от колонии к колонии в поисках самок, сопровождающуюся высокой смертностью. Однако для проверки этих гипотез необходимы дальнейшие экспериментальные исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в Приморском отделении Российско-Вьетнамского Тропического центра при логистической поддержке его со-директоров Н.Л. Филичева, Н.Н. Хынга и Х.Т. Нгуен. При выращивании кораллов и сборе проб неоценимую помощь нам оказали Ф.В. Лищенко и С.А. Горин, в определении крабов и разборе материала — Р.А. Петроченко. Всем этим коллегам мы выражаем глубокую признательность.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант № 22-24-00836.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бритаев Т.А., Михеев В.Н., 2013. Агрегированное размещение склерактиниевых кораллов влияет на структуру ассоциированных с ними симбиотических сообществ // Доклады Академии наук. Т. 448. № 5. С. 614–617.
- Пастернак А.Ф., Михеев В.Н., Валтонен Э.Т., 2004. Адаптивное значение размерно-полового диморфизма у *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura), эктопаразита рыб // Доклады. Академии наук, Т. 398. № 3. С. 1–4.
- Abele L.G., Patton W.K., 1976. The size of coral heads and community biology of associated decapod crustaceans // Journal of Biogeography. V. 3. P. 35–47.
- Austin A.D., Austin S.A., Sale P.E., 1980. Community structure of the fauna associated with the coral *Pocillopora damicornis* (L.) on the Great Barrier Reef // Mar. Freshwater Res. V. 31. P. 163–174.
- Baeza J.A., Stotz W., Thiel M., 2001. Life history of *Allopetrolisthes spinifrons* (H.M. Edwards, 1837), a crab associate of the sea anemone *Phymactis clematis* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. V. 81. P. 69–76.
- Britayev T.A., Petrochenko R.A., Burmistrova Yu.A., Nguyen H.T., Lishchenko F.V., 2023. Density and bleaching of corals and their relationship to the coral symbiotic community // Diversity. V. 15. 456. <https://doi.org/10.3390/d15030456>
- Britayev T.A., Spiridonov V.A., Deart Y.V., El-Sherbiny M., 2017. Biodiversity of the community associated with *Pocillopora verrucosa* (Scleractinia: Pocilloporidae) in the Red Sea // Marine Biodiversity, Moscow. V. 47. P. 1093–1109.
- Castro P., 1978. Movements between coral colonies in *T. ferruginea* (Crustacea: Brachyura), an obligate symbiont of scleractinian corals // Marine Biology. V. 46. P. 237–245.
- Castro P., 2015. Symbiotic Brachyura // Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, V. 9, Part C. Leiden, The Netherlands: Brill. P. 543–581. https://doi.org/10.1163/9789004190832_012
- Chang K., Chen Y., Chen C., 1987. Xanthid crabs in the corals, *Pocillopora damicornis* and *P. verrucosa* of Southern Taiwan. Bulletin of Marine Science. V. 41. № 2. P. 214–220.
- Devantier L., Reichelt R., Bradbury R., 1986. Does *Spirobranchus giganteus* protect host Porites from predation by *Acanthaster planci*: Predator pressure as a mechanism of coevolution? // Marine Ecology Progress Series. V. 32. P. 307–310.
- Enochs I.C., 2012. Motile cryptofauna associated with live and dead coral substrates: implications for coral mortality and framework erosion // Marine Biology. V. 159. P. 709–722.
- Galil B., 1987. The adaptive functional structure of mucus-gathering setae in trapezid crabs symbiotic with corals // Symbiosis. V. 4. P. 75–86.
- Garth J.S., 1973. The brachyuran crabs of Easter Island // Proc. California Acad. Sci. V. 4. № 39. P. 311–336.
- Glynn P., 1980. Defense by symbiotic Crustacea of host corals elicited by chemical cues from predator // Oecologia. V. 47. P. 287–290.
- Gotelli N.J., Gilchrist S.L., Abele L.G., 1985. Population biology of *Trapezia* spp. and other coral-associated decapods // Marine Ecology Progress Series. V. 21. P. 89–98.
- Hiatt R.W., Strasburg D.W., 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands // Ecol. Monogr. V. 30. P. 65127.
- Huber M.E., 1987. Aggressive behaviour of *Trapezia intermedia* Miers and *T. digitalis* Latreille (Brachiura: Xanthidae) // Journal of Crustacean Biology. V. 7. P. 238–248.
- Huber M.E., Coles S.L., 1986. Resource utilization and competition among the five Hawaiian species of *Trapezia* (Crustacea, Brachyura) // Marine Ecology Progress Series. V. 30. P. 21–31.
- Johnson P.T. J., 2003. Biased Sex Ratios in Fiddler Crabs (Brachyura, Ocypodidae): A Review and Evaluation of the Influence of Sampling Method, Size Class, and Sex-Specific Mortality // Crustaceana. V. 76. P. 559–580.
- Knudsen J.W., 1967. *Trapezia* and *Tetralia* (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) as obligate ectoparasites of the pocilloporid and acroporid corals // Pacific Science. V. 21. P. 50–57.
- Liberman T., Genin A., Loya Y., 1995. Effects on growth and reproduction of the coral *Stylophora pistillata* by the mutualistic damselfish *Dascyllus marginatus* // Marine Biology. № 121 (4). P. 741–746.
- Martin D.S., Britayev T.A., 1998. Symbiotic polychaetes: review of known species // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 36. P. 217–340.
- McKeon C.S., Moore J.M., 2014. Species and size diversity in protective services offered by coral guard-crabs // Peer J. V. 2. e574. <https://doi.org/10.7717/peerj.574>
- Mekhova E.S., Dgebuadze P.Y., Mikheev V.N., Britayev T.A., 2015. Colonization of depopulated crinoids by symbionts: who comes from the bottom and who from the water column? // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. V. 95. P. 1607–1612.
- Mokady O., Loya Y., Laza B., 1998. Ammonium contribution from boring bivalves to their coral host – a mutualistic symbiosis? // Marine Ecology Progress Series. V. 169. P. 295–301.
- Montano S., 2020. The extraordinary importance of coral associated fauna // Diversity. V. 12. 357. <https://doi.org/10.3390/d12090357>
- Patton W.K., 1974. Community structure among the animals inhabiting the coral *Pocillopora damicornis* at Heron Island Australia // Symbiosis in the sea. Vernberg W.K., Vernberg W.B. (eds). USA: Univ. South Carolina Press. P. 219–243.
- Pisapia C., Stella J., Silbiger N.J., Carpenter R., 2020. Epifaunal invertebrate assemblages associated with branching Pocilloporids in Moorea, French Polynesia // PeerJ. V. 8. e9364. <https://doi.org/10.7717/peerj.9364>
- Pratchett M.S., 2001. Influence of coral symbionts on feeding preferences of crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* in the western Pacific // Marine Ecology Progress Series. V. 214. P. 111–119.
- Preston E.M., 1973. A computer simulation of competition among five sympatric congeneric species of xanthid crabs // Ecology. V. 54. P. 469–483.

- Rouzé H., Lecellier G., Mills S.C., Planes S., Berteaux-Lecellier V., Stewart H., 2014. Juvenile *T. spp.* crabs can increase juvenile host coral survival by protection from predation // Marine Ecology Progress. V. 515. P. 151–159.
- Shmuel Y., Ziv Y., Rinkevich B., 2022. Coral-inhabiting *T. crabs* forage on demersal plankton // Front. Mar. Sci. V. 9: 964725.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.964725>
- Stachowicz J.J., Hay M.E., 1999. Reducing predation through chemically mediated camouflage: indirect effects of plant defenses on herbivores // Ecology. V. 80. P. 495–509.
- Stella J., Munday P., Walker S., Pratchett M., Jones G., 2014. From cooperation to combat: Adverse effect of thermal stress in a symbiotic coral-crustacean community // Oecologia. V. 174. P. 1187–1195.
- Stella J.S., Pratchett M.S., Hutchings P.A., Jones G.P., 2011. Coral associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability of disturbance // Oceanography and Marine Biology. V. 49. P. 43–104.
- Stewart H.L., Holbrook S.J., Schmitt R.J., Brooks A., 2006. Symbiotic crabs maintain coral health by clearing sediments // Coral Reefs. V. 25. P. 609–615.
- Stier A.C., Gil M.A., McKeon C.S., Lemer S., Leray M., Mills S., Ossenberg C., 2012. Housekeeping Mutualisms: Do More Symbionts Facilitate Host Performance? // PLoS ONE. V. 7. e32079.
- Thiel M., Zander A., Baeza J.A., 2003. Movements of the symbiotic crab *Liopetrolisthes mitra* between its host sea urchin *Tetrapygus niger* // Bulletin of Marine Science. V. 72. P. 89–101.
- Tkachenko K.S., Soong K., Deart Y.V., Britayev T.A., 2022. Coral symbiotic communities from different environments of an isolated atoll: reef lagoon versus forereef // Invertebrate Zoology. V. 19. P. 78–90.
- Türkay M., Cuvelier D., Vanden Berghe E., Davie P., Ahyong S., 2023. Trapeziidae Miers, 1886. WoRMS. Accessed at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106768> on 2023-03-05

THE POPULATION STRUCTURE OF THE SYMBIOTIC CRAB, *TRAPEZIA SEPTATA* (DECAPODA, TRAPEZIIDAE) AT THE EARLY STAGES OF CORAL COLONY DEVELOPMENT

V. A. Merkin^{1, *}, T. A. Britayev^{2, **}

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 124057 Russia

*e-mail: vmx7@mail.ru

**e-mail: britayev@yandex.ru

Symbiotic invertebrates play crucial roles in coral reef ecosystems due to their extremely high abundance and biomass, and by maintaining coral fitness and protecting them from predation. Among these invertebrates, symbiotic crabs of the family Trapeziidae are especially important for branching corals of the family Pocilloporidae. In this research, we studied the spatial arrangement and parameters of the populations of the symbiotic crab, *Trapezia septata* at the early stage of *Pocillopora verrucosa* colony formation. The study was conducted based on symbionts sampled from small coral colonies exposed for three months at a coral nursery in the Nha Trang Bay, Vietnam. As much as 59.5% of the study colonies are shown to be inhabited by the *T. septata* crab. The percentage of inhabited colonies grows proportionately to their volume. The male to female ratio is 1.4, being skewed to males. The number of males and females is increased with the volume of inhabited colonies, as is the average size of individuals. Individual colonies are commonly inhabited by a single crab or heterosexual pairs. Sexual dimorphism was found, females being larger than males. A positive relationship between the sizes of males and females in pairs was revealed, as in 73% pairs females were larger than males. The size of the clutch correlated positively to the size of the female. We hypothesize that the predominance of males in the population, as well as the individuals located among the hosts one by one, is the result of intersexual competition

Keywords: corals, symbionts, Trapeziidae, competition, sex ratio, fertility