

УДК 595.384.12

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЛИЧИНОК КРАБА-СТРИГУНА *CHIONOECETES OPILIO* В КАРСКОМ МОРЕ

© 2024 г. Э. В. Липухин*, А. К. Залота, А. В. Мишин, У. В. Симакова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

*e-mail: lipukhin.e@gmail.com

Поступила в редакцию 24.07.2023, г.

После доработки 04.10.2023 г.

Принята к публикации 18.12.2023 г.

Чужеродный краб-стригун опилио, *Chionoecetes opilio*, скорее всего, попал в Карское море из Баренцева моря как при миграции взрослых особей, так и на личиночной стадии. На данный момент в Карском море присутствует большое количество пелагических личинок, однако их происхождение до сих пор не уточнено. Личинки, вылупившиеся в Карском море, должны быть на более ранней стадии развития относительно баренцевоморских в связи с более поздним вылуплением. Личинки *C. opilio* и краба-паука *Hyas araneus* собраны в центральной и юго-западной части Карского моря в июле — начале августа 2019 г. Личинки распределялись по акватории неравномерно: основные скопления обнаружены на границе с Баренцевым морем в желобе Святой Анны (до 860 экз/м²), также относительно высокие концентрации личинок отмечены в юго-западной части моря (18–302 экз/м²). В зоне действия Обско-Енисейского плюма личинки крабов отсутствовали либо их численность была минимальной. С помощью молекулярно-генетических методов достоверно определена видовая принадлежность личинок. Установлены достоверные отличия в размерах на стадии зоеа II между *C. opilio* и *H. araneus*. На большей части акватории Карского моря в июле 2019 г. личинки крабов были представлены зоеа I *C. opilio* с единичными экземплярами зоеа I *H. araneus* карскоморского происхождения, и лишь в юго-западной части на границе с Баренцевым морем наблюдалось присутствие в пробах зоеа II *C. opilio* и *H. araneus* с увеличением доли последнего вида в уловах, которые, по-видимому, имели уже баренцевоморское происхождение.

Ключевые слова: Карское море, краб-стригун опилио, чужеродный вид, размерная структура, личинки, репродукция популяции

DOI: 10.31857/S0030157424020084 EDN: RVJZGQ

ВВЕДЕНИЕ

Краб-стригун опилио, *Chionoecetes opilio*, является вселенцем и важным промысловым видом в Баренцевом море [1, 4]. В течение последних двух десятилетий наблюдается его продвижение на восток и развивающаяся инвазия краба-стригуна из Баренцева в Карское море [3, 45–47]. В 2010 и 2011 гг. несколько особей были пойманы в желобе Святой Анны [11], а в 2012 г. на западе Карского моря были найдены взрослые крабы и планктонные личинки *C. opilio* [48]. Появление краба-стригуна в новой для него экосистеме Карского моря сопровождается значительным ее изменением [8].

В ходе многолетних наблюдений за динамикой распространения краба-стригуна в Карском море [3, 45–47, 49] в пробах отмечены самки с икрой на плеоподах. Их икра находится

чаще всего на ранней стадии развития. Почти не встречаются недавно отметавшие самки, что подвергает сомнению местный источник основной массы личинок. Является ли Баренцево море единственным источником пополнения и воспроизводства *C. opilio*, или популяция краба-стригуна в Карском море самовоспроизводящаяся?

Личиночный пелагический период жизни краба-стригуна делится на три стадии: зоеа I и II и мегалопа [23, 24] (рис. 1). По различным оценкам продолжительность каждой стадии составляет от 35 до 82 дней для зоеа I, от 36 до 84 дней для зоеа II и от 42 до 80 дней для мегалопы, что дает общую личиночную фазу от 113 до 246 дней (16–35 недель) [20, 34, 42, 43]. Мегалопа оседает на дно, линяет, превращаясь в ювенильную, а затем во взрослую особь, претерпевающая периодические линьки [45].

Температура влияет на продолжительность каждой личиночной стадии. Эксперименты по выращиванию личинок показали, что период развития, необходимый для достижения каждой личиночной стадии, сокращается с повышением температуры [22, 42]. Оптимальная же температура для существования зоеа I краба-стригуна составляет около 11°C. Лабораторные эксперименты показывают, что первая линька проходит успешно при температурах от 9 до 15°C, а уже при менее 6°C и при более 18°C наблюдалось снижение выживаемости личинок [33]. Отмечается, что развитие зоеа I в зоеа II было медленнее при 9.5°C (24–38 дней) по сравнению с 14°C (15 дней). Напротив, показано, что развитие мегалопы было медленнее, чем у зоеа, по мере повышения температуры от 4 до 17°C. Оптимальная температура для ее развития, по-видимому, составляет около 9°C, что еще раз свидетельствует о том, что эта последняя личиночная стадия более приспособлена к холоду, чем предыдущие стадии [33]. Соленость также влияет на выживаемость и продолжительность личиночных стадий. Оптимальные уровни солености для зоеа находятся в промежутке 29–35 psu, а для мегалопы — 25–34 psu [43].

Зимой поверхностная температура воды Карского моря изменяется от –1.3 до –1.7°C [35]. Летние температуры на глубине до 15 м составляют 6–12°C. На удаленной от кромки льда акватории, при наличии плавающего льда, показатели температуры равны зимним. Глубже температура падает вплоть до –1.5°C у дна [35]. Помимо низких температур, для этого района характерна высокая ледовитость. Лед начинает вставать в середине октября и покрывает большую часть моря вплоть до середины июля, причем в северной части лед существует круглый год [6, 7]. Однако с середины 2000-х годов в Карском море наблюдается общая для Арктики тенденция замедления образования льда осенью и более раннего его распада весной или в начале лета [46].

Средняя соленость Карского моря колеблется в районе 33–34 psu. Снижению солености в верхних водных слоях способствует значительный речной сток из рек Обь и Енисей [6, 31]. В регионах, подверженных пресноводному стоку, соленость находится на уровне 3–5 psu. Таким образом, воды Карского моря по абиотическим характеристикам подходят для развития личинок краба-стригуна.

В летние месяцы в Карском море происходит таяние морского льда, которое значительно понижает соленость и сопровождается цветением воды. Оно является триггером для вылупления личинок крабов-стригунов [38]. В разные годы даты начала весеннего цветения отличаются из-за погодных условий, но в Карском море оно обычно приходится на конец июня [18]. Баренцево

море никогда полностью не покрывается льдом из-за теплых течений [29]. Здесь цветение обычно начинается в апреле в южной части моря, распространяясь по всей акватории, достигая пика в мае-июне [15]. Это способствует более раннему вылуплению личинок краба-стригуна в Баренцевом море.

Личинки краба-стригуна могут попадать в Карское море из Баренцева двумя основными путями: через желоб Святой Анны и через пролив Карские ворота, откуда поступают более теплые и соленые водные массы [9, 10, 14, 32]. Поступающие баренцевоморские воды являются крайне благоприятной средой для быстрого роста и развития личинок краба-стригуна. Подходящие условия для развития личинок в Карском море складываются позже, чем в Баренцевом море [29], и этот временной разрыв может обуславливать расхождение в размерах личинок из двух морей.

До появления *C. opilio* в Карском море обитал только один представитель крабов — *Hyas araneus*, но только в приграничной с Баренцевым морем зоне [5]. Оба краба относятся к одному семейству (*Oregoniidae*) и имеют визуально трудно различимые личинки на стадиях зоеа I и II [28, 30]. В Баренцевом море ранее была предпринята попытка идентификации личинок с помощью секвенирования по Сэнгеру, по результатам которой личинки *C. opilio* однозначно определялись, и не было обнаружено ни одной зоеа *H. araneus* [19].

Жизненный цикл *H. araneus* так же, как и у опилио, включает в себя эмбриональную, личиночную, состоящую из зоеа I и II и мегалопы, и взрослую стадии [37]. В Северном море обнаружено, что личинки *Hyas araneus* так же, как и личинки краба-стригуна, вылупляются в период арктического весеннего цветения [40]. Развитие личинок *H. araneus* также зависит от температуры. Однако Волтер и соавт. (2010) [40] считают, что раз зоеа II встречается с апреля по май в Северном море, когда температура повышается до ~9°C, а мегалопы — с мая по июль при температуре ~16°C, то пелагиальные стадии краба-паука могут быть предварительно адаптированы к низким температурам, в то время как мегалопы предпочитают более теплые условия.

Происхождение большого количества личинок *C. opilio*, наблюдаемых в Карском море, неоднозначно, так как самки с созревшей кладкой или только отметавшие икру встречаются там крайне редко. Таким образом, основной целью данной работы является определение происхождения личинок краба-стригуна опилио в Карском море. Личинки *C. opilio*, вылупившиеся в Карском море, должны быть на более ранней стадии развития и иметь меньшие средние размеры по срав-

нению с попавшими сюда баренцевоморскими личинками в связи с более поздним карскоморским весенним цветением и, соответственно, более поздним вылуплением. Следовательно, первичной задачей данной работы было достоверно отличить зоеа двух видов: *C. opilio* и *H. araneus* с помощью молекулярно-генетических методов и выявить различия в размерах личинок, которые могут пролить свет на их происхождение.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в центральной и юго-западной частях Карского моря в ходе 76-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” (АМК 76) с 07.07 по 02.08.2019, выполненного в рамках многолетней программы “Экосистемы морей Сибирской Арктики”. Всего было выполнено 30 косых ловов на горизонте 50–0 м, либо дно–поверхность в случае меньшей глубины на станции (рис. 2, табл. 1). В качестве орудия лова использовали зоопланктонную сеть Бонго с диаметром входного отверстия 60 см и с ячейей фильтрующего конуса 500 мкм. Сеть была оснащена датчиком давления (Mili-DT, фирмы Star-Oddy) для точной регистрации нижней границы горизонта лова и вертушкой-счетчиком профильтрованного объема воды (Hydrobios). Материал фиксировался

и хранился в 96% этаноле. Поскольку вертикальная протяженность горизонтов лова различалась между станциями, численность личинок крабов в пробах пересчитывали на количество под 1 м² поверхности воды по формуле:

$$N = (n \times H) / V,$$

где N — численность личинок (экз/м²), n — число личинок в пробе (шт), H — вертикальная протяженность горизонта лова (м), V — профильтрованный объем воды (м³).

Личинки краба были отобраны из проб пинцетом под бинокляром, помещены в этикетированные полиэтиленовые банки (объемом 50 мл), после чего тотально зафиксированы в 96% спирте. Через 3 дня после фиксации спирт полностью сменяли. В дальнейшем пробы хранили при температуре –20°C до обработки в 2022–2023 гг.

На станциях, наиболее удаленных друг от друга: 6222, 6224, 6236, 6257 и 6281, личинки были отобраны для молекулярно-генетических и морфологических исследований, со станции 6282 только для морфометрии (рис. 2, табл. 1). Промеры включали в себя следующие параметры: DSL — длина спинного шипа, RSL — длина роstralного шипа, и CL — длина панциря (рис. 1а) [19].

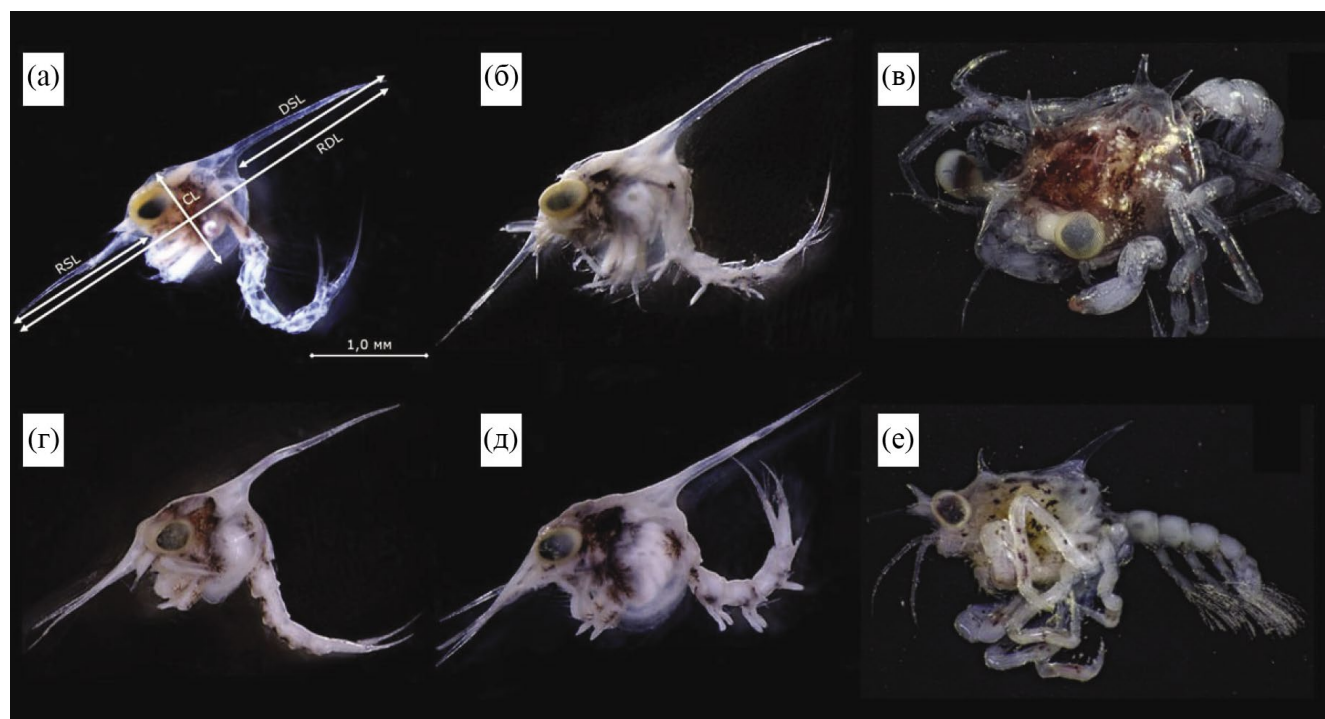


Рис. 1. Пелагические личиночные стадии *C. opilio* (верхний ряд) и *H. araneus* (нижний ряд) с иллюстрацией сделанных измерений (RDL — росто-дорсальная длина, DSL — длина спинного шипа, RSL — длина роstralного шипа, CL — длина панциря). а — зоеа I *C. opilio*, б — зоеа II *C. opilio*, в — мегалопа *C. opilio*, г — зоеа I *H. araneus*, д — зоеа II *H. araneus*, е — мегалопа *H. araneus*.

Из 361 измеренной целой личинки краба выделяли ДНК прямым лизисом [41]. Высушенные от этанола образцы помещали в 200 мкл буфера для лизиса (10x TAQ буфер без MgCl₂, 20x протеиназы K, 10x Chelex 100) и инкубировали в течение 1 ч при 56°C, а затем — 10 мин при 95°C. После центрифугирования (2500 g) 100–150 мкл супернатанта переносили вчистую пробирку и хранили при –20°C.

В данной работе применяли два метода определения видовой принадлежности конкретного образца. Вначале идентификацию проводили с помощью секвенирования по Сэнгеру и анализа сходства последовательностей с референсными данными, полученными для взрослых и однозначно идентифицированных представителей обоих видов. Однако этот метод довольно дорог и трудоемок. Поэтому для идентификации протестировали и модифицировали методику с использованием ПЦР в реальном времени из работ [21] и [44]. Полученный подход позволяет получить результаты идентификации для большого количества образцов (до нескольких сотен) в течение одного дня (от момента начала выделения ДНК до получения таблицы данных о видовой принадлежности образцов). Несколько личинок были определены двумя способами (табл. 1).

ПЦР участка гена субъединицы 1 цитохром-с-оксидазы (COI) или баркодowego региона проводили с помощью HS-ScreenMix (Evrogen, Россия) в соответствии с рекомендациями производителя и пары универсальных праймеров HCO2198–LCO1490 [16] при температуре отжига 52°C. Качество проведенной ПЦР оценивали с помощью агарозного (2%) гель-электрофореза. Очистку ПЦР-продукта проводили методом прямого переосаждения ДНК с этиловым спиртом в присутствии ацетата аммония в мягких условиях [2]. Секвенирование по Сэнгеру было проведено с помощью тех же праймеров, что и ПЦР, с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом про-

дуктов реакции на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3500 в компании “Синтол”. Полученные хроматограммы в формате ab1 обрабатывали и собирали в одну консенсусную последовательность в программе CodonCode Aligner (CodonCode Corporation, Dedham, Massachusetts). Для сравнения последовательностей с помощью алгоритма BLAST использовали базу данных GeneBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) и базу данных последовательностей взрослых идентифицированных специалистами крабов *C. opilio* и *H. araneus*, полученных ранее в ИО РАН (Симакова и др., неопубл.).

ПЦР в реальном времени проводили с помощью набора 5X qPCRmix-HS (Evrogen, Россия) с SYBR Green I в соответствии с рекомендациями производителя. В качестве специфических для *C. opilio* праймеров использовали CO-F и CO-R [21], а качестве положительного внутреннего контроля — пару универсальных праймеров 18S-uni-F и 18S-uni-R для участка гена малой субъединицы рибосомальной РНК (18S) [44] при температуре отжига 65°C. Готовили общий мастермикс, который затем делили на 2 части, в каждую добавляли соответствующие праймеры (по 2 пмоль на реакцию) и вносили в лунки для ПЦР. Реакции со специфическими и универсальными праймерами проводили в одной плашке в течение одного запуска (95°C в течение 5 минут, 40 циклов 20 секунд при 95°C, 30 секунд при 65°C, считывание флуоресценции, плавление от 40 до 95°C с промежутком в 0.5°C) в амплификаторе CFX Opus 96 Real-Time PCR System (Bio-Rad Laboratories, Inc., США). Данные об изменении флуоресценции обрабатывали в программе CFX Manager™ Software (Bio-Rad Laboratories, Inc., США) [27]. Результат считался положительным для обоих праймеров при достижении Ct на 30 цикле и ранее.

Корреляционный анализ между ростродорсальной длиной (RDL) и длиной панциря (CL), длиной спинного шипа (DSL) и длиной рострального шипа (RSL) (рис. 1a) был произведен в про-

Таблица 1. Количество всех пойманных личинок и пересчитанная плотность только личинок *C. opilio* на станциях (Ст.), с которых были отобраны особи для морфометрических измерений и определения видовой принадлежности с помощью метода секвенирования по Сэнгеру и с помощью метода ПЦР в реальном времени (РТ-ПЦР)

Ст.	Общее кол-во личинок	<i>C. opilio</i> , лич./м ²	Сиквенс по Сэнгеру	РТ-ПЦР	Измерено	
					<i>H. araneus</i>	<i>C. opilio</i>
6222	683	137.1	95	0	1	94
6236	3506	350.2	16	94	1	93
6224	146	32.8	0	6	0	6
6257	346	14.9	0	88	1	87
6281	286	43.4	0	78	14	64
6282	385	90.8*	0	0	—	—

* Плотность всех личинок, пойманных на станции 6282, без определения видовой принадлежности.

грамме MS Excel (Microsoft Corporation, США). Количество размерных групп определяли в программе Past 4.03 [17] с помощью разделения смешанного распределения на нормально распределенные группы (mixture analysis), основываясь на показателях измерений RDL — ростродорсальной длины. Для оценки качества предсказаний модели использовались два показателя: критерий Акаике (AIC; Akaike) и параметр логарифмического правдоподобия (Log ik.hood). Информационный критерий Акаике [12] рассчитывается с поправкой на малую выборку.

Достоверное отличие групп друг от друга было проверено с помощью многомерного дисперсионного анализа (MANOVA) и дисперсионного анализа (ANOVA), также выполнен Post hoc анализ Тьюки. Соответствие данных исходными положениям дисперсионного анализа — нормальное распределение значений и равенство дисперсий — проверяли тестом Шапиро–Вилка и t-критерием Левене соответственно. Все перечисленные тесты проводились в программе RStudio [36].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено два основных района концентрации личинок: первый, относительно локальный,

район находился в северной части моря в желобе Святой Анны на границе с Баренцевым морем, где численность личинок изменялась в пределах от 167 до 860 экз/м²; второй район с относительно высокой численностью личинок был расположен в юго-западной части акватории, где численность колебалась в пределах 50–300 экз/м² (рис. 2). В центральной части Карского моря, особенно в зоне с пониженной поверхностной соленостью, — непосредственно в районе распространения Обско-Енисейского плюма и на его границах — численность пелагических стадий развития крабов резко снижалась, а на границе с Обским эстуарием они полностью отсутствовали. В северной и центральной части акватории личинки были представлены зоёя I *C. opilio* с единичными и экземплярами зоёя I *H. araneus* (рис. 2, табл. 1). В юго-западной части на границе с Баренцевым морем, помимо зоёя I, наблюдали присутствие в пробах зоёя II *C. opilio* и *H. araneus*, с увеличением доли последнего вида в уловах.

Для молекулярно-генетического и морфометрического анализа была отобрана 361 личинка краба на стадии зоёя с 5 станций (кроме ст. 6282) (рис. 2, табл. 1). С помощью секвенирования по Сэнгеру получены последовательности 111 личинок *Chionoecetes opilio* и *Hyas araneus* (табл. 1), обитающих в Карском море. При сравнении последовательностей, выявлено, что сходство между

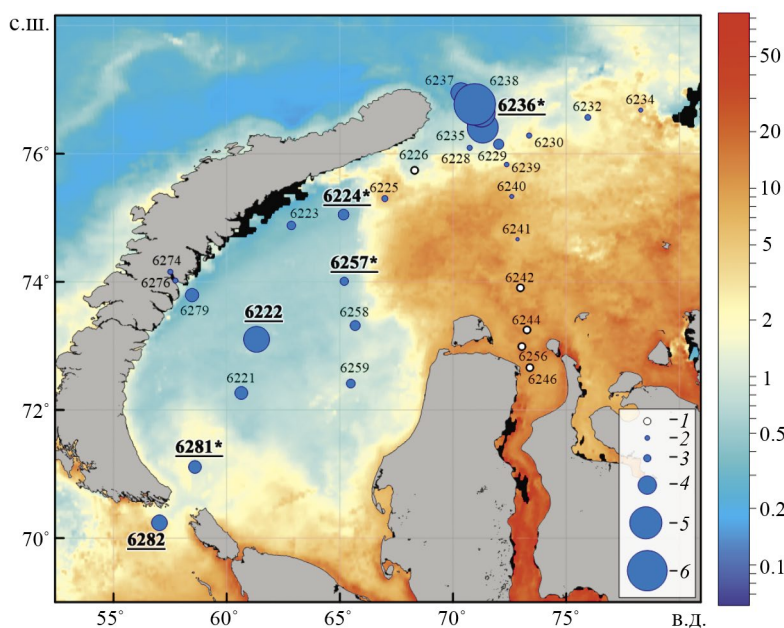


Рис. 2. Общее распределение личинок крабов *C. opilio* и *H. araneus* (экз/м²) и приповерхностного хлорофилла-а (цветами показаны перепады концентрации хлорофилла-а, мг/м³, где синий цвет обозначает минимальное его содержание, а красный — максимальное) на акватории Карского моря с 07.07 по 02.08.2019. Жирным выделены станции отбора личинок для молекулярно-генетического и морфометрических исследований, звездочкой отмечены станции, где обнаружены личинки *H. araneus*. 1 — 0 экз/м², 2 — 1 экз/м², 3 — 10 экз/м², 4 — 100 экз/м², 5 — 500 экз/м², 6 — 860 экз/м². Данные по хлорофиллу получены со спутника Aqua-MODIS и усреднены за июль 2019 г. (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/browse.pl>).

двумя видами составляет около 88–89% [39]. Таким образом, даже очень длинного прочтения (<500 п.н.) в одну сторону оказалось достаточно для видовой идентификации при прямом сравнении с эталонными последовательностями, принадлежащими к однозначно идентифицированным взрослым особям. 266 личинок были определены с использованием ПЦР в реальном времени (16 из них уже были определены с помощью секвенирования по Сэнгеру). Определение видовой принадлежности для личинок со станции 6282 по техническим причинам произвести не удалось.

Корреляционный анализ измеренных параметров показал, что длины анатомических структур (RDL к DSL, RSL и CL) личинок *C. opilio* и *H. araneus* линейно соотносятся (рис. 3, табл. 2). Линейное соотношение между RDL и DSL/RSL

не удивительно, так как DSL и RSL — части, составляющие RDL. Однако RDL и CL — независимые величины, но при этом сохраняют линейную зависимость. Таким образом, для последующего анализа обосновано использовать только один параметр из 4-х (RDL), так как он имеет наибольшее значение коэффициента корреляции со всеми остальными параметрами и, следовательно, наиболее репрезентативен. На графике (рис. 3) выявляются 4 размерные группы, существование которых подтверждается последующим анализом. Причем *H. araneus* образует две размерные группы, одна из которых накладывается на самую многочисленную размерную группу краба-стригуна опилио.

Анализ с помощью разделения смешанного распределения на нормально распределенные

Таблица 2. Результаты корреляционного анализа размерных параметров (RDL — ростродорсальная длина, DSL — длина спинного шипа, RSL — длина роstralного шипа, CL — длина панциря) определенных и измеренных личинок *C. opilio* (344 особи) и *H. araneus* (17 особей) из рейса AMK 76, 2019 г.

		RDL	DSL	RSL	CL	
<i>Chionoecetes opilio</i>	RDL		0.95	0.7	0.93	<i>Hyas araneus</i>
	DSL	0.9		0.51	0.91	
	RSL	0.76	0.56		0.52	
	CL	0.76	0.64	0.44		

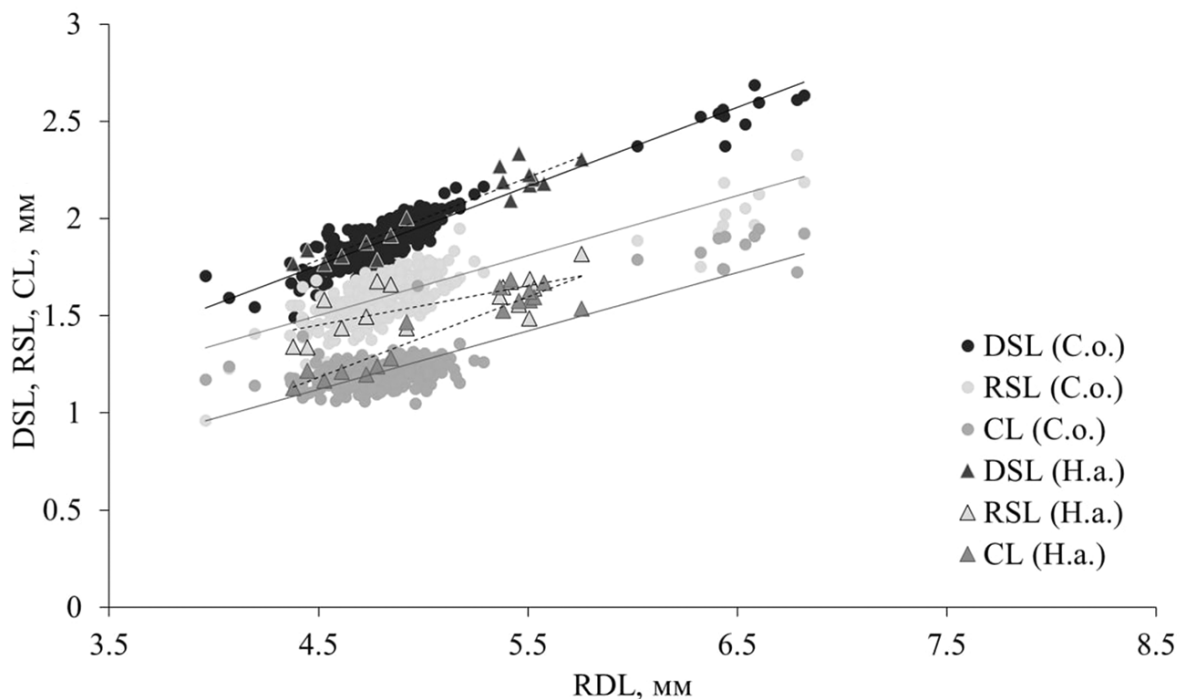


Рис. 3. Отношение ростродорсальной длины (RDL) к длине спинного шипа (DSL, черные значки), длине роstralного шипа (RSL, светло-серые), длине панциря (CL, темно-серые). Кругами и сплошной линией показаны личинки *C. opilio* (C.o.), треугольниками и прерывистая линия — *H. araneus* (H.a.).

группы размеров RDL всех измеренных личинок выявил нестабильный результат для четырех размерных групп (средние значения RDL $\pm$ стандартное отклонение 4.1 ± 0.1 , 4.8 ± 0.2 , 5.4 ± 0.1 и 6.4 ± 0.3 мм соответственно; Log ik.hood = 304.3 и Akaike IC = -592.3) (рис. 4). При отдельном анализе размеров личинок для *C. opilio* стабильно определяются три размерных группы со средними значениями RDL $\pm$ стандартное отклонение: 4.1 ± 0.1 и 4.8 ± 0.2 мм — на стадии зоеа I, и 6.4 ± 0.3 мм — на стадии зоеа II (Log ik.hood = 395 и Akaike IC = -777.7). Анализ только личинок *H. araneus* выявил схожую с крабом-стригуном группу на стадии зоеа I (4.7 ± 0.2 мм) и отдельную группу на стадии зоеа II (5.5 ± 0.1 мм) (Log ik.hood = 395 и Akaike IC = -777.7). При отдельном анализе данных с каждой станции группа с малыми размерами (4.1 ± 0.1 мм) выделялась только на станциях у пролива Карские Ворота (ст. 6281 и 6282). На станции в центре Карского моря (ст. 6222) была найдена только одна личинка с малыми размерами (RDL 4.2 мм).

Для подтверждения достоверности выделенных групп был произведен многомерный дисперсионный анализ для всех четырех морфометрических измерений (RDL, DSL, RSL и CL), для всех измеренных личинок. Он показал, что существует статистически значимая разница (Df = 3; F = 61.1; $p < 2.2e-16$) между всеми размерными группами в целом и по каждому измеренному

параметру RDL, DSL, RSL и CL. В частности, был произведен дисперсионный анализ для RDL (Df=3; F=857.8; $p < 2e-16$) с последующим post-hoc анализом (средневзвешенное Тьюки $p = 0$), которые также подтвердили достоверное отличие всех размерных групп. Это подтверждает корректность результатов, полученных с помощью анализа разделения смешанного распределения на нормально распределенные группы. Нормальность распределения данных была подтверждена с помощью теста Шапиро–Уилка ($W = 0.1$, $p = 0.5$) и однородность дисперсии с помощью теста Левене (Df= 3; F= 5.3; $p = 0.001$).

Для каждой станции было произведено разделение смешанного распределения на нормально распределенные группы только для личинок *C. opilio*, для подтверждения присутствия основных размерных групп, выявленных во время общего анализа (табл. 3). Для станции 6281 к анализу добавили размеры личинок *H. araneus*, где их было наибольшее количество, чтобы посмотреть, будут ли выделяться личинки *H. araneus* в отдельную размерную группу.

На самой северной станции в желобе Св. Анны (ст. 6236) и в центре Карского моря (ст. 6222 и 6257) (табл. 3) выделялась одна размерная группа (2; Log ik.hood = 107.2, 123.9, 125.2 и Akaike IC = -210.3, -243.6, -246.3 соответственно), не считая одной особи малых размеров на ст. 6222.

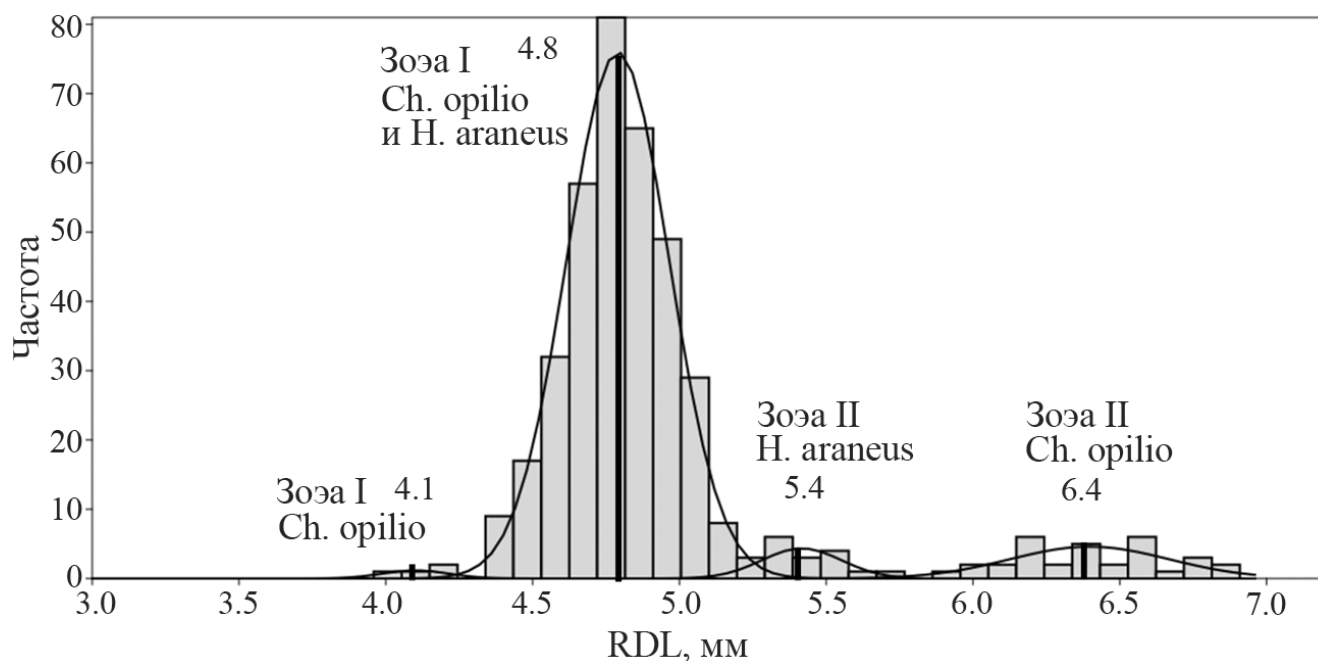


Рис. 4. Размерные группы на основе размеров ростродорсальной длины (RDL, мм) и стадии развития всех измеренных личинок, выделенные с помощью разделения смешанного распределения на нормально распределенные группы, на всех обработанных станциях (6222, 6224, 6236, 6257, 6281, 6282) рейса АМК 76 в 2019 г. На графике жирным шрифтом указаны средние величины размерных групп.

Таблица 3. Результаты деления смешанного распределения на нормально распределенные группы для длин RDL (средние $\pm$ стандартное отклонение в мм) личинок *C. opilio* и *H. araneus* из рейса АМК 76 в 2019 г. Все личинки со станции 6282 были проанализированы без определения видовой принадлежности. *N* — количество особей в каждой размерной группе, соответственно

Станция	Вид	Размерные группы (ср. RDL $\pm$ std.откл., мм)				<i>N</i>
		1	2	3	4	
6222	<i>C. opilio</i>	4.2	4.8 $\pm$ 0.2			1/93
	<i>H. araneus</i>	4	4.7			1
6224	<i>C. opilio</i>		4.9 $\pm$ 0.1			6
6236	<i>C. opilio</i>		4.8 $\pm$ 0.2			93
	<i>H. araneus</i>		4.8			1
6257	<i>C. opilio</i>		4.8 $\pm$ 0.2			87
	<i>H. araneus</i>		4.4			1
6281	<i>C. opilio</i>	4 $\pm$ 0.1	4.8 $\pm$ 0.2		6.6 $\pm$ 0.2	2/56/6
	<i>H. araneus</i>		4.7 $\pm$ 0.2	5.5 $\pm$ 0.1		5/9
6282	NA	4.2	5 $\pm$ 0.3	5.4 $\pm$ 0.1	6.4 $\pm$ 0.3	1/7/6/26

Из-за малого количества личинок в центре моря на ст. 6224 отдельный статистический анализ был невозможен. Однако все измеренные оттуда особи попадали во вторую размерную группу со средней длиной RDL 4.8 ± 0.1 мм (макс. 4.94 мм; мин. 4.64 мм).

На станциях у пролива Карские Ворота, со стороны Карского моря (ст. 6281) и со стороны Баренцева моря (ст. 6282), выделялись все четыре размерные группы ($\text{Log ik.hood} = 44.44$ и 11.48 и Akaike IC = -70.8 и -2.158 соответственно, однако для ст. 6282 результаты были не стабильны из-за малой выборки, табл. 3). На станции 6281, где был определен видовой состав личинок, в третьей размерной группе (5.5 ± 0.1 мм) присутствовали только личинки *H. araneus*, а во второй размерной группе (4.8 ± 0.2 мм) как личинки *C. opilio*, так и *H. araneus*. На станциях 6222, 6236 и 6257, где присутствовали единичные особи *H. araneus*, они попадали во вторую размерную группу. Таким образом, можно предположить, что на станции 6282 со стороны Баренцева моря личинки в третьей размерной группе принадлежат *H. araneus*, а во второй есть и те, и другие.

ОБСУЖДЕНИЕ

Численность всех найденных крабовых личинок в разных районах Карского моря варьирует вследствие воздействия множества факторов (репродуктивной способности местной популяции краба, температуры, течений, удаленности от источника пополнения) (рис. 2). При пересчете численности личинок только краба-стригуна опилио плотность падает неравномерно по морю, так как на севере и в центре акватории находки *H. araneus* единичны, а на юге — намного более

многочисленны (табл. 1). Поэтому при изучении динамики личинок *C. opilio* в Карском море необходимо проверять количественное соотношение этих двух видов в пробе.

Опреснение от стока рек Оби и Енисея (приблизительно показанное распределением хлорофилла мг/м^3 , рис. 2) сильно уменьшало или полностью лимитировало присутствие личинок на станциях 6239–6246. Личинки очень чувствительны к солености, и ее низкий уровень (3–5 psu) губителен для зоеа [13, 43]. На севере, в области захода баренцевоморских вод, на фронтальной зоне склона желоба Св. Анны, было собрано самое большое количество личинок. В проливе Карские Ворота, несмотря на сильную подверженность влиянию Баренцева моря, плотность личинок была гораздо ниже, что может быть связано с плотностью поселения взрослых особей в указанных районах. Тем не менее она была все еще выше, чем в центре Карского моря. Скорее всего, это связано с тем, что, во-первых, из Баренцева моря через желоб и пролив поступают личинки и здесь же накапливаются, смешиваясь с популяцией местных личинок. Во-вторых, в этих районах подверженность речному стоку меньше, чем в центре моря (рис. 2), и меньше личинок погибает.

Показано, что вылупление личинок сопряжено с началом весеннего цветения воды фитопланктоном [38]. Начало цветения на северной окраине акватории наступает позже, чем на юге, соответственно, вылупление личинок тоже. Только в проливе Карские Ворота были обнаружены личинки, успевшие вырасти до стадии зоеа II, тогда как в центре и на севере — только зоеа I. Весенние сборы на севере Баренцева моря обнаружили личинки краба-стригуна только на стадии зоеа I [19]. Возможно, поэтому плотность личи-

нок в желобе Св. Анны выше, так как личинки недавно вылупились по сравнению с проливом Карские Ворота, и их численность не успела снизиться так сильно за счет выедания хищниками, естественной смертности и т.д.

Средние показатели RDL второй размерной группы найденных нами личинок соответствуют литературным о размерах зоеа I (4.93 ± 0.18 мм в Баренцевом море [19], 4.92 ± 0.17 мм и 4.90 (4.70 – 5.08) мм в Атлантическом океане [34]). Поэтому на станции в желобе Святой Анны (ст. 6236) единственная выделяемая размерная группа (RDL 4.8 ± 0.2 мм) может включать личинки зоеа I, которые родились как на севере Баренцева моря, так и в Карском.

Как и в желобе Св. Анны, на центральных станциях (6222, 6224, 6257) выделяется единственная вторая размерная группа (4.8 ± 0.2 мм). При этом численность личинок на этих станциях гораздо ниже окраинных. Следовательно, скорее всего, на этих станциях собраны зоеа I, которые родились в Карском море. Занесенные личинки из Баренцева значительно повышали бы плотность особей и выделялись бы в отдельную, более крупную по средней длине RDL, размерную группу, так как за время пути от окраины в центр моря они успели бы вырасти.

Только на юге, в проливе Карские Ворота, появляются более крупные по размеру личинки, которые выделяются в отдельную размерную группу. Они находятся на следующей стадии — зоеа II (рис. 16), так как у них отмечается наличие брюшных ног [25, 26]. Их происхождение, скорее всего, баренцевоморское, так как на станции из Баренцева моря (ст. 6282) соответствующая четвертая размерная группа наиболее многочисленна. В то время как со стороны Карского моря наиболее многочисленная группа на стадии зоеа I (RDL 4.8 ± 0.2 мм), которую в основном составляют особи карскоморского происхождения и не успевшие дорасти баренцевоморские особи. На этих же станциях найдены многочисленные личинки *H. araneus*, на стадиях зоеа I и зоеа II (рис. 1г, д) [25, 26].

Самая малочисленная и маломерная размерная группа личинок краба-стригуна со средней длиной RDL 4.0 ± 0.2 мм присутствует только на станциях у пролива Карские Ворота. Она выбивается как из всех литературных, так и из полученных нами данных и состоит только из особей краба-стригуна. Ее присутствие, возможно, может быть связано с затоком вод из Печорского моря. Там из-за неоптимальных условий (сильного влияния речного стока и, соответственно, пониженной солености) личинки долго и плохо развиваются [43].

Размерная группа зоеа I краба-паука полностью совпадает с присутствующей на всех стадиях размерной когортой личинок краба-стригуна (рис. 3), а зоеа II краба-паука выделяется в отдельную группу. Про жизненный цикл и оптимальные условия обитания *H. araneus* известно мало, но, возможно, у этих размерных групп так же, как и у личинок краба-стригуна, разное место происхождения.

Личинки *H. araneus* на севере (6236) и в центре Карского моря (6222, 6224, 6257) находятся в очень маленьком количестве (табл. 1), что, скорее всего, связано с ареалом взрослых особей этого краба. *H. araneus* не встречается в центре и на севере Карского моря, и, видимо, течения не уносят вылупляющихся личинок далеко от южной части моря. В исследовании, проведенном весной 2021 г. на севере Баренцева моря личинок *H. araneus* также не было найдено [19]. Возможно, поэтому в желобе Св. Анны они тоже не обнаруживаются. Низкое количество личинок *H. araneus* в центре Карского моря еще раз подтверждает предположение, что личинки в центре имеют в основном карскоморское происхождение, и баренцевоморские личинки туда заносятся в очень малом количестве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краб-стригун опилио, *Chionoecetes opilio* — важнейший промысловый вид и играет существенную роль в жизни экосистемы. Он вселился в Карское море из Баренцева моря относительно недавно (около 10 лет назад) и не успел еще полностью адаптироваться. Способность чужеродного вида воспроизводиться в инвазионном ареале является основной вехой в развитии вселения и его способности акклиматизироваться на новой территории. На основе размерной структуры и численного распределения личинок данное исследование подтверждает, что популяция краба-стригуна опилио в Карском море является самовоспроизводящейся.

Личинки из Баренцева моря более крупные из-за временного расхождения начала схода льда и цветения фитопланктона в этих акваториях. В центре Карского моря присутствует небольшое количество личинок краба-стригуна только на ранней стадии развития, в то время как в Баренцевом море и на границе с ним численность личинок намного выше и присутствуют личинки на второй стадии развития.

Находки самок с икрой на плеоподах, у которой есть возможность вылупиться; высокая плотность личинок на границах двух акваторий и более низкая в центре Карского моря; наличие на всех станциях общей размерной группы — все это позволяет предположить, что популяция

краба-стригуна в Карском море является самовоспроизводящейся.

Сотрудники отряда выражают глубокую признательность капитану Ю. Н. Горбачу и штурманской службе судна за обеспечение заборных работ. Особая благодарность научному руководству 76-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” во главе с академиком М. В. Флинтом за поддержку в проведении исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Судовые работы и сбор материала проведены в рамках государственного задания ИО РАН (№ FMWE-2021-0007). Обработка и анализ проб выполнен за счет гранта Российского научного фонда (проект № 23-17-00121).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баканев С.В., Жак Ю.Е., Павлов В.А. Пространственное распределение краба-стригуна опилио в Баренцевом море // Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях / Ред. Соколов К.М. и др. Мурманск: ПИНРО, 2016. С. 74–84.
2. Глинская Н.А., Водичиц Н.В., Волкова Е.М., Каспирович Д.А. Методы работы с ДНК: методическое пособие. Пинск: ПолесГУ, 2017. 88 с.
3. Залота А.К. Размерная структура половозрелых крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Oregoniidae) в Карском море // Океанология. 2022. Т. 62. № 6. С. 933–942.
4. Кузьмин С.А., Ахтарин С.М., Менис Д.Т. Первые находки *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 4. С. 489–491.
5. Мокиевский В.О., Цетлин А.Б., Азовский А.И. и др. *Hyas araneus* // Виды — биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем. Москва: Арктический Научный Центр, 2020. С. 158–159.
6. Полухин А.А., Загреддинова Д.Р. Океанографическая характеристика Карского моря // Карское море. Экологический атлас. М.: Арктический Научный Центр, 2016. С. 53–76.
7. Путьрский В.Е., Юлин А.В., Павлова Е.А., Каикова В.С. Исследование динамики заприпайных полыней Карского моря в зимний период // Природообустройство. 2021. № 4. С. 110–115.
8. Руднева Е.В., Удалов А.А., Залота А.К., Чикина М.В. Изменение донных сообществ центральной части Карского моря в результате вселения краба-стригуна *Chionoecetes opilio* // Труды XI Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU)-2022”. 2022. Т. 3. С. 320–324.
9. Щука С.А., Кременецкий В.В., Недоспасов А.А., Корж А.О. Структура течений Карского моря. Экосистема Карского моря — новые данные экспедиционных исследований // Материалы научной конференции “Экосистема Карского моря. Новые данные экспедиционных исследований”. 2015. М.: АПР. С. 34–39.
10. Щука С.А., Кременецкий В.В., Недоспасов А.А., Корж А.О. Структура течений в проливе Карские Ворота. Экосистема Карского моря — новые данные экспедиционных исследований // Материалы научной конференции «Экосистема Карского моря. Новые данные экспедиционных исследований». 2015. М.: АПР. С. 39–43.
11. Agnalt A.-L., Pavlov V., Jørstad K.E. et al. The snow crab, *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majoidea, Oregoniidae) in the Barents Sea // Springer Series in Invasion Ecology. 2011. V. 6. P. 283–300.
12. Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. 1974. V. 19. P. 716–723.
13. Charmantier G., Charmantier-Daures M. Osmoregulation and salinity tolerance in zoeae and juveniles of the snow crab *Chionoecetes opilio* // Aquatic Living Resources. 1995. V. 8. № 2. P. 171–179.
14. Dmitrenko I.A., Rudels B., Kirillov S.A. et al. Atlantic water flow into the Arctic Ocean through the St. Anna Trough in the northern Kara Sea // Journal of Geophysical Research: Oceans. 2015. V. 120. № 7. P. 5158–5178.
15. Dvoretsky V.G., Dvoretsky A.G. Coastal mesozooplankton assemblages during spring bloom in the Eastern Barents Sea // Biology. 2022. V. 11. № 2. Art. 204. P. 19. <https://doi.org/10.3390/biology11020204>
16. Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1994. V. 3. № 5. P. 294–299.
17. Hammer Ø. PAST: Paleontological STudies Version 3.0: Reference Manual. Natural History Museum. Oslo. 2013. <http://folk.uio.no/ohammer/past/past-3manual.pdf> [последнее посещение 01.06.2023].
18. Hirche H.J., Kosobokova, K.N., Gaye-Haake B. et al. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison // Progress in Oceanography. 2006. V. 71. № 2–4. P. 288–313.
19. Hjelset A.M., Danielsen H.E.H., Westgaard J.I., Agnalt A.L. Taxonomic and genetic confirmed findings of

- snow crab (*Chionoecetes opilio*) larvae in the Barents Sea // *Polar Biology*. 2021. V. 44. № 11. P. 2107–2115.
20. Huserbråten M., Hjelset A.M., Danielsen H.E.H. et al. Modelled dispersal of snow crab (*Chionoecetes opilio*) larvae and potential settlement areas in the western Barents Sea // *ICES Journal of Marine Science*. 2023. V. 80. № 5. P. 1342–1350.
 21. Kang T.S. Rapid and simple identification of two closely-related snow crabs (*Chionoecetes opilio* and *P. japonicus*) by direct triplex PCR // *LWT*. 2019. V. 99. P. 562–567.
 22. Kogane T., Hamasaki K., Nogami K. Effect of temperature on survival and developmental period of larval snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) reared in the laboratory // *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. 2005. V. 71. № 2. P. 161–164.
 23. Kon T. Ecological studies on larvae of the crabs belonging to the genus *Chionoecetes*-I // *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1979. V. 45. № 1. P. 7–9.
 24. Kon T., Adachi T., Suzuki Y. Distribution of snow crab, *Chionoecetes* spp., larvae off Wakasa Bay in the Sea of Japan // *Fisheries science*. 2003. V. 69. № 6. P. 1109–1115.
 25. Korn O.M., Kornienko E.S., Scherbakova N.V. A key for the identification of larvae of brachyuran and anomuran crabs in spring plankton of Peter the Great Bay, Sea of Japan // *Russian Journal of Marine Biology*. 2010. V. 36. № 5. P. 373–382.
 26. Kornienko E.S., Korn O. M. Illustrated key for the identification of brachyuran zoeal stages (Crustacea: Decapoda) in the plankton of Peter the Great Bay (Sea of Japan) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2009. V. 89. № 2. P. 379–386.
 27. Kralik P., Ricchi M. A basic guide to real time pcr in microbial diagnostics: definitions, parameters, and everything // *Frontiers in Microbiology*. 2017. V. 8. Pt. 108. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00108>
 28. Kuhn P.S., Graham S., Choi J.S. Influence of senescent algae, temperature, tides, currents, and embryo detachment on *Chionoecetes opilio* (Snow Crab) larval release // *Journal of Crustacean Biology*. 2011. V. 31. № 1. P. 100–105.
 29. Løset S., Shkhinek K., Gudmestad O.T. et al. Comparison of the physical environment of some Arctic seas // *Cold Regions Science and Technology*. 1999. V. 29. № 3. P. 201–214.
 30. Morita T. Effects of water temperature on survival, spawning and hatching in adult female snowcrab, *Chionoecetes opilio*, under laboratory conditions, and a trial to determine larval quality // *Saibai Gyogyo Gijutsu Kaihatsu Kenkyu*. 2005. V. 71. № 2. P. 161–164.
 31. Osadchiv A.A., Frey D.I., Shchuka S.A. et al. Structure of the Freshened Surface Layer in the Kara Sea During Ice-Free Periods // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2021. V. 126. №1. P. e2020JC016486. <https://doi.org/10.1029/2020JC016486>
 32. Osadchiv A., Viting K., Frey D. et al. Structure and Circulation of Atlantic Water Masses in the St. Anna Trough in the Kara Sea // *Frontiers in Marine Science*. 2022. V. 9. Art. 915674.
 33. Ouellet P., Sainte-Marie B. Vertical distribution of snow crab (*Chionoecetes opilio*) pelagic stages in the Gulf of St. Lawrence (Canada) and effect of temperature on development and survival // *ICES Journal of Marine Science*. 2018. V. 75. № 2. P. 773–784.
 34. Pohle G.W. Larval development of Canadian Atlantic oregoniid crabs (Brachyura: Majidae), with emphasis on *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt, 1851, and a comparison with Atlantic and Pacific conspecifics // *Canadian Journal of Zoology*. 1991. V. 69. № 11. P. 2717–2737.
 35. Polyak L. Benthic foraminiferal assemblages from the southern Kara Sea, a river-influenced arctic marine environment // *The Journal of Foraminiferal Research*. 2002. V. 32. № 3. P. 252–273.
 36. RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/> [последнее посещение 01.06.2023].
 37. Schiffer M., Harms L., Lucassen M. et al. Temperature tolerance of different larval stages of the spider crab *Hyas araneus* exposed to elevated seawater PCO₂ // *Frontiers in Zoology*. 2014. V. 11. № 1. P. 1–22.
 38. Starr M., Therriault J.C., Conan G.Y. et al. Larval release in a sub-euphotic zone invertebrate triggered by sinking phytoplankton particles // *Journal of Plankton Research*. 1994. V. 16. № 9. P. 1137–1147.
 39. Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11 // *Molecular Biology and Evolution*. 2021. V. 38. № 7. P. 3022–3027.
 40. Walther K., Anger K., Pörtner H. Effects of ocean acidification and warming on the larval development of the spider crab *Hyas araneus* from different latitudes (54° vs. 79°N) // *Marine Ecology Progress Series*. 2010. V. 417. P. 159–170.
 41. Williams B.D., Schrank B., Huynh C., Shownkeen R., Waterston R. A genetic mapping system in *Caenorhabditis elegans* based on polymorphic sequence-tagged sites. // *Genetics*. 1992. V. 131. № 3. P. 609–624.
 42. Yamamoto T., Yamada T., Fujimoto H., Hamasaki K. Effects of temperature on snow crab (*Chionoecetes opilio*) larval survival and development under laboratory conditions // *Journal of Shellfish Research*. 2014. V. 33. № 1. P. 19–24.
 43. Yamamoto T., Yamada T., Fujimoto H., Hamasaki K. Effects of salinity on snow crab (*Chionoecetes opilio*) larval survival and development under laboratory conditions // *Journal of Shellfish Research*. 2015. V. 34. № 2. P. 499–504.
 44. Zagon J., Schmidt J., Schmidt A.S. et al. A novel screening approach based on six real-time PCR systems for the detection of crustacean species in food // *Food Control*. 2017. V. 79. P. 27–34.
 45. 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. V. 41. № 10. P. 1983–1994. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2337-y>
46. 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 // Peer J. 2019. V. 7. P. e7952. <http://doi.org/10.7717/peerj.7952>
 47. 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. V. 60. № 1. P. 83–88.
 48. Zimina O.L. Finding the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) in the Kara Sea // Russian Journal of Marine Biology. 2014. V. 40. № 6. P. 490–492.
 49. Zimina O.L. Decapod Crustaceans of the Kara Sea: species composition and peculiarities of distribution // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2021. V. 325. № 3. P. 364–372.

THE ORIGIN OF THE CHIONOECETES OPILIO SNOW CRAB LARVAE IN THE KARA SEA

E. V. Lipukhin[#], A. K. Zalota, A. V. Mishin, and U. V. Simakova

Shirshov Institute of Oceanology. Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

[#]*e-mail: lipukhin.e@gmail.com*

Most likely, the non-indigenous snow crab *opilio*, *Chionoecetes opilio*, entered the Kara Sea from the Barents Sea, both due to the migration of adults and with currents at the larval stage. At the moment, all bottom stages, including mature individuals and a large number of pelagic larvae are present in the Kara Sea. However, the origin of the larvae has not yet been clarified. The larvae that hatched in the Kara Sea should be at an earlier stage of development compared to the Barents Sea larvae that got here due, to later development of phytoplankton and, accordingly, later hatching.

The larvae of the snow crab *Chionoecetes opilio* and the spider crab *H. araneus* were collected in the central and southwestern parts of the Kara Sea in July — early August 2019 by the Bongo zooplankton net 60 cm in diameter. It was established that the larvae were unevenly distributed across the Kara Sea. The main concentrations were found on the border with the Barents Sea in the St. Anna Trough (up to 860 ind./m²), and relatively high concentrations of larvae were noted in the southwestern part, where their abundance at the stations varied from 18 to 302 ind./m². In the zone of the Ob-Yenisei plume, crab larvae were absent or their abundance was minimal. Using molecular genetic methods, the species identity of 361 larvae (344 *C. opilio* and 17 *H. araneus*) was reliably determined, and measurements of a number of morphological structures were made for 401 larvae. Significant differences in size at the zoea stage II between *C. opilio* and *H. araneus* were established. In most of the Kara Sea in July 2019, in zooplankton samples, crab larvae were represented by zoea I *C. opilio* with rare specimens of zoea I *H. araneus* of the Kara Sea origin. Only in the southwestern part, on the border with the Barents Sea, the presence of zoea II *C. opilio* and *H. araneus* was observed in samples with an increase in the proportion of the latter species in catches, which probably originate from the Barents Sea.

Key words: Kara Sea, snow crab *opilio*, alien species, size structure, larvae, population reproduction