

УДК 594.58-15(268.45)

ВЛИЯНИЕ КАМЧАТСКОГО КРАБА И КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО НА СООБЩЕСТВА МЕГАБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2024 г. Д. В. Захаров¹, И. Е. Манушин², Л. Л. Йоргенсен³, Н. А. Стрелкова²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация

²Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО» имени Н. М. Книповича),

Мурманск, Российская Федерация

³Институт морских исследований, Берген, Норвегия

E-mail: zakharden@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023; после доработки 21.04.2023;

принята к публикации 09.10.2023; опубликована онлайн 22.03.2024.

Работа посвящена проблемам взаимной адаптации двух чужеродных видов промысловых крабов — камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* и краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* — и реципиентной экосистемы Баренцева моря. Представлены данные о распределении сообществ мегабентоса, полученные за период с 2006 по 2020 г. Проанализированы динамика численности крабов и связанные с ней изменения, произошедшие в донных сообществах Баренцева моря за указанные годы. Проведено обсуждение механизмов воздействия крабов на донные сообщества и перспектив освоения ими акватории Баренцева моря. Исследование основано на результатах количественно-таксономического анализа прилова беспозвоночных в 6010 тралях стандартным учётным тралом Sampelen 1800, выполненных в акватории Баренцева моря в 2006–2020 гг. в ходе проведения совместной российско-норвежской экосистемной съёмки на судах Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» и Института морских исследований (Institute of Marine Research, Bergen, Trømso). Расширение ареала и увеличение численности камчатского краба с начала 1990-х гг. привели к его расселению в обширной акватории южной части Баренцева моря. В 2006–2010 гг. камчатский краб доминировал в сообществах мегабентоса Мурманской и Канинской банок. К 2016–2020 гг. область его доминирования расширилась на север и восток — до острова Колгуев и южного склона Гусиной банки. Рост численности краба-стригуна опилио привёл к заселению им огромной акватории в Баренцевом море — от Печорского моря до архипелага Земля Франца-Иосифа и от архипелага Новая Земля до архипелага Шпицберген. В 2006–2010 гг. численность краба-стригуна опилио начала расти у архипелага Новая Земля, где он выступал в качестве субдоминанта в сообществах мягких грунтов Гусиной банки. В 2011–2015 гг. краб-стригун опилио стал доминировать в сообществах Гусиной банки, Новоземельской банки, северной части Центральной возвышенности. В то же время он продолжал увеличивать свою роль как вид-субдоминант практически во всех сообществах у архипелага Новая Земля. Позднее, в 2016–2020 гг., краб-стригун опилио доминировал в бентосных сообществах на границе с Карским морем между архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа, на склонах Новоземельской банки, у Центральной банки и в Южно-Новоземельском жёлобе. Его ареал увеличился и в итоге охватил акваторию от архипелагов Земля Франца-Иосифа и Новая Земля до возвышенности Персея на западе и до Печорского моря на юге. Показано, что камчатский краб будет и дальше входить в состав сообществ юго-восточной части Баренцева моря. Краб-стригун опилио продолжит миграцию с востока в западную часть моря вплоть до архипелага Шпицберген, где существуют сходные сообщества бентоса; в случае похолодания миграция пойдёт более быстрыми темпами. Возможен сценарий, при котором мелководье архипелага Шпицберген станет новым центром воспроизводства популяции краба-стригуна опилио в Баренцевом море вместе с нынешним центром у архипелага Новая Земля.

Ключевые слова: Баренцево море, мегабентос, донные сообщества, камчатский краб, *Paralithodes camtschaticus*, краб-стригун опилио, *Chionoecetes opilio*

Большинство донных сообществ крупных морских экосистем, таких как Баренцево море, подвержены трансформации, протекающей в пространстве и во времени. Одни из наиболее сильных факторов, влияющих на их перестройку, — флуктуации климата, межвидовая конкуренция и антропогенное воздействие.

В Баренцевом море такие изменения исследуют довольно давно, и они выявлены на примере макрозообентоса в случае влияния климата и донного тралового промысла [Денисенко, 2003, 2007, 2013; Манушин, 2021a, b], а также пресса со стороны интродуцентов [Захаров и др., 2022b; Манушин и др., 2021; Стрелкова и др., 2021; Zakharov et al., 2021b]. Однако в связи с появлением многолетних данных о прилове донных беспозвоночных при ихтиологических тралениях и о выявлении отличий этой части сообщества от макрозообентоса, изучаемого с применением дночерпателей и драг [Захаров и др., 2021a], возникает вопрос о его реакции на внешнее воздействие. В литературе бентос, попадающий в ихтиологические тралы, преимущественно называют мегабентосом [Атлас мегабентосных организмов, 2018; Gutt, Starmans, 1998; Jørgensen et al., 2022; Rybakova et al., 2019; Zakharov et al., 2020], реже — траловым макробентосом [Колпаков и др., 2018; Шунтов, Волвенко, 2015].

В последнее время появление новых видов в пределах баренцевоморского шельфа — довольно частое явление [Zakharov, Jørgensen, 2017]. Как правило, это единичные находки и влияние таких вселенцев на нативные сообщества носит преимущественно локальный и ограниченный характер. Исключение составляют камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) и краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788). В силу своих размеров они могут быть отнесены к категории мегабентоса, поэтому исследование их прилова в составе тралового бентоса представляет определённый интерес в рамках изучения как процесса их акклиматизации, так и связанной с ним динамики бентосных сообществ в Баренцевом море.

С момента вселения в Баренцево море камчатского краба прошло уже более 60 лет [Камчатский краб, 2021], краба-стригуна опилио — более 25 лет [Краб-стригун, 2016; Kuzmin et al., 1998]. Расширение ареала и рост численности популяции камчатского краба с начала 1990-х гг. привели к заселению им обширной акватории южной части Баренцева моря. Область распространения краба-стригуна опилио увеличилась от Гусиной банки (одна находка в 1996 г.) до обширной акватории в Баренцевом и Карском морях с прилегающими к ним районами.

Изучение питания камчатского краба и краба-стригуна опилио позволило описать их рацион в Баренцевом море и выявить наиболее интенсивно потребляемые группы животных [Краб-стригун, 2016; Манушин, 2021b; Zakharov et al., 2021b и др.]. Данные о прилове ихтиологических тралов позволяют оценить расселение крабов-вселенцев, их биомассу в новых районах и возможное влияние на другие виды мегабентоса. В связи с этим цель настоящего исследования — выявить изменения в структуре мегабентосных сообществ, произошедшие за последние 15 лет под влиянием камчатского краба и краба-стригуна опилио.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данной работы был собран в ежегодных российско-норвежских экосистемных съёмках в августе — ноябре 2006–2020 гг. (рис. 1А). Исследованиями были охвачены вся акватория Баренцева моря, северо-западная часть Карского моря, восточные районы Норвежского и Гренландского морей, а также прилегающие участки Северного Ледовитого океана. Траления в основном выполнялись в узлах стандартной сетки станций с расстоянием между станциями около 40 морских миль (рис. 1Б).

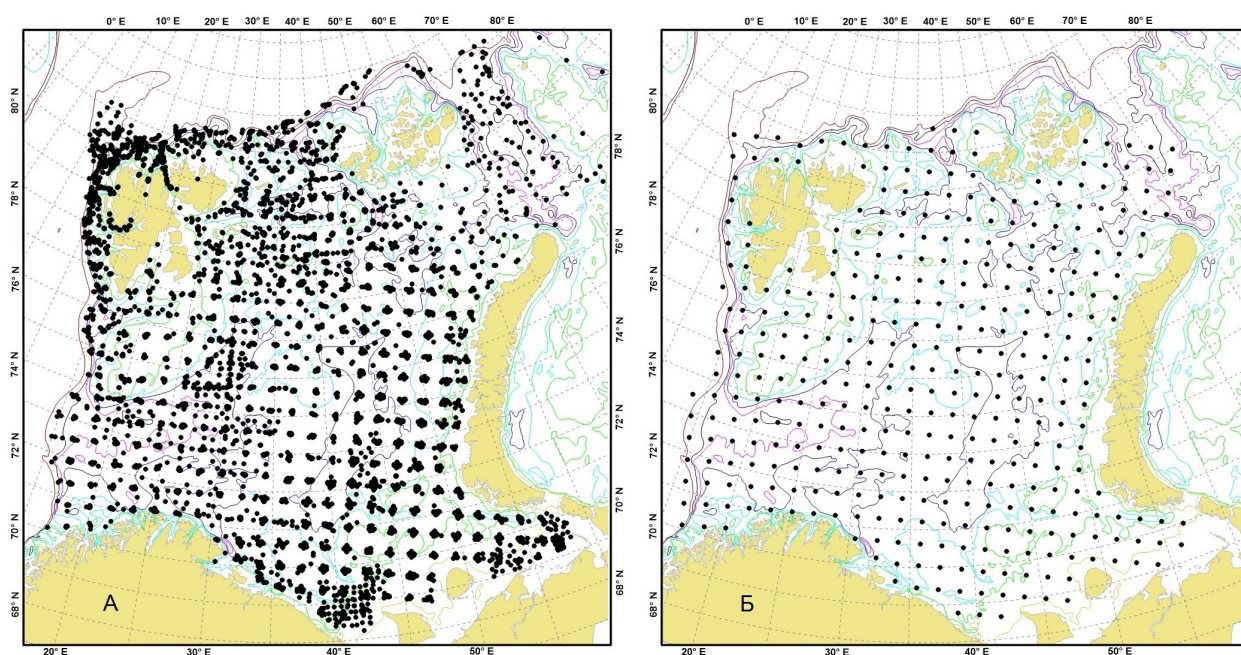


Рис. 1. Донные траления, выполненные в 2006–2020 гг. (А) и стандартная сетка станций (Б), принятая в совместной российско-норвежской экосистемной съёмке

Fig. 1. Position of bottom trawls in 2006–2020 (А) and the standard grid of stations (Б) in the joint Russian–Norwegian ecosystem survey

Для сбора материала использован учётный донный трал Campelen 1800 [Атлас мегабентосных организмов, 2018]. За 2006–2020 гг. выполнено 6010 станций. Материал обрабатывали на борту научных судов по единой методике [Захаров и др., 2022a; Zakharov et al., 2020]. Определены 1182 таксона, из них 747 — до видового уровня. Таксономическую идентификацию животных проводили до максимально возможного уровня. Материал по крабу-стригуну опилию и камчатскому крабу собирали с 2004 г. Данные о питании крабов взяты из ранее опубликованных работ [Манушин, 2021a; Zakharov et al., 2021b].

Для сравнительного анализа представленную в настоящей статье биомассу рассчитывали на стандартную дистанцию траления в 1 морскую милю. Пелагические и бентопелагические виды (например, креветка *Pandalus borealis* Кгюегер, 1838) исключены из анализа.

Для оценки изменений, произошедших в сообществах мегабентоса за 15 лет, этот временной период разделён на три: 2006–2010, 2011–2015 и 2016–2020 гг. Станции, выполненные в каждый из указанных периодов и находящиеся на расстоянии не более 35 морских миль от узлов стандартной сетки станций (рис. 1Б), объединяли для последующего анализа. Станции, расположенные на большем расстоянии и не входившие в стандартную сетку тралений, исключали из анализа. Каждая траловая точка была прикреплена только к одному узлу стандартной сетки станций. Варьирование глубин между станциями в узлах решётки по каждому из периодов составило в среднем около 5 м.

Так как материал, полученный в разные годы на различных судах и обработанный специалистами разной квалификации, различался детализацией таксономической обработки, для стандартизации исходных данных и для последующего анализа часть материала не использовали или объединяли в таксономические группы. Виды и таксоны, отмеченные единожды за весь рассматриваемый период, были исключены из анализа. Также из него были исключены надвидовые определения широко распространённых и легко идентифицируемых видов [например, *Hyas* sp.

при наличии двух хорошо узнаваемых видов — *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758) и *Hyas coarctatus* Leach, 1815]. Определения до уровня типа, класса и отряда были исключены из анализа из-за малочисленности или незначительного вклада в общую биомассу. Виды, имеющие низкую биомассу (мшанки, гидроиды и амфиподы) и сложные для таксономического определения (губки и многощетинковые черви), объединяли до ранга семейства.

Для каждой группы станций, объединённых в узлах стандартной сетки тралений, определяли общий список таксонов и их долю в общей суммарной биомассе. Полученные данные обрабатывали методом кластерного анализа *k*-means с использованием индекса Брея — Кёртиса в качестве постанционной меры сходства. Количество кластеров было определено для каждого периода на основании проверки оптимального их количества разными статистическими способами — методом локтя (elbow method), gap-анализом (gap statistics), методом силуэтов (silhouette method) и методом кластерного дерева (clustree).

Статистическая обработка данных проведена в программной среде R с использованием библиотек *geosphere*, *tidyr*, *tidyverse*, *ggplot2*, *clustree*, *vegan*, *factoextra* и *cluster*, а также в MS Office Excel. Карты построены в Golden Software MapViewer 8.

Названия морфоструктур Баренцева моря заимствованы из работы А. Г. Зинченко [2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мониторинг, начатый в 2004–2005 гг., показал, что краб-стригун опилио и камчатский краб в акватории съёмки встречались на 1 % станций. Далее их встречаемость изменялась: у краба-стригуна опилио она начала резко расти и к 2020 г. увеличилась практически в 30 раз; у камчатского краба она до 2013 г. оставалась на уровне 2 %, а с 2014 г. стала расти и достигла 4–5 % (рис. 2). Это отражает разные этапы акклиматизации, на которых популяции крабов находились в рассматриваемый период. Так, камчатский краб находился на последних этапах натурализации, в то время как краб-стригун опилио активно осваивал реципиентную экосистему, расширяя свой ареал и увеличивая численность.

В 2004 г. площадь распространения краба-стригуна опилио составила 20 тыс. км², камчатского краба — 28 тыс. км². К 2020 г. ареал краба-стригуна опилио увеличился более чем в 40 раз, достигнув 831 тыс. км², в то время как площадь распространения камчатского краба выросла лишь в 6 раз, составив 176,1 тыс. км². При этом скорости увеличения как частоты встречаемости, так и площади ареала краба-стригуна опилио были существенно выше, чем таковые у камчатского краба (рис. 2).

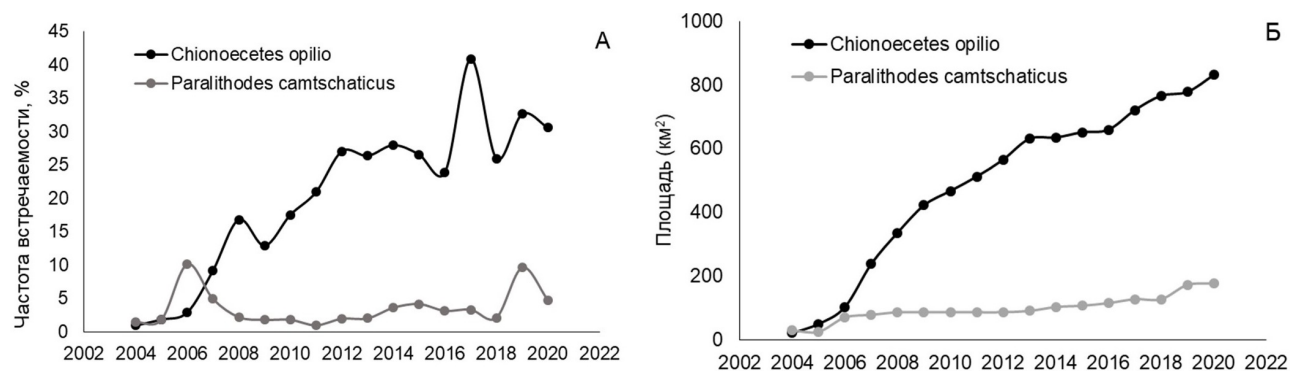


Рис. 2. Частота встречаемости (%) (А) и площадь ареала (км²) (Б) краба-стригуна опилио и камчатского краба по данным 2004–2020 гг.

Fig. 2. Frequency of occurrence (%) (A) and range area (km²) (B) of the snow crab and the red king crab in 2004–2020

Для анализа изменений, произошедших в составе мегабентоса за 15 лет, были выбраны узлы стандартной сетки станций (рис. 1Б), в которых за весь период исследований были зарегистрированы краб-стригун опилио и камчатский краб. Доля краба-стригуна опилио в общей биомассе приловов в занимаемой им акватории постепенно увеличивалась с 0,2 % в 2006 г. до 2 % в 2011 г. В 2012 г. она возросла до 5 %, а к 2013 г. резко увеличилась до 15 %. В последующие годы относительная биомасса стабилизировалась и незначительно варьировала на одном уровне, достигнув в 2020 г. 20,6 %. Относительная биомасса камчатского краба в обследованной акватории в 2008–2013 гг. оставалась на уровне 1–2 %, однако с 2014 г. она стала резко увеличиваться и к 2020 г. достигла 28,9 % (рис. 3).

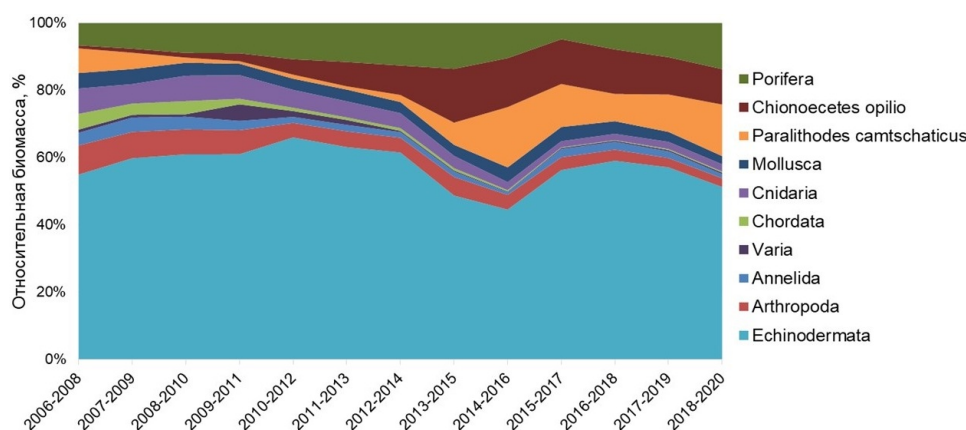


Рис. 3. Динамика соотношения биомассы основных групп мегабентоса и двух вселенцев в их ареале в Баренцевом море (трёхлетние скользящие средние)

Fig. 3. Dynamics of the ratio of biomass of the main megabenthic groups and two invasive species in their range in the Barents Sea (three-year moving averages)

В целом в области распространения вселенцев с 2006 г. снизилась доля практически всех групп мегабентоса: асцидий — с 5 до 0,1 % в 2020 г.; стрекающих (преимущественно актиний) — с 7 до 1 %; ракообразных (без учёта интродуцентов) — с 6 до 3 %; моллюсков — с 5,2 до 1,3 %. Значительно уменьшилась доля иглокожих — с 62 % в 2006 г. до 36 % в 2020 г. Не обнаружено изменений в относительном количестве полихет (Annelida на рис. 3), немертин, приапулид и др. (Varia на рис. 3). Вместе с тем отмечено увеличение доли губок в прилове — с 5 до 10 % (рис. 3).

Динамика относительной биомассы краба-стригуна опилио демонстрирует статистически значимый положительный тренд ($R^2 = 0,69$; $p = 0,0015$) (рис. 4). При удалении из расчётов данных за 2018 и 2019 гг., когда массовые скопления краба-стригуна опилио были недообследованы [ICES Working Group, 2020], коэффициент детерминации возрос до 0,79.

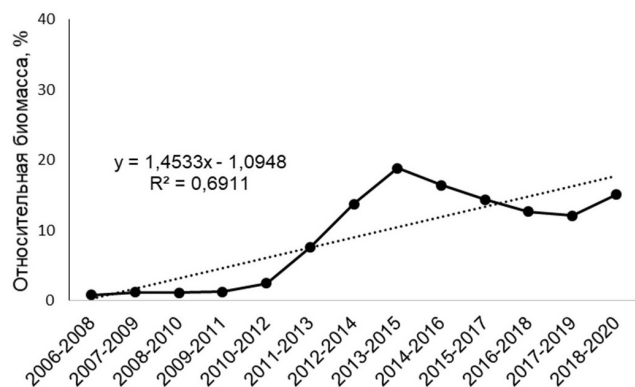


Рис. 4. Динамика относительной биомассы краба-стригуна опилио в его ареале. Сплошной линией представлены трёхлетние скользящие средние значения, пунктиром — линия линейного тренда

Fig. 4. Dynamics of the snow crab relative biomass in its range. The solid line represents three-year moving averages; the dotted line, linear trend

Скользкая средняя динамики относительной биомассы краба-стригуна опилио в пределах области его распространения демонстрирует рост, причём с небольшим снижением в последние годы (рис. 4), однако такая тенденция характерна не для всех частей ареала. Так, на Гусиной банке линейный тренд динамики относительной биомассы краба-стригуна опилио за период 2006–2020 гг. носит отрицательный характер (рис. 5А), тогда как в районе Центральной возвышенности и на Новоземельском мелководье он положителен (рис. 5Б–Г).

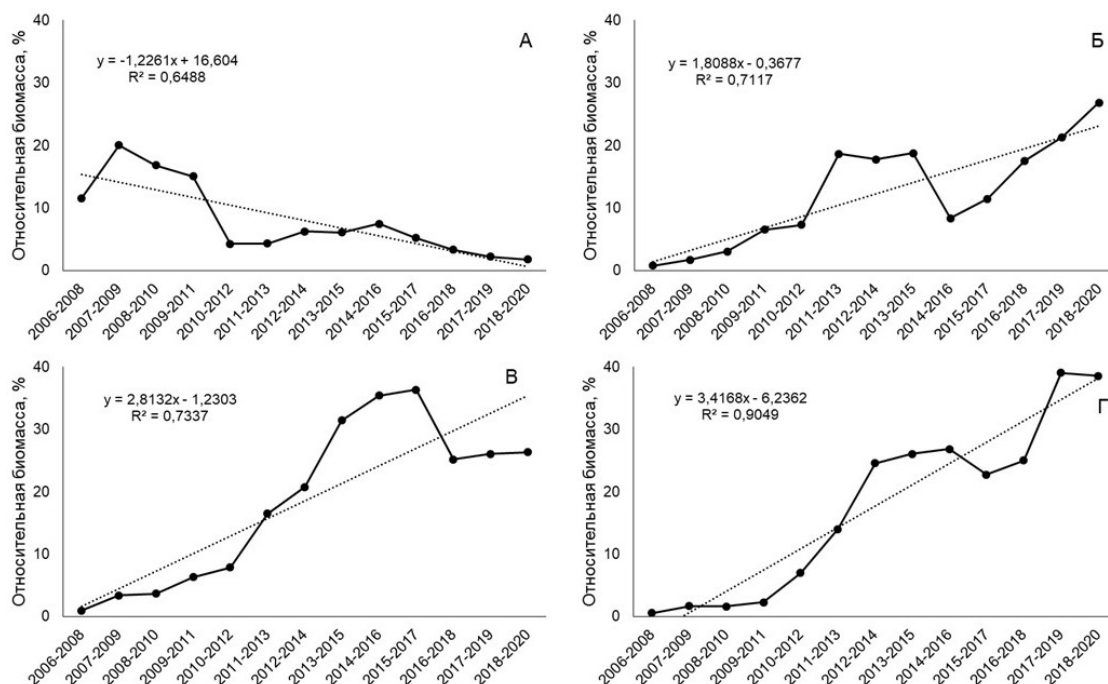


Рис. 5. Динамика относительной биомассы краба-стригуна опилио в районе Гусиной банки (А), Центральной возвышенности (Б), южной части Новоземельского мелководья (В) и северной части Новоземельского мелководья (Г). Сплошной линией представлены трёхлетние скользящие средние значения, пунктиром — линия линейного тренда (использованы данные всех уловов в районе)

Fig. 5. Dynamics of the snow crab relative biomass in the Goose Bank (А), Central Bank (Б), southern Novaya Zemlya Bank (В), and northern Novaya Zemlya Bank (Г). The solid line represents three-year moving averages; the dotted line, linear trend (data from all catches in the area are used)

Доля камчатского краба в суммарной биомассе мегабентоса в пределах его распространения быстро увеличивалась вплоть до 2015 г., после чего в определённой степени стабилизировалась на достаточно высоком уровне с незначительной тенденцией к снижению (рис. 6). Динамика относительной биомассы камчатского краба демонстрирует статистически значимый тренд ($R^2 = 0,81$; $p = 0,0012$).

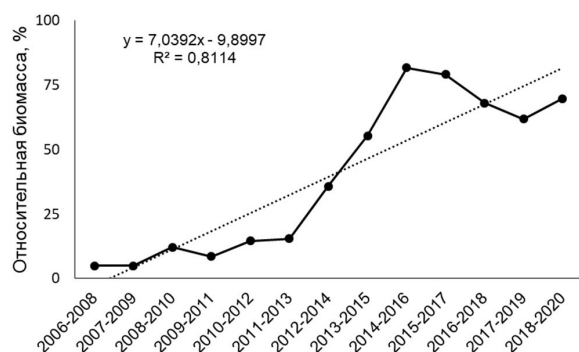


Рис. 6. Динамика относительной биомассы камчатского краба в его ареале

Fig. 6. Dynamics of the red king crab relative biomass in its range

По результатам кластерного анализа k -means было выделено 11 кластеров в первом анализируемом периоде и по 12 кластеров во втором и третьем (рис. 7, табл. 1).

В 2006–2010 гг. краб-стригун опилио стремительно увеличивал свою численность в юго-восточной части Баренцева моря, достигнув субдоминирования [на фоне доминирования морской звезды *Ctenodiscus crispatus* (Bruzelius, 1805)] в сообществах мягких грунтов в районе Гусиной банки [сообщество № 6 на рис. 7 и в табл. 1]. К 2010 г. краб-стригун опилио уже локально преобладал по биомассе в уловах мегабентоса в этом районе [Любин и др., 2010а].

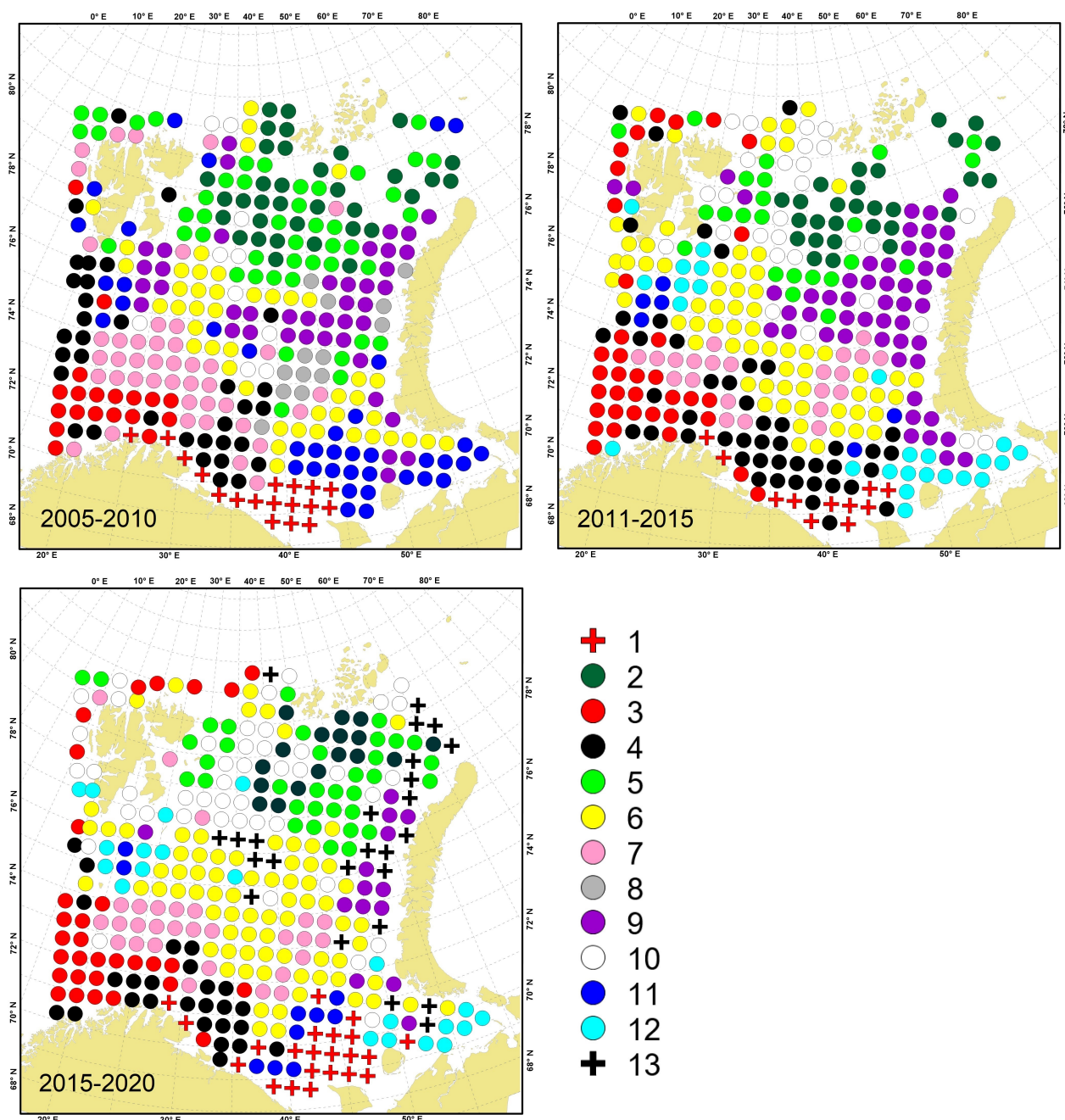


Рис. 7. Сообщества мегабентоса, выделенные в Баренцевом море и прилегающих водах по результатам исследований 2006–2010, 2011–2015 и 2016–2020 гг. Обозначения сообществ приведены в табл. 1

Fig. 7. Megabenthic communities in the Barents Sea and adjacent waters based on the surveys of 2006–2010, 2011–2015, and 2016–2020. Designations of the communities are given in Table 1

Таблица 1. Сообщества мегабентоса, выделенные в Баренцевом море в 2006–2010, 2011–2015 и 2016–2020 гг. Обозначения сообществ — те же, что и на рис. 7. Приведены доминанты и субдоминанты с указанием доли от общей биомассы сообщества (%)

Table 1. Megabenthic communities in the Barents Sea based on the surveys of 2006–2010, 2011–2015, and 2016–2020. Designations of the communities are the same as in Fig. 7. Dominant and subdominant species are given with relative biomass indicated (%)

2006–2010 гг.		2011–2015 гг.		2016–2020 гг.	
Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты
1 	<i>Paralithodes camtschaticus</i> (55,0) Geodiidae (1,9) <i>Hippasteria phrygiana</i> (1,7)	1 	<i>Paralithodes camtschaticus</i> (41,7) Suberitidae (1,8)	1 	<i>Paralithodes camtschaticus</i> (61,2)
2 	<i>Gorgonocephalus</i> (14,8) <i>Ophiopleura borealis</i> (9,7) <i>Umbellula encrinus</i> (7,6) <i>Helio metra glacialis</i> (7,3) <i>Ophiacantha bidentata</i> (5,8)	2 	<i>Ophiopleura borealis</i> (21,0) <i>Gorgonocephalus</i> (12,9) <i>Molpadia</i> (6,6) <i>Ophiacantha bidentata</i> (5,6) <i>Ophioscolex glacialis</i> (4,5)	2 	<i>Ophiopleura borealis</i> (24,3) <i>Chionoecetes opilio</i> (4,9) <i>Molpadia</i> (4,0) <i>Gorgonocephalus</i> (3,7)
3 	Geodiidae (75,4) <i>Parastichopus tremulus</i> (1,4)	3 	Geodiidae (67,2) Ancorinidae (4,9)	3 	Geodiidae (70,2) Ancorinidae (4,9)
4 	Actiniaria (57,4) Alcyonacea (7,0) Hormathiidae (5,1) <i>Hippasteria phrygiana</i> (3,5)	4 	Hormathiidae (8,7) Actiniaria (6,5) <i>Urasterias lincki</i> (6,2) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (5,0)	4 	<i>Bolocera tuediae</i> (10,1) <i>Hippasteria phrygiana</i> (10,1) <i>Parastichopus tremulus</i> (8,2) Hormathiidae (5,0) <i>Molpadia</i> (4,5)
5 	<i>Gorgonocephalus</i> (48,8) Actiniaria (2,9) <i>Helio metra glacialis</i> (2,8) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (2,5)	5 	<i>Gorgonocephalus</i> (45,9) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,2) <i>Sabinea septemcarinata</i> (3,1) <i>Chionoecetes opilio</i> (2,1)	5 	<i>Gorgonocephalus</i> (37,6) <i>Chionoecetes opilio</i> (13,0) <i>Ophiopleura borealis</i> (4,2) <i>Ophioscolex glacialis</i> (4,1)
6 	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (23,7) <i>Chionoecetes opilio</i> (7,7) <i>Urasterias lincki</i> (7,0) <i>Icasterias panopla</i> (6,7)	6 	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (39,6) <i>Icasterias panopla</i> (18,6) <i>Urasterias lincki</i> (10,0) <i>Sabinea septemcarinata</i> (8,7) Hormathiidae (5,8)	6 	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (23,1) <i>Urasterias lincki</i> (9,6) <i>Icasterias panopla</i> (6,9) Polymastiidae (5,0) <i>Chionoecetes opilio</i> (4,4)
7 	Polymastiidae (10,6) Actiniaria (8,3) <i>Molpadia</i> (7,5) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (6,2) Theneidae (4,1)	7 	<i>Molpadia</i> (24,8) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (11,2) Polymastiidae (3,6) Theneidae (3,6)	7 	<i>Molpadia</i> (22,9) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (12,3) <i>Batharca glacialis</i> (7,6) Polymastiidae (7,1)
8 	<i>Ciona intestinalis</i> (13,7) <i>Molpadia</i> (11,5) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,3) <i>Strongylocentrotus</i> (4,3)				
9 	<i>Strongylocentrotus</i> (35,1) <i>Sabinea septemcarinata</i> (5,7) <i>Gorgonocephalus</i> (5,5) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (3,6)	9 	<i>Strongylocentrotus</i> (34,4) <i>Chionoecetes opilio</i> (18,0) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (9,2) <i>Urasterias lincki</i> (4,6) <i>Gorgonocephalus</i> (3,6)	9 	<i>Strongylocentrotus</i> (37,9) <i>Chionoecetes opilio</i> (9,9) <i>Gorgonocephalus</i> (1,7)
10 	<i>Helio metra glacialis</i> (27,6) Actiniaria (6,0) <i>Sabinea septemcarinata</i> (3,7)	10 	<i>Gorgonocephalus</i> (7,9) <i>Sabinea septemcarinata</i> (6,4) <i>Helio metra glacialis</i> (6,1) <i>Ophiacantha bidentata</i> (5,0) <i>Strongylocentrotus</i> (4,4) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,1)	10 	<i>Helio metra glacialis</i> (7,6) <i>Sabinea septemcarinata</i> (6,0) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (5,6) <i>Chlamys islandica</i> (5,0) <i>Ophiacantha bidentata</i> (4,7) <i>Gorgonocephalus</i> (4,5)

Продолжение на следующей странице...

2006–2010 гг.		2011–2015 гг.		2016–2020 гг.	
Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты
11 	<i>Sabinea septemcarinata</i> (15,4) <i>Cucumaria frondosa</i> (12,7) <i>Sclerocrangon boreas</i> (7,0) <i>Hyas araneus</i> (6,4) <i>Balanus</i> (5,8) <i>Strongylocentrotus</i> (5,4)	11 	<i>Cucumaria frondosa</i> (32,0) <i>Microcosmus glacialis</i> (4,7) <i>Balanus</i> (1,9)	11 	<i>Cucumaria frondosa</i> (21,2) <i>Paralithodes camtschaticus</i> (13,8) Suberitidae (7,0) Hormathiidae (2,3)
		12 	<i>Strongylocentrotus</i> (13,8) <i>Balanus</i> (10,4) <i>Chlamys islandica</i> (6,9) <i>Alcyonidium gelatinosum</i> (5,6) <i>Hyas araneus</i> (4,7)	12 	<i>Strongylocentrotus</i> (16,2) <i>Balanus</i> (9,1) <i>Chlamys islandica</i> (6,9)
				13 	<i>Chionoecetes opilio</i> (35,3) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,1) <i>Gorgonocephalus</i> (3,3)

В 2011–2015 гг. краб-стригун опилио вышел на позиции субдоминанта в районе Новоземельского мелководья (сообщество № 9 на рис. 7 и в табл. 1) и к северу от Центральной банки (№ 5). В это время он присутствовал в качестве субдоминанта практически во всех сообществах, развивающихся у архипелага Новая Земля. Площадь некоторых сообществ изменялась: таковая морских ежей, например, сокращалась (№ 9), а морской звезды *C. crispatus* (№ 6) — увеличивалась. Поселения краба-стригуна опилио были непостоянными (см. рис. 5). Так, плотное поселение у Гусиной банки сильно уменьшилось, что связано с перераспределением скоплений. При этом перешедшие в районы Центральной возвышенности и южной части Новоземельского мелководья скопления краба-стригуна опилио наращивали свою долю в сообществах с 2006 г., а в северной части Новоземельского мелководья — с 2009 г.

В 2016–2020 гг. краб-стригун опилио доминировал в сообществах (№ 13 на рис. 7 и в табл. 1) между архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа на границе с Карским морем, на склонах Новоземельского мелководья и у Центральной банки, а также в Южно-Новоземельском жёлобе. Площадь сообществ с субдоминированием этого краба возросла и охватила акваторию от архипелагов Земля Франца-Иосифа и Новая Земля до возвышенности Персея, а также северную часть Печорского моря (№ 2, 5 и 9). К югу от архипелага Земля Франца-Иосифа краб-стригун опилио выступал субдоминантом в сообществе офиуры *Ophiopleura borealis* Danielssen & Koren, 1877 (№ 2). На Новоземельском мелководье в сообществе морских ежей рода *Strongylocentrotus* Brandt, 1835 (№ 9), главным образом *Strongylocentrotus pallidus* (G. O. Sars, 1871), краб-стригун опилио выступал вторым по доминированию видом. В восточной части моря в сообществе офиур рода *Gorgonocephalus* Leach, 1815 (№ 5) и *O. borealis* (№ 2) краб-стригун опилио занимал второе место.

В 2006–2010 гг. камчатский краб доминировал среди мегабентосных организмов в прибрежных водах Кольского полуострова, в районе Мурманского мелководья и в водах, примыкающих к полуострову Канин (сообщество № 1 на рис. 7 и в табл. 1). В сообществе губок (№ 3) у Восточного Мурмана и тепловодных видов (№ 4) у Западного Мурмана он выступал в качестве субдоминанта.

В 2011–2015 гг. он всё так же доминировал в районе мыса Нордкап и в водах Восточного Мурмана, но стал реже встречаться в прилогах в прибрежной области Западного Мурмана и Мурманского мелководья. Плотные скопления камчатского краба в районе южного склона Канинской банки расширились на восток, к полуострову Канин.

В 2016–2020 гг. область доминирования камчатского краба значительно расширилась в северо-восточном направлении: он доминировал в сообществах вокруг всего полуострова Каннин, к северу и западу от острова Колгуев, вокруг Канинской банки и у Гусиной банки. В сообществе голотурии *Cucumaria frondosa* (Gunnerus, 1767) (№ 11 на рис. 7 и в табл. 1) камчатский краб выступал в качестве первого субдоминанта в районах на юге Мурманской банки, на склонах Канинской банки и на юге Гусиной банки. Также он встречался в ограниченном количестве в сообществах губок рода *Geodia* Lamarck, 1815 (№ 3), тепловодных видов (№ 4) и мелководных видов (№ 12) в Печорском море и даже в сообществе краба-стригуна опилио (№ 13) у южной оконечности архипелага Новая Земля (см. рис. 1 и табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования динамики сообществ макрозообентоса в Баренцевом море показали, что их изменения под воздействием климатических факторов и донного тралового промысла регистрируются с задержкой приблизительно в четыре года [Денисенко, 2013; Любина и др., 2016; Lyubina et al., 2012]. В случае с более крупными и долгоживущими мегабентосными организмами задержка регистрируемой реакции на стрессовое воздействие или изменение условий среды должна быть продолжительнее. По этим соображениям, для анализа изменений в структуре мегабентосной составляющей бентосных сообществ были рассмотрены не ежегодно получаемые данные, а данные за периоды продолжительностью в пять лет.

Трансформация сообществ в различных частях Баренцева моря может протекать по разным сценариям (в зависимости от силы воздействия преобладающих факторов).

В южной части моря наиболее значимыми факторами воздействия на бентосные сообщества являются: приток тёплых атлантических вод [Денисенко, 2003, 2007, 2013; Захаров и др., 2022b], активно ведущийся здесь донный траловый промысел [Любин и др., 2010b], а также хищничество со стороны камчатского краба [Манушин, 2021a, b] и донных видов рыб (в основном пикши и камбалы) [Eriksen et al., 2020]. Следует признать, что ни один из перечисленных факторов в течение нескольких последних десятилетий не препятствовал активному процессу акклиматизации камчатского краба в южной части Баренцева моря, наращиванию им численности и расширению ареала.

Длительный период положительных температурных аномалий, наблюдающихся в Баренцевом море с конца XX в. [Трофимов и др., 2018; Boitsov et al., 2012], способствовал расселению краба не только на запад, вдоль побережья Норвегии, но и в восточном направлении, вдоль побережья Кольского полуострова вплоть до Воронки Белого моря, а также Мурманского и Северо-Канинского мелководий [Камчатский краб, 2021].

Активно осуществляемый в южной части Баренцева моря донный промысел крайне негативно сказывается на мегабентосе [Захаров, Любин, 2012; Любин и др., 2010b; Lyubin et al., 2011; Løkkeborg, Fosså, 2011], но камчатского краба затрагивает в меньшей степени, так как существующие на данный момент правила рыболовства РФ направлены на максимальную защиту этого вида, являющегося ценным промысловым ресурсом. Не допускается прилов крабов в объёме более 10 экз. на 1 т улова; в случае превышения этого уровня прилова судно должно сменить позицию на 5 морских миль. Все пойманные крабы, независимо от количества, пола и размера, должны быть незамедлительно возвращены в среду обитания, что достаточно строго контролируют надзорные органы. Браконьерский промысел локализован преимущественно в прибрежных водах и оказывает минимальное воздействие на плотные промысловые скопления в открытой части моря. К тому же донный траловый промысел является для крабов дополнительным источником пищи (отходы судовой обработки рыбы и выбросы некондиционной части улова) [Манушин, 2021a], а животные, травмированные травами, становятся для них привлекательной и лёгкой добычей [Kedra et al., 2017].

Единственным негативным фактором из вышеперечисленных можно считать конкуренцию с донными рыбами, однако промысел активно снижает их давление на донные сообщества, а потребление рыбами взрослых крабов крайне незначительно [Долгов, Бензик, 2021]. Таким образом, в открытой, южной части Баренцева моря в последние годы сложились весьма благоприятные условия для расселения камчатского краба.

Более слабо выраженный за анализируемый период рост частоты встречаемости (см. рис. 2) и области распространения камчатского краба, по сравнению с показателями краба-стригуна опилио, обусловлен меньшей площадью ареала и тем, что значительная часть его популяции сконцентрирована в прибрежных водах. Кроме того, траловые уловы камчатского краба в открытых водах (при достаточно редкой сетке станций экосистемной съёмки) во многом носят случайный характер из-за высокой мобильности группировок крупных половозрелых самцов: они совершают длительные и протяжённые миграции в поисках пищи и к местам размножения [Беренбойм, 2003]. Значительная доля камчатского краба в общей биомассе мегабентоса объясняется также тем, что в южной части Баренцева моря траловый прилов мегабентоса достаточно низок. В качестве одной из возможных причин этого обоснованно рассматривают многолетнее негативное воздействие активного тралового промысла [Любин и др., 2010b]. Так, даже один промысловый самец весом в несколько килограммов, попавший в трал, может стать причиной превышения всей биомассы мегабентоса в прилове.

Основными группами макрозообентоса, наиболее активно выедаемыми камчатским крабом, являются иглокожие и моллюски [Стрелкова и др., 2021]. Среди мегабентосных организмов в пределах области распространения камчатского краба в целом за исследованный период снизилось также относительное количество актиний, ракообразных и асцидий. Одновременно отмечено увеличение относительного количества губок, биомасса которых отрицательно коррелирует с плотностью распределения камчатского краба. В частности, в водах Западного Мурмана (часть побережья к западу от Кольского залива) после уменьшения плотности распределения камчатского краба зафиксирован рост относительной биомассы губок вплоть до формирования локальных сообществ с их доминированием.

Изменение структуры донного населения, с замещением губками части бентосного сообщества, ранее было зарегистрировано в районе Святоносского поселения исландского гребешка *Chlamys islandica* (O. F. Müller, 1776), в области массового развития фауны сестонофагов [Золотарев, 2016; Носова и др., 2018]. Основным фактором, повлиявшим на изменение состава сообщества в этом районе, стал многолетний промысел гребешка. В результате перелома и возникшей на его фоне эпизоотии произошло замещение доминирующего вида (исландского гребешка) другими сестонофагами, преимущественно губками. Они, в отличие от более высокоорганизованных животных, слабо подвержены прессу хищников, инфекционным заболеваниям и травматизму от воздействия промысловых драг. Так, нарушение целостности тела губки при механическом воздействии может провоцировать формирование новых особей на основе образовавшихся фрагментов. В искусственных условиях фрагмент губки *Geodia barretti* Bowerbank, 1858, широко распространённой в Баренцевом море, за год полностью регенерировал структуру тела и увеличил его массу на 40 % [Hoffmann et al., 2003]. На данный момент не ясна вероятность обратного процесса — по конкурентному замещению губок гребешками при прекращении их промысла. Вероятно, процесс деградации гребешкового поселения под влиянием промысла необратим; тогда восстановление запаса этого ценного вида до прежнего уровня невозможно. Однако для других видов данный фактор может оказаться положительным, поскольку губки, образуя плотные поселения, создают благоприятную среду обитания для многих видов животных [Kedra et al., 2017; Khalaman, Komendantov, 2011].

Похожая картина отмечена в районах массовых поселений кукумари *C. frondosa* на мелководьях в северо-западной и юго-восточной частях моря (Шпицбергенская, Гусиная и Северо-Канинская банки, плато Моллера). В период 2006–2010 гг. её сообщество не выделялось в качестве отдельного при кластеризации, а было соединено с сообществом, характерным для мелководий юго-востока моря и части Шпицбергенской банки. В 2011–2015 гг. относительная биомасса кукумари в южной части моря увеличилась (см. табл. 1), что может быть связано с постепенным выеданием камчатским крабом определённых групп бентоса и с перестройкой структуры сообществ. Ранее аналогичные структурные перестройки — уменьшение количества основных компонентов (таксонов) рациона камчатского краба и увеличение обилия их трофических конкурентов, не потребляемых крабом, — были зарегистрированы в макробентосных сообществах Мотовского залива [Стрелкова и др., 2021]. Сходную картину отмечали и в ряде других водоёмов при появлении вселенцев [Алимов и др., 2000].

Этологические аспекты биологии камчатского краба и краба-стригуна опилио существенно различаются. Камчатский краб, области размножения и откорма которого разобщены в пространстве, совершает длительные и протяжённые миграции. Как указано выше, в основном это касается крупных половозрелых самцов промысловых размеров. Самки и молодь являются более оседлыми и практически круглогодично держатся в узкой прибрежной полосе [Камчатский краб, 2021]. Таким образом, в южной, открытой части Баренцева моря в прилове преобладают крупные самцы камчатского краба, которые могут быть охарактеризованы как пасущиеся хищники. Между тем для краба-стригуна опилио характерна значительно менее выраженная миграционная активность; в пределах всего его ареала в уловах встречаются особи обоих полов и всех возрастных групп с незначительной дифференциацией по глубинам [Zakharov et al., 2021b].

Рост популяции краба-стригуна опилио привёл к заселению им огромной акватории в восточной и северной части Баренцева моря — от Печорского моря до архипелага Земля Франца-Иосифа и от архипелага Новая Земля до Шпицбергена. В целом расселение краба-стригуна опилио во многом копирует распределение в пределах Баренцева моря тихоокеанских по происхождению видов, например моллюсков букцинид [Захаров, 2013]. В настоящее время тихоокеанские виды встречаются повсеместно в Баренцевом море, однако устойчивый фаунистический комплекс они формируют на Новоземельском, Канинско-Печорском и Медвежинско-Надеждинском мелководьях. Фаунистическое сходство донного населения свидетельствует о близости условий обитания в этих удалённых друг от друга районах.

В настоящее время ареал краба-стригуна опилио продолжает расширяться на запад, в направлении архипелага Шпицберген, где бентос сходен по видовому составу и количественным характеристикам с сообществами, широко распространёнными в области наиболее плотных современных скоплений краба-стригуна опилио.

При этом современные данные свидетельствуют о том, что расширение ареала краба-стригуна опилио в западном направлении происходит значительно медленнее, чем на восток, в прилегающие районы Карского моря [Zalota et al., 2018, 2019, 2020; Zimina, 2014]. По-видимому, основным фактором, который тормозит его распространение на запад, в настоящее время является потепление вод Баренцева моря, наблюдающееся на протяжении последних нескольких десятилетий [ICES Working Group, 2022]. Очевидно, что в случае похолодания процесс заселения крабом-стригуном опилио западной части моря может ускориться [Баканев, 2017] и в районе архипелага Шпицберген может сформироваться новый центр его воспроизводства в дополнение к имеющемуся у архипелага Новая Земля.

В период 2006–2010 гг. в Гусиной банке в отдельные годы прилов краба-стригуна опилио достигал 30–40 % от массы улова; в последующие годы произошли снижение его численности в этом районе и формирование новых плотных поселений значительно севернее, в области

Северо-Новоземельского мелководья и восточных склонов Центральной возвышенности и возвышенности Персея. Снижение численности краба-стригуна опилио и его значимости в мегабентосной части бентосного сообщества в районе Гусиной банки может быть связано как с влиянием тёплых вод одной из ветвей Нордкапского течения, так и с уменьшением кормовой базы после взрывного роста численности вселенца.

Интересен также факт наличия в 2006–2010 гг. сообщества с доминированием асцидии *Ciona intestinalis* (Linnaeus, 1767) в районе Центральной впадины (№ 8 на рис. 7 и в табл. 1). В следующие два периода оно уже не выделялось, оно было поглощено сообществом с доминированием голотурий рода *Molpadia* Cuvier, 1817. Отчасти это может быть обусловлено выеданием асцидии растущей популяцией краба-стригуна опилио. Большой размер, мягкое цилиндрическое тело без защитной оболочки, прикрепленный образ жизни — всё это, скорее всего, сделало асцидий уязвимыми для вселенца-хищника при его массовом появлении, в отличие от закапывающихся в грунт мольпадий.

Безусловно, при похолодании частота встречаемости и ареал краба-стригуна опилио будут увеличиваться [Баканев, 2017], однако рост численности вселенца в уже освоенных акваториях маловероятен, поскольку основным лимитирующим фактором в этом случае выступает не температура окружающей среды, а кормовая база. По всей видимости, после заселения определённых районов будут происходить перераспределение скоплений в подходящие для вида смежные сообщества и, возможно, дальнейшее уменьшение численности вселенца до определённого, оптимального уровня. На данный момент похожая картина наблюдается в Гусиной банке и в некоторой мере в южной части Новоземельского мелководья, где рост численности вселенца снижается или уже прекратился. Скорее всего, новые урожайные поколения будут возникать локально во впервые осваиваемых вселенцем акваториях, например в районах архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа, а также возвышенностей северо-центральной части моря.

Как и камчатский краб, краб-стригун опилио вытесняет или замещает аборигенные виды путём их поедания или конкуренции за пищу. Однако из-за своих меньших размеров краб-стригун опилио, скорее всего, не способен поедать крупных особей мегабентоса; он оказывает влияние через выедание их молоди. Отчасти пресс вселенца на мегабентос может снижаться за счёт потребления крабом макрозообентоса.

В последние годы доля краба-стригуна опилио в уловах в давно освоенной им акватории держится на уровне около $\frac{1}{5}$ общей биомассы тралового мегабентоса. Можно предположить, что в условиях Баренцева моря такое соотношение является оптимальным и в перспективе будет сохраняться в пределах всей акватории, освоенной этим видом.

Очевидно, что появление краба-стригуна опилио и камчатского краба в экосистеме Баренцева моря не ведёт к увеличению общей биопродуктивности водоёма, так как последняя полностью определяется уровнем доступных для донного населения пищевых ресурсов [Зенкевич, 1970], то есть первичной продукции. В случае рассматриваемых вселенцев речь идёт только о перераспределении энергетических потоков и о наращивании их биомассы за счёт нативных видов. Будучи исключительно плотоядными животными, эти два вида не привносят в пищевую пирамиду новые или невовлечённые источники биогенных элементов (например, невостребованный детрит или планктон), а лишь эксплуатируют и трансформируют существующие донные сообщества [Биологические инвазии, 2004; Шадрин, Ануфриева, 2019].

Очевидно, что в текущих условиях оба краба продолжают расширять свой ареал в рамках комфортного диапазона условий и наличия достаточной кормовой базы. Камчатский краб будет и дальше встраиваться в сообщества Печорского моря и прилегающих к нему акваторий. Однако продвижение его на север, скорее всего, ограничится Гусиной банкой и плато Моллера, а на восток — мелководьями, подверженными зимнему выхолаживанию. Ареал краба-стригуна опилио

охватит всю северную и восточную часть моря, за исключением районов, находящихся под влиянием тёплых атлантических вод. Его распределение будет неравномерным, однако площадь сообществ мегабентосных организмов с его доминированием увеличится. Взаимная конкуренция между вселенцами окажется, скорее всего, минимальной и будет наблюдаться лишь на стыке ареалов. При климатических флуктуациях ареалы крабов будут изменяться в противофазе: при потеплении ареал камчатского краба станет расширяться, а краба-стригуна — уменьшаться, и наоборот.

Таким образом, в настоящее время донные сообщества Баренцева моря находятся в состоянии трансформации, вызванном длительным периодом потепления и появлением новых инвазивных видов. Представленные результаты позволяют предположить, что в процессе освоения рассматриваемыми крабами всей доступной для них акватории донное население Баренцева моря претерпит значительные структурные изменения в пределах всей области их распространения.

Материал для данной работы был собран в рамках государственного задания Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» и Института морских исследований в Бергене. Публикация подготовлена в рамках государственного задания ЗИН РАН № 122031100275-4.

Благодарность. Мы признательны всем коллегам и сотрудникам на кораблях, в лабораториях и в офисах за работу в совместной российско-норвежской экосистемной съёмке Баренцева моря. Мы крайне благодарны рецензентам за их замечания и положительную итоговую оценку нашей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алимов А. Ф., Орлова М. И., Панов В. Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // *Виды-вселенцы в европейских морях России* : сборник научных трудов. Апатиты : Изд-во Колыского научного центра РАН, 2000. С. 12–23. [Alimov A. F., Orlova M. I., Panov V. E. Posledstviya introduktsii chuzherodnykh vidov dlya vodnykh ekosistem i neobkhodimost' meropriyatiy po ikh predotvrashcheniyu. In: *Vidy-vseleentsy v evropeiskikh moryakh Rossii* : sbornik nauchnykh trudov. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2000, pp. 12–23. (in Russ.)]
2. *Атлас мегабентосных организмов Баренцева моря и сопредельных акваторий*. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2018. 534 с. [*Atlas of the Megabenthic Organisms of the Barents Sea and Adjacent Waters*. Murmansk : PINRO, 2018, 534 p. (in Russ.)]
3. Баканев С. В. Перспективы промысла краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Баренцевом море // *Вопросы рыболовства*. 2017. Т. 18, № 3. С. 286–303. [Bakanev S. V. Prospects of snow crab *Chionoecetes opilio* fishery in the Barents Sea. *Voprosy rybolovstva*, 2017, vol. 18, no. 3, pp. 286–303. (in Russ.)]
4. Беренбойм Б. И. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Мурманск : ПИНРО, 2003. С. 70–78. [Berenboim B. I. Seasonnye migratsii kamchatskogo kraba v Barentsevom more. In: *Kamchatskii krab v Barentsevom more*. Murmansk : PINRO, 2003, pp. 70–78. (in Russ.)]
5. *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах* / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкой. Москва ; Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с. [*Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Ecosystems* / A. F. Alimov, N. G. Bogutskaya (Eds). Moscow ; Saint Petersburg : KMK Scientific Press Ltd., 2004, 436 p. (in Russ.)]
6. Денисенко С. Г. Многолетние изменения донной фауны Баренцева моря и гидрологические флуктуации вдоль разреза «Кольский меридиан» // *Материалы симпозиума, посвящённого 100-летию океанографических наблюдений на разрезе «Кольский меридиан» (Мурманск, 1999)*. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2003. С. 65–76. [Denisenko S. G. Mnogoletnie izmeneniya donnoi fauny Barentseva morya i gidrologicheskie flyuktuatsii vdol' razreza "Kol'skii meridian". In: *Materialy simpoziuma*,

- posvyashchennogo 100-letiyu okeanograficheskikh nablyudenii na razreze "Kol'skii meridian" (Murmansk, 1999). Murmansk : Izd-vo PINRO, 2003, pp. 65–76. (in Russ.)]
7. Денисенко С. Г. Зообентос Баренцева моря в условиях изменяющегося климата и антропогенного воздействия // *Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России*. Владивосток : Дальнаука, 2007. С. 418–511. [Denisenko S. G. Zoobentos Barentseva morya v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata i antropogennogo vozdeistviya. In: *Dinamika morskikh ekosistem i sovremennye problemy sokhraneniya biologicheskogo potentsiala morei Rossii*. Vladivostok : Dal'nauka, 2007, pp. 418–511. (in Russ.)]
 8. Денисенко С. Г. Биоразнообразие и биоресурсы макрзообентоса Баренцева моря: структура и многолетние изменения. Санкт-Петербург : Наука, 2013. 284 с. [Denisenko S. G. *Biodiversity and Bioresources of Macrozoobenthos in the Barents Sea: Structure and Long-Term Changes*. Saint Petersburg : Nauka, 2013, 284 p. (in Russ.)]
 9. Долгов А. В., Бензик А. Н. Камчатский краб как объект питания донных рыб // *Камчатский краб в Баренцевом море* : издание 3-е, перераб. и доп. Москва : ВНИРО, 2021. С. 347–359. [Dolgov A. V., Benzik A. N. Kamchatskii krab kak ob"ekt pitaniya donnykh ryb. In: *The Red King Crab in the Barents Sea* : 3rd edition, revised and expanded. Moscow : VNIRO, 2021, pp. 347–359. (in Russ.)]
 10. Захаров Д. В. *Распределение, экология и промысловое значение моллюсков семейства Buccinidae в Баренцевом море и сопредельных водах* : дис. ... канд. биол. наук : 25.00.28. Мурманск, 2013. 162 с. [Zakharov D. V. *Raspredelenie, ekologiya i promyslovoe znachenie mollyuskov semeistva Buccinidae v Barentsevom more i sopredel'nykh vodakh*. (dissertation). Murmansk, 2013, 162 p. (in Russ.)]
 11. Захаров Д. В., Любин П. А. Фауна, экология и распределение моллюсков семейства Buccinidae (Mollusca, Gastropoda) в Баренцевом море и сопредельных акваториях // *Вестник Мурманского государственного технического университета*. 2012. Т. 15, № 4. С. 749–757. [Zakharov D. V., Luybin P. A. Fauna, ecology and distribution of molluscs Buccinidae (Mollusca, Gastropoda) in the Barents Sea and adjacent waters. *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2012, vol. 15, no. 4, pp. 749–757. (in Russ.)]
 12. Захаров Д. В., Манушин И. Е., Стрелкова Н. А. Сравнительный анализ бентосных материалов, собранных разными орудиями лова в восточной части Баренцева моря // *Чтения памяти К. М. Дерюгина* : материалы XXII юбилейного научного семинара «Кафедре ихтиологии и гидробиологии 90 лет». Санкт-Петербург : Санкт-Петербургский государственный университет, 2021а. С. 52–68. [Zakharov D. V., Manushin I. E., Strelkova N. A. Sravnitel'nyi analiz bentosnykh materialov, sobrannykh raznymi orudiyami lova v vostochnoi chasti Barentseva morya. In: *Chteniye pamyati K. M. Deryugina* : materialy XXII yubileinogo nauchnogo seminar "Kafedre ikhtiologii i gidrobiologii 90 let". Saint Petersburg : St Petersburg University, 2021a, pp. 52–68. (in Russ.)]
 13. Захаров Д. В., Стрелкова Н. А., Манушин И. Е., Зимина О. Л., Хачетурова К. С., Блинова Д. Ю., Йоргенсен Л. Л. Методические рекомендации по оценке прилова мегабентосных организмов в донных тралях и опыт их использования в Баренцевом море // *Вопросы рыболовства*. 2022а. Т. 23, № 3. С. 179–191. [Zakharov D. V., Manushin I. E., Strelkova N. A., Zimina O. L., Khacheturova K. S., Blinova D. J., Jørgensen L. L. Guidance for the assessment of the megabenthos bycatch in the bottom trawl in the course of research surveys. *Voprosy rybolovstva*, 2022a, vol. 23, no. 3, pp. 179–192. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-3-179-192>
 14. Захаров Д. В., Стрелкова Н. А., Манушин И. Е., Хачетурова К. С., Блинова Д. Ю., Кудряшова А. С. Изменения бентосных сообществ в губах Кольского полуострова в 21-м веке // *Морские исследования и образование (MARESEDU-2022)* : труды XI Международной научно-практической конференции. Тверь : ПолиПРЕСС, 2022б. Т. 3 (4). С. 102–105. [Zakharov D. V., Strelkova N. A., Manushin I. E., Khacheturova K. S., Blinova D. Yu., Kudryashova A. S. Changes in benthic communities in the Kola Peninsula bays in the 21st century. In: *Marine Research and Education (MARESEDU-2022)* :

- proceedings of the XI International Conference. Tver : PoliPRESS, 2022b, vol. 3 (4), pp. 102–105. (in Russ.)]
15. Зенкевич Л. А. Донная фауна океана // *Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов*. Москва : Наука, 1970. С. 213–227. [Zenkevich L. A. Donnaya fauna okeana. In: *Programma i metodika izucheniya biogeotsenozov vodnoi sredy. Biogeotsenozu morei i okeanov*. Moscow : Nauka, 1970, pp. 213–227. (in Russ.)]
 16. Зинченко А. Г. Геоморфологическая основа комплексных ландшафтно-геоэкологических исследований Баренцева моря // *Опыт системных океанологических исследований в Арктике*. Москва : Научный мир, 2001. С. 476–481. [Zinchenko A. G. Geomorfologicheskaya osnova kompleksnykh landshaftno-geoeologicheskikh issledovaniy Barentseva morya. In: *Opyt sistemnykh okeanologicheskikh issledovaniy v Arktike*. Moscow : Nauchnyi mir, 2001, pp. 476–481. (in Russ.)]
 17. Золотарев П. Н. *Биология и промысел исландского гребешка Chlamys islandica в Баренцевом и Белом морях*. Мурманск : ПИНРО, 2016. 289 с. [Zolotarev P. N. *Biology and Fishery of the Icelandic Scallop Chlamys islandica in the Barents and White Seas*. Murmansk : PINRO, 2016, 289 p. (in Russ.)]
 18. *Камчатский краб в Баренцевом море* : 3-е издание, переработанное и дополненное. Москва : ВНИРО, 2021. 712 с. [*The Red King Crab in the Barents Sea* : 3rd edition, revised & expanded. Moscow : VNIRO, 2021, 712 p. (in Russ.)]
 19. Колпаков Н. В., Корнейчук И. А., Надточий В. А. Современные данные по составу и распределению тралового макрозообентоса в российских водах Японского моря // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 193. С. 33–49. [Kolpakov N. V., Korneichuk I. A., Nadtochy V. A. Current data on composition and distribution of trawl macrozoobenthos in the Russian waters of the Japan Sea. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 193, pp. 33–49. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-33-49>
 20. *Краб-стригун опилио Chionoecetes opilio в Баренцевом и Карском морях*. Мурманск : ПИНРО, 2016. 242 с. [*Snow Crab Chionoecetes opilio in the Barents and Kara Seas*. Murmansk : PINRO, 2016, 242 p. (in Russ.)]
 21. Любин П. А., Анисимова Н. А., Йоргенсен Л. Л., Манушин И. Е., Прохорова Т. А., Захаров Д. В., Журавлева Н. Е., Голиков А. В., Моров А. В. Мегабентос Баренцева моря // *Природа шельфа и архипелагов Европейской Арктики. Комплексные исследования природы Шпицбергена* : материалы международной научной конференции, Мурманск, 27–30 октября 2010 г. Москва : ГЕОС, 2010а. Вып. 10. С. 192–199. [Lyubin P. A., Anisimova N. A., Jørgensen L. L., Manushin I. E., Prokhorova T. A., Zakharov D. V., Zhuravleva N. E., Golikov A. V., Morov A. V. Megabentos Barentseva morya. In: *Nature of the Shelf and Archipelagos of the European Arctic. Complex Investigations of the Svalbard Archipelago Nature* : proceedings of the International Scientific Conference, Murmansk, 27–30 October, 2010. Moscow : GEOS, 2010a, iss. 10, pp. 192–199. (in Russ.)]
 22. Любин П. А., Анисимова Н. А., Манушин И. Е., Журавлёва Н. Е. Приловы макрозообентоса в ихтиологических донных тралениях как показатель интенсивности тралового промысла // *Вестник Мурманского государственного технического университета*. 2010b. Т. 13, № 4 (спец. вып.). С. 641–646. [Lyubin P. A., Anisimova N. A., Manushin I. E., Zhuravlieva N. E. Additional catch of macrozoobenthos in the ichthyological over-trawling as a mark of trawling intensity. *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2010b, vol. 13, no. 4 (spec. iss.), pp. 641–646. (in Russ.)]
 23. Любина О. С., Стрелкова (Анисимова) Н. А., Любин П. А., Фролова Е. А., Дикаева Д. Р., Зимина О. Л., Ахметчина О. Ю., Манушин И. Е., Нехаев И. О., Фролов А. А., Захаров Д. В., Гарбуль Е. А., Вязникова В. С. Современное количественное распределение зообентоса на разрезе «Кольский меридиан» // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2016. № 2 (36). С. 64–91. [Lyubina O. S., Strelkova (Anisimova) N. A., Lyubin P. A., Frolova E. A., Dikaeva D. R., Zimina O. L., Akhmetchina O. Yu., Manushin I. E., Nekhaev I. O., Frolov A. A., Zakharov D. V., Garbul E. A., Vyaznikova V. S. Modern quantitative distribution of zoobenthos along on the transect “Kola Section”. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2016, no. 2 (36), pp. 64–91. (in Russ.)]
 24. Манушин И. Е., Захаров Д. В., Стрелкова Н. А., Любин П. А., Журавлёва Н. Е.,

- Вязникова В. С., Носова Т. Б., Блинова Д. Ю., Хачетурова К. С. Оценка воздействия камчатского краба на бентос районов Восточного Мурмана // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021. С. 651–660. [Manushin I. E., Zakharov D. V., Strelkova N. A., Lyubin P. A., Zhuravleva N. E., Vyaznikova V. S., Nosova T. B., Blinova D. Yu., Khacheturova K. S. Otsenka vozddeistviya kamchatskogo kraba na bentos raionov Vostochnogo Murmana. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021, pp. 651–660. (in Russ.)]
25. Манушин И. Е. Питание камчатского краба в южной части Баренцева моря // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021а. С. 283–337. [Manushin I. E. Pitanie kamchatskogo kraba v yuzhnoi chasti Barentseva morya. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021a, pp. 283–337. (in Russ.)]
26. Манушин И. Е. Потребление пищи камчатским крабом // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021b. С. 337–342. [Manushin I. E. Potreblenie pishchi kamchatskim krabom. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021b, pp. 337–342. (in Russ.)]
27. Носова Т. Б., Манушин И. Е., Захаров Д. В. Структура и многолетняя динамика сообществ зообентоса в районах поселений исландского гребешка у Кольского полуострова. *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 194. С. 27–41. [Nosova T. B., Manushin I. E., Zakharov D. V. Structure and long-term dynamics of zoobenthos communities in the areas of scallop *Chlamys islandica* beds at Kola Peninsula. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 194, pp. 27–41. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-27-41>
28. Стрелкова Н. А., Манушин И. Е., Захаров Д. В., Вязникова В. С. Оценка воздействия камчатского краба на бентос районов Западного Мурмана // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021. С. 600–650. [Strelkova N. A., Manushin I. E., Zakharov D. V., Vyaznikova V. S. Otsenka vozddeistviya kamchatskogo kraba na bentos raionov Zapadnogo Murmana. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021, pp. 600–650. (in Russ.)]
29. Трофимов А. Г., Карсаков А. Л., Ившин В. А. Изменения климата в Баренцевом море на протяжении последнего полувека // *Труды ВНИРО*. 2018. Т. 173. С. 79–91. [Trofimov A. G., Karsakov A. L., Ivshin V. A. Climate changes in the Barents Sea over the last half century. *Trudy VNIRO*, 2018, vol. 173, pp. 79–91. (in Russ.)]
30. Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Озёрные экосистемы и виды-вселенцы: не всё так просто // *Озёра Евразии: проблемы и пути их решения* : материалы II Международной конференции, 19–24 мая 2019 г. Казань : Изд-во Академии наук Республики Татарстан, 2019. Ч. 2. С. 355–359. [Shadrin N. V., Anufrieva E. V. Lake ecosystems and invasive species: All are not so simple. In: *Lakes of Eurasia: Problems and Solutions* : proceedings of the II International Conference, 19–24 May, 2019. Kazan : Izd-vo Akademii nauk Respubliki Tatarstan, 2019, pt 2, pp. 355–359. (in Russ.)]
31. Шунтов В. П., Волвенко И. В. Генерализованные оценки состава, количественного распределения и биомассы макрофауны бентали на шельфе и свале глубин северо-западной Пацифики // *Известия ТИНРО*. 2015. Т. 182, № 3. С. 3–22. [Shuntov V. P., Volvenko I. V. Generalized assessments of composition, quantitative distribution and biomass of benthic macrofauna on the shelf and slope in the North-West Pacific. *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 182, no. 3, pp. 3–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-182-3-22>
32. Boitsov V. D., Karsakov A. L., Trofimov A. G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009. *ICES Journal of Marine Science*, 2012, vol. 69, iss. 5, pp. 833–840. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss075>
33. Eriksen E., Benzik A. N., Dolgov A. V., Skjoldal H. R., Vihtakari M., Johannesen E., Prokhorova T. A., Keulder-Stenevik F., Prokopchuk I., Strand E. Diet and trophic structure of fishes in the Barents Sea: The Norwegian–Russian program “Year of stomachs” 2015 – establishing a baseline. *Progress in Oceanography*, 2020, vol. 183, art. no. 102262 (17 p.). <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102262>
34. Hoffmann F., Rapp H. T., Zöller T., Reitner J. Growth and regeneration in cultivated fragments of the boreal deep-water sponge *Geodia barretti* Bowerbank, 1858 (Geodiidae, Tetractinellida,

- Demospongiae). *Journal of Biotechnology*, 2003, vol. 100, iss. 2, pp. 109–118. [https://doi.org/10.1016/s0168-1656\(02\)00258-4](https://doi.org/10.1016/s0168-1656(02)00258-4)
35. ICES Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). *ICES Scientific Reports*, 2020, vol. 2, iss. 30, 206 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5998>
 36. ICES Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). *ICES Scientific Reports*, 2022, vol. 4, iss. 50, 235 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.20051438>
 37. Jørgensen L. L., Logerwell E. A., Strelkova N. A., Zakharov D. V., Roy V., Nozères C., Bluhm B. A., Ólafsdóttir S. H., Burgos J. M., Sørensen J., Zimina O., Rand K. International megabenthic long-term monitoring of a changing arctic ecosystem: Baseline results. *Progress in Oceanography*, 2022, vol. 200, art. no. 102712 (20 p.). <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102712>
 38. Kedra M., Renaud P. E., Andrade H. Epibenthic diversity and productivity on a heavily trawled Barents Sea bank (Tromsøflaket). *Oceanologia*, 2017, vol. 59, iss. 2, pp. 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2016.12.001>
 39. Khalaman V. V., Komendantov A. Y. Structure of fouling communities formed by *Hali-chondria panicea* (Porifera: Demospongiae) in the White Sea. *Russian Journal of Ecology*, 2011, vol. 42, no. 6, pp. 493–501. <https://doi.org/10.1134/S1067413611050080>
 40. Kuzmin S. A., Akhtarin S. M., Menis D. T. The first findings of snow crab *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majidae) in the Barents Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 1998, vol. 77, no. 4, pp. 489–491.
 41. Gutt J., Starman A. Structure and biodiversity of megabenthos in the Weddell and Lazarev seas (Antarctica): Ecological role of physical parameters and biological interactions. *Polar Biology*, 1998, vol. 20, iss. 4, pp. 229–247. <https://doi.org/10.1007/s0030000050300>
 42. Lyubin P. A., Anisimova N. A., Manushin I. E. Long-term effects on benthos of the use of bottom fishing gears. In: *The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management. Half a Century of Russian–Norwegian Cooperation* / T. Jakobsen, V. K. Ozhigin (Eds). Trondheim : Tapir Academic Press, 2011, pp. 768–775.
 43. Lyubina O. S., Frolova E. A., Dikaeva D. R. Current zoobenthos monitoring at the Kola Transect in the Barents Sea. In: *Arctic Marine Biology: A Workshop Celebrating Two Decades of Cooperation Between Murmansk Marine Biological Institute and Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research* / G. Hempel, K. Lochte, G. Matishov (Eds). Bremerhaven : Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, 2012, pp. 177–189. (Berichte zur Polar- und Meeresforschung = Reports on Polar and Marine Research ; no. 640).
 44. Løkkeborg S., Fosså J. H. Impacts of bottom trawling on benthic habitats. In: *The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management. Half a Century of Russian–Norwegian Cooperation* / T. Jakobsen, V. K. Ozhigin (Eds). Trondheim : Tapir Academic Press, 2011, pp. 760–767.
 45. Rybakova E., Kremenetskaia A., Vedenin A., Boetius A., Gebruk A. Deep-sea megabenthos communities of the Eurasian Central Arctic are influenced by ice-cover and sea-ice algal falls. *PLoS One*, 2019, vol. 14, iss. 7, art. no. e0211009 (27 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211009>
 46. Zakharov D. V., Jørgensen L. L. New species of the gastropods in the Barents Sea and adjacent waters. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2017, vol. 8, iss. 3, pp. 226–231. <https://doi.org/10.1134/S2075111717030146>
 47. Zakharov D. V., Jørgensen L. L., Manushin I. E., Strelkova N. A. Barents Sea megabenthos: Spatial and temporal distribution and production. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2020, vol. 5, no. 2, pp. 19–37. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.2.03>
 48. Zakharov D. V., Manushin I. E., Nosova T. B., Strelkova N. A., Pavlov V. A. Diet of snow crab in the Barents Sea and macrozoobenthic communities in its area of distribution. *ICES Journal of Marine Science*, 2021b, vol. 78, iss. 2, pp. 545–556. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa132>
 49. Zalota A. K., Spiridonov V. A., Vedenin A. A. Development of snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Decapoda: Oregonidae) invasion in the Kara Sea. *Polar Biology*, 2018, vol. 41, iss. 10, pp. 1983–1994. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2337-y>
 50. Zalota A. K., Zimina O. L., Spiridonov V. A. Combining data from different sampling methods to study the development of an alien crab *Chionoecetes opilio* invasion in the remote

- and pristine Arctic Kara Sea. *PeerJ*, 2019, vol. 7, art. no. e7952 (25 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.7952>
51. Zalota A. K., Spiridonov V. A., Galkin S., Pronin A. A. Population structure of alien snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in the Kara Sea (trawl and video sampling). *Oceanology*, 2020, vol. 60, iss. 1, pp. 83–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437020010257>
52. Zimina O. L. Finding the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) in the Kara Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2014, vol. 40, iss. 6, pp. 490–492. <https://doi.org/10.1134/S1063074014060224>

IMPACT OF THE RED KING CRAB AND THE SNOW CRAB ON THE BARENTS SEA MEGABENTHIC COMMUNITIES

D. Zakharov¹, I. Manushin², L. Jørgensen³, and N. Strelkova²

¹Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

²Polar branch of VNIRO (“PINRO” named after N. M. Knipovich), Murmansk, Russian Federation

³Institute of Marine Research, Bergen, Norway

E-mail: zakharden@yandex.ru

The work is devoted to problems of mutual adaptation of two invasive commercial crab species, the red king crab *Paralithodes camtschaticus* and the snow crab *Chionoecetes opilio*, and the recipient ecosystem of the Barents Sea. Data on the distribution of megabenthic communities obtained for 2006–2020 are provided. The dynamics of invasive crab populations is analyzed, and related changes that occurred in the Barents Sea bottom communities during this period are studied. Mechanisms of the impact of crab species on bottom communities and prospects for their colonization of the Barents Sea are discussed. The research is based on the results of quantitative and taxonomic analysis of bycatch in 6,010 by-catches with a Campelen 1800 trawl performed in the Barents Sea in 2006–2020 during the joint Russian–Norwegian ecosystem survey on RV of the Polar branch of VNIRO and the Institute of Marine Research. The expansion of the range and increase in abundance of the red king crab since the early 1990s led to its colonization of the vast water area of the southern Barents Sea. In 2006–2010, this species dominated in megabenthic communities around the Murmansk Rise and Kaninskaya Bank. In 2016–2020, the red king crab spread north and east – up to the Kolguev Island and the southern slope of the Goose Bank. An increase in abundance of the snow crab resulted in its colonization of a huge area in the Barents Sea: from the Pechora Sea to the Franz Josef Land archipelago and from the Novaya Zemlya archipelago to the Spitsbergen archipelago. In 2006–2010, the snow crab abundance started to increase in the Novaya Zemlya archipelago area; there, it was a subdominant species in communities of soft sediments of the Goose Bank. In 2011–2015, the snow crab began to dominate in communities of the Goose and Novaya Zemlya banks and the northern Central Bank. At the same time, it continued to increase its role as a subdominant species in almost all megabenthic communities near the Novaya Zemlya archipelago. Later, in 2016–2020, this species dominated in benthic communities on the boundary with the Kara Sea between the Novaya Zemlya and Franz Josef Land archipelagos, on the slopes of the Novaya Zemlya Bank, near the Central Bank, and in the Southern Novaya Zemlya Trench. Its range increased and covered the area from the Franz Josef Land and Novaya Zemlya archipelagos to the Perseus Bank in the west and to the Pechora Sea in the south. As shown, under current climatic conditions, the red king crab will remain part of megabenthic communities in the southeastern Barents Sea. The snow crab will continue to migrate from the east to the western Barents Sea, up to the Spitsbergen archipelago, where similar benthic communities exist; in case of colder weather, its migration will occur faster. A scenario is possible in which shallow waters of the Spitsbergen archipelago will be a new reproductive center of the snow crab population in the Barents Sea, along with the current center near the Novaya Zemlya archipelago.

Keywords: Barents Sea, megabenthos, bottom communities, red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, snow crab, *Chionoecetes opilio*