

УДК 574.58

ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВСЕЛЕНИЯ КРАБА-СТРИГУНА *CHIONOECETES OPILIO*

© 2025 г. Е. В. Руднева¹, А. И. Азовский^{1,2}, А. А. Удалов¹,
А. К. Залота¹, М. В. Чикина^{1,*}

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

² Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: chikina@ocean.ru

Поступила в редакцию 02.10.2024 г.

После доработки 28.10.2024 г.

Принята к публикации 22.11.2024 г.

До недавнего времени Карское море представляло собой относительно стабильную экосистему, не подверженную влиянию чужеродных видов, однако в начале XXI века на арктическом шельфе произошла инвазия краба-стригуна *Chionoecetes opilio*. Краб имеет широкий спектр питания, включающий, в частности, офиур, моллюсков, полихет и ракообразных. Нами приведены результаты исследования донных сообществ юго-западной части Карского моря на материале 2014 и 2019 гг. (до и после массового появления краба-стригуна). За период 2014–2019 гг. в структуре донных сообществ произошли значительные преобразования, при этом абиотические параметры среды (придонная температура, соленость, характер грунта) практически не изменились. Наибольшие изменения затронули мегафауну. Снизилась общая численность и биомасса мегабентоса, упало обилие доминирующих видов, увеличилась выравненность видовой структуры. Наиболее пострадали массовые виды бентоса, которые являются основными пищевыми объектами краба-стригуна.

Ключевые слова: *Chionoecetes opilio*, бентосные сообщества, Карское море

DOI: 10.31857/S0030157425020089, **EDN:** DYUCQL

1. ВВЕДЕНИЕ

Донные сообщества Карского моря оставались относительно стабильными на протяжении XX века [7, 19, 20, 21, 25, 27]. Дальнейшие исследования, проведенные в 2007–2013 гг., также не выявили существенных изменений [3, 6, 14, 36]. В частности, было показано, что современные границы донных сообществ практически совпадают с картиной распределения фауны Карского моря, основанной на материалах съемок 30–40-х гг. XX века [12], что свидетельствует об относительном постоянстве в распределении донной фауны. Все это позволило рассматривать донные сообщества как относительно консервативную компоненту экосистемы Карского моря, неизменную на протяжении десятилетий [23].

Однако с начала 1990-х гг. в Арктическом бассейне отмечается потепление [18] и наблюдается сокращение площади льда [2]. Кроме того, в начале XXI века в экосистему Карского моря вселился краб-стригун *Chionoecetes opilio* [39]. Хотя

исторически считается, что в связи с ограниченностью доступа и суровыми условиями окружающей среды, которые препятствуют расселению, выживанию, росту и размножению многих видов, Арктика является регионом низкого риска для биологических инвазий [33, 37], тем не менее климатические изменения и антропогенное воздействие способствуют появлению в Арктике видов-вселенцев [29, 32, 34, 38]. Одной из возможных причин вселения краба-стригуна в Карское море в 2014 г. является более раннее таяние льдов, которое позволяет личинкам краба с длительной пелагической стадией (несколько месяцев) выживать и успешно оседать [10, 39]. С 2018 г. регистрируются значительные изменения видового разнообразия, количественных характеристик и структуры донной фауны, которые подробно описаны для залива Благополучия (Новая Земля, Карское море) [9, 35]. В рамках настоящей работы было изучено современное состояние и проанализированы изменения в донных сообществах

юго-западной части Карского моря на материале, собранном в 2014 и в 2019 гг. (до и после массового появления краба-стригуна).

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Сбор и обработка материала

Работы были выполнены в юго-западной части Карского моря (рис. 1) в ходе 128-го рейса НИС “Профессор Штокман” (2014 г.) и 76-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” (2019 г.).

Для сбора донной мега- и макрофауны использовали трал Сигсби со стальной рамой шириной 1.5 м. Забортные работы проводили на дрейфе судна или при скорости 0.4–0.6 узла. Длина треков составляла 0.25–0.5 морских миль (550–900 м). Полученную пробу промывали на системе стальных сит с ячейей 10 мм и 1 мм. Первичную фиксацию проводили 6% нейтрализованным формалином с последующим переводом в 70% этиловый спирт. Для анализа данные пересчитаны на 500 м длины трека. На всех станциях были измерены основные гидрологические параметры (соленость, температура придонной воды). Профилирование водной толщи от поверхности до дна проводили с помощью CTD зонда SBE911 Plus. Абиотические параметры (придонные температура, соленость, характер грунта) на исследуемых станциях приведены в таблице 1.

2.2. Статистический анализ

Анализируя структуру сообществ, мы не включали в анализ обилие краба-стригуна, рассматривая его в данном случае как фактор, воздействующий на экосистему. Все крабы из тралового улова были посчитаны и измерены, определен их пол и возраст. Данные по численности и биомассе бентоса и численности краба-стригуна пересчитаны на 500 м прохода трала. В качестве меры обилия использовали относительную интенсивность метаболизма (R_i – respiration rate):

$$R_i = A_i B_i^{0.75} N_i^{0.25} / \sum A_i B_i^{0.75} N_i^{0.25}, \quad (1)$$

Таблица 1. Характеристики станций

Год исследования	Станция	№ станции	Широта, N	Долгота, E	Температура, °C	Соленость	Глубина, м
2014	1	128–05	72° 24' N	65° 28' E	–1.07	34.46	109–107
2014	2	128–07	73° 20' N	65° 39' E	–1.20	34.09	63
2014	3	128–08	74° 00' N	65° 12' E	–0.31	34.33	174–173
2019	1	6259	72° 24' N	65° 31' E	–0.30	34.29	92–101
2019	2	6258	73° 20' N	65° 40' E	–0.12	34.19	59–66
2019	3	6257	74° 01' N	65° 06' E	–0.39	34.37	155–165

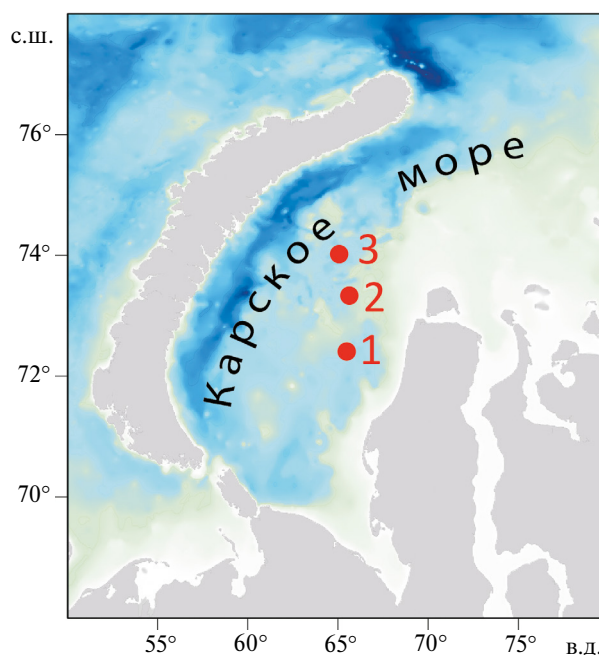


Рис. 1. Карта станций, выполненных в юго-западной части Карского моря в 2014 г. и повторенных в 2019 г.

где A_i – специфичный для таксона коэффициент удельной интенсивности метаболизма, B_i – биомасса i -го таксона и N_i – его численность. Данный показатель дает более взвешенные оценки роли отдельных видов в сообществе по сравнению с численностью (преувеличивающей вклад мелких, но многочисленных организмов) или с биомассой (преувеличивающей вклад крупных организмов) [8, 13, 14].

Для оценки сходства между станциями использовали индекс Брэя–Кертиса [16], на основании полученных матриц сходства проводили ординацию станций методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS). Для оценки видового богатства использовали число видов на станции S , ожидаемое число видов на 300 особей $ES(300)$ [28], индекс выровненности Пielу J' [31], а также построение кривых накопления видов с увеличением числа особей, полученных методом разрежения [24].

Статистический анализ был выполнен при помощи пакетов программ PRIMER v.7.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Основные характеристики макро- и мегабентоса

Всего за два года исследований на шести траловых станциях было встречено 210 таксонов, из которых 166 определены до уровня вида или рода, остальные — до таксона более высокого ранга. Наиболее разнообразными группами по числу видов оказались полихеты (61 вид), ракообразные (39 видов) и двусторчатые моллюски (22 вида). В среднем, число видов на станцию в 2014 г. составило — 82 ± 6.2 , а в 2019 — 66 ± 3.7 . Численность организмов в 2014 г. на всех станциях была существенно выше, чем в 2019, при этом наиболее высокие значения были зарегистрированы на ст. 2 (табл. 2), что связано с присутствием огромного количества офиур *Ophiocten sericeum* на этой станции (28469 экз.). В 2019 г. и биомасса, и численность бентоса снизились в разной степени в зависимости от станции (табл. 2).

При этом если в 2014 г. на первой станции не было встречено ни одного краба, то в 2019 г. здесь была обнаружена его молодь, а также самцы всех размерных групп и самки без кладки. На второй станции в 2014 г. были обнаружены самки и самцы, у которых ширина карапакса (ШК) в среднем составила 16–18 мм, а также недавно осевшая молодь (ШК 5 мм), в то время как в 2019 г. в трал попали самки с икрой на плеоподах (ШК 40 мм), самцы (ШК 17 мм) и молодь (ШК 9 мм). На третьей станции в 2014 г. присутствовал один самец (ШК 16 мм) и недавно осевшая молодь (ШК 5 мм), в 2019 г. здесь были пойманы только крупные самки с икрой на плеоподах (ШК 57 мм) (табл. 2).

Таблица 2. Основные характеристики макро- и мегабентоса на исследуемых станциях юго-западной части Карского моря. Данные по численности и биомассе бентоса и численности краба-стригуна пересчитаны на 500 м прохода трала

Станция/год	Число видов	Численность, экз.	Биомасса, г	Индекс Пиелу J'	ES (300)	Численность <i>Ch. opilio</i> , экз.	Средняя ширина карапакса (ШК) <i>Ch. opilio</i> , мм
1/2014	89	1691	181.12	0.6782	54	—	—
2/2014	74	28993	236.21	0.0340	5	28	9.9 ± 5.6
3/2014	84	4501	693.03	0.1873	20	15	5.9 ± 3.2
1/2019	61	387	177.41	0.824	57	45	26.9 ± 19.6
2/2019	70	843	42.91	0.6997	49	19	27.2 ± 14.1
3/2019	67	2223	133.27	0.6315	37	4	56.8 ± 1.7

Несмотря на то, что среднее число видов на станцию снизилось с 82 до 66, на всех станциях выросло ожидаемое число видов на 300 особей (табл. 2) как следствие снижения доли немногих доминирующих видов, что особенно заметно на второй и третьей станциях. На первой станции доминирование отдельных видов изначально было не столь выраженным. Сходным образом в 2019 г. вырос индекс Пиелу (J'), т.е. видовая структура стала более выравненной.

Для каждой станции были построены кривые накопления видов (рис. 2), которые отражают полноту выявления видового богатства. Все кривые далеки от выхода на плато, т.е. полное богатство фауны не было выявлено.

В области малых выборок (до 100–300 особей) кривые накопления для станций 2019 г. растут быстрее, т.е. такие выборки более репрезентативны

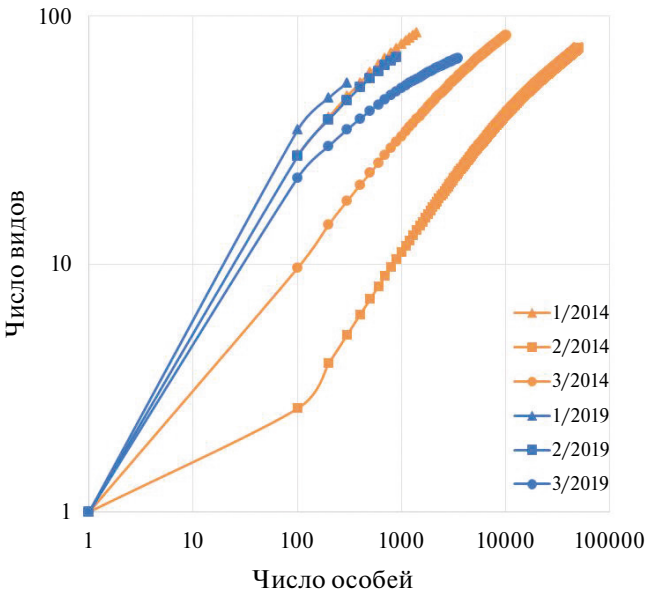


Рис. 2. Кривые накопления видов на исследуемых станциях.

и позволяют выявить больше видов, чем в 2014 г., когда из-за наличия выраженных доминантов, для выявления второстепенных видов, требовался больший объем материала. Исключение представляет станция 1, для которой обе кривые лежат достаточно близко друг от друга. Население на этой станции изначально было более богатым и отличалось высокой выровненностью видовой структуры по сравнению с остальными. Станции 2 и 3 в 2014 г. были значительно менее выровненными по структуре — их кривые лежат ниже. При этом кривые накопления, построенные по данным 2019 г., начинают “загибаться” (темпы прироста числа найденных видов падают), что может говорить о вероятном снижении числа второстепенных видов. Однако, поскольку ни одна кривая полноценно не выходит на плато, уверенно судить о полноте выявления разнообразия наш материал не позволяет.

3.2. Структура сообществ макро- и мегабентоса в 2014 и в 2019 гг.

На диаграмме nMDS-ординации (рис. 3) видно, что смещение всех станций съемки 2019 г. произошло в сходных направлениях, что указывает на наличие общих тенденций в изменении видо-

вой структуры сообществ. Однако в целом станции каждой из съемок лежат разобщенно друг от друга. Попарное сходство (индекс Брея–Кёртиса) между станциями 2014 г. равно $31 \pm 16\%$, между станциями 2019 г. — $41 \pm 11\%$, а между повторными станциями разных лет — $15 \pm 1\%$. Невысокие величины сходства свидетельствуют о высокой пространственной гетерогенности донного населения этого района. Это, наряду с небольшим числом станций, не позволило оценить различия между годами как статистически достоверные (тест ANOSIM: $R = 0.89$; $p = 0.1$).

Анализ на уровне основных таксономических групп показал, что все они ведут себя по-разному (рис. 4). Наиболее сильно изменения затронули такие группы, как иглокожие и ракообразные, для двустворчатых моллюсков и в особенности полихет изменения разнонаправлены на разных станциях и менее очевидны.

Анализ изменения доли макротаксонов в суммарной интенсивности метаболизма показал, что сообщество на первой станции действительно исходно отличалось от других более равномерной представленностью разных макротаксонов и изменилось слабее (рис. 5). Здесь снизилась доля двустворчатых моллюсков и ракообразных,

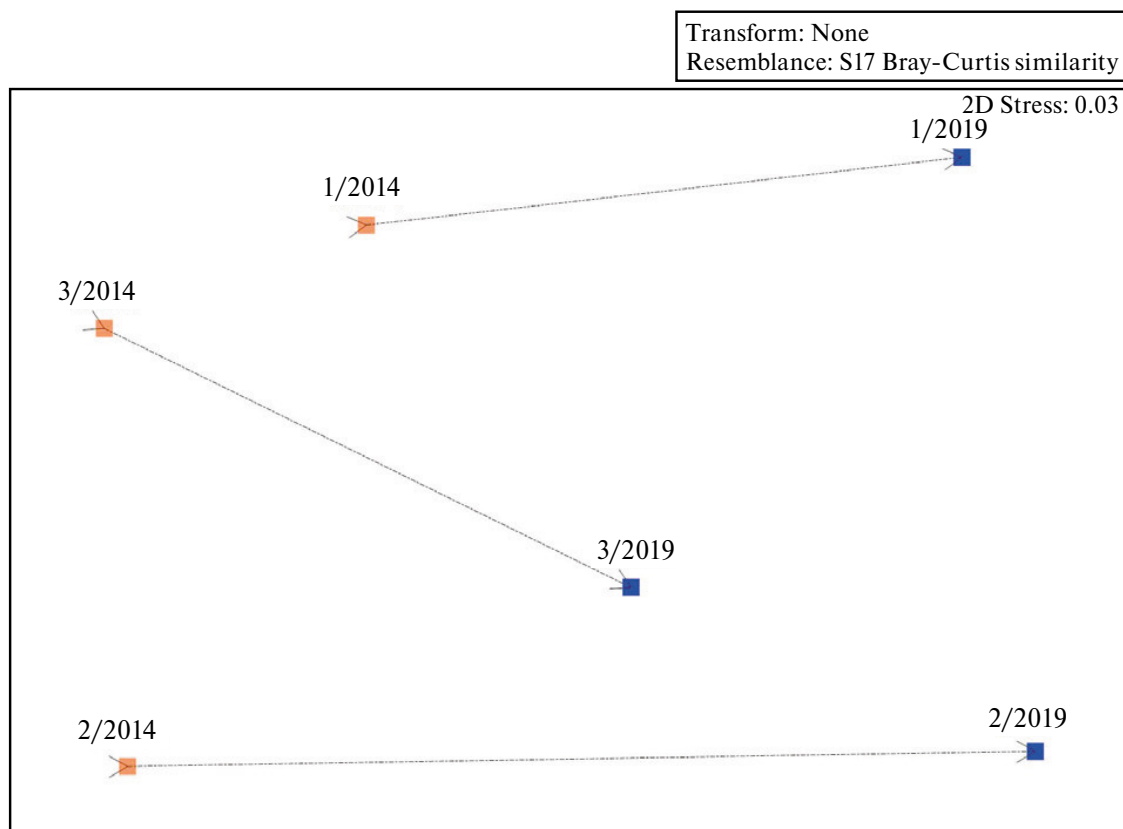


Рис. 3. nMDS-ординация станций по видовой структуре на основе данных об относительной интенсивности метаболизма R_p . Станции 2014 г. выделены оранжевым цветом, 2019 г. — синим.

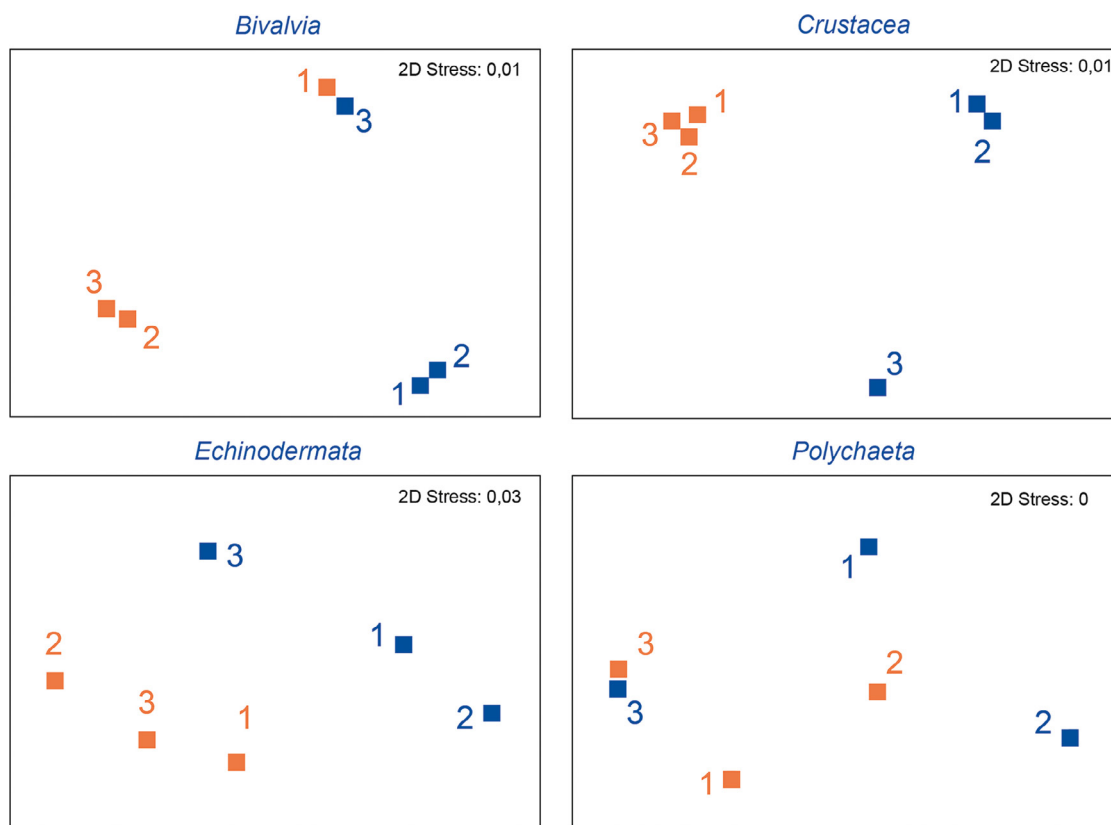


Рис. 4. nMDS-ординация станций по данным об относительной интенсивности метаболизма R_i для основных таксономических групп. Станции 2014 г. выделены оранжевым цветом, 2019 г. — синим.

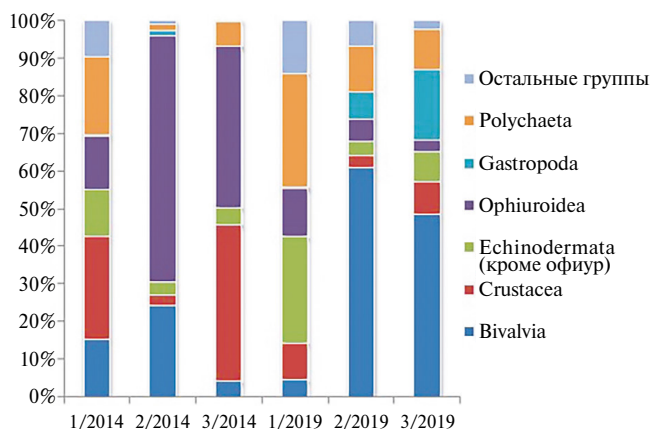


Рис. 5. Доля основных таксономических групп в суммарной интенсивности метаболизма R_i .

в то время как увеличилась доля полихет и иглокожих (без офиур). Как показал дальнейший анализ на уровне видов (рис. 6), доля иглокожих на первой станции увеличилась в 2019 г. за счет обнаружения морских лилий *Heliopecten sp.*, что, скорее, обусловлено мозаичностью распределения данных животных. На второй и третьей станции зарегистрированы схожие изменения: значительно снизилась доля офиур, увеличилась доля двустворчатых моллюсков и полихет. Кроме того,

на третьей станции заметно значительное снижение доли ракообразных.

Анализ на видовом уровне показал, что обилие массовых видов до и после вселения краба также заметно отличается (рис. 6). В 2019 г. практически полностью исчезла изопода *Saduria sabini*, ранее входившая в число доминантов. Офиура *Ophiocten sericeum*, бывшая на второй станции абсолютным доминантом, в 2019 г. здесь полностью исчезла, на третьей станции ее биомасса снизилась в 20 раз (табл. 3). Аналогична судьба и другой офиуры — *Ophiopleura borealis*: в 2019 г. не было найдено ни одного экземпляра этого вида. В то же время обилие не столь массовой *Ophiacantha bidentata* в 2019 г. заметно выросло на первой станции, численность и биомасса полихеты *Nothria hyperborea* также увеличились (рис. 6, табл. 3). Для ряда двустворчатых моллюсков также отмечены значительные изменения. В 2019 г. практически не встречался *Similipecten greenlandicus*, при этом выросло как абсолютное, так и относительное обилие *Astarte crenata* — крупных инфаунных моллюсков с толстой раковиной. В то же время отмечено разнонаправленное изменение численности *Yoldiella lenticula*: на первой станции она практически исчезла, в то время

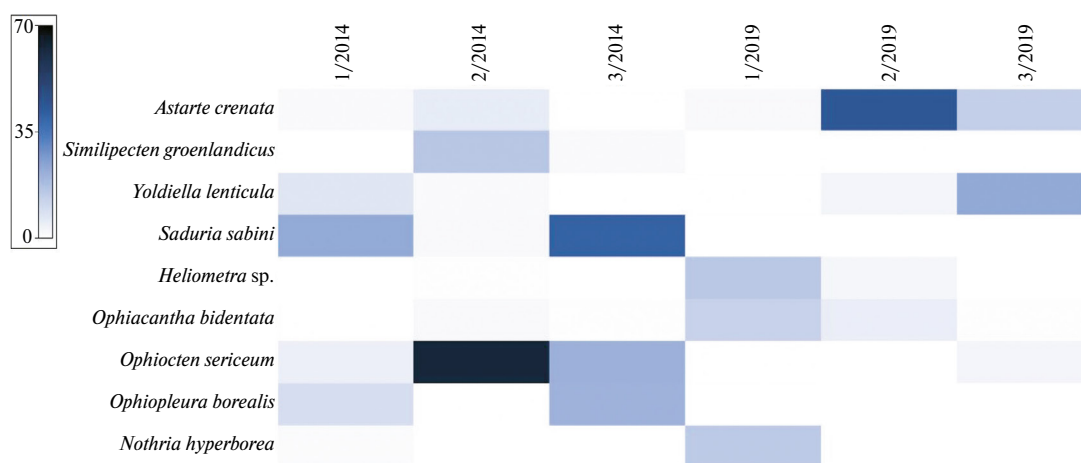


Рис. 6. Состав руководящих видов донной фауны (Shade Plot Analysis). Представлены виды, чей вклад в суммарную интенсивность метаболизма составляет больше 10%.

Таблица 3. Изменения численности и биомассы доминирующих видов на исследуемых станциях. Представлены виды, чей вклад в суммарную интенсивность метаболизма составляет больше 10% либо в 2014 г., либо в 2019 г., либо в оба года, данные пересчитаны на 500 м прохода траля

Станции	Доминирующие виды	2014 г.		2019 г.	
		N, экз.	B, г	N, экз.	B, г
1	<i>Saduria sabini</i>	39	16.78	0	0
	<i>Ophiacantha bidentata</i>	3	1.13	66	24.4
	<i>Ophiopleura borealis</i>	9	63.08	0	0
	<i>Yoldiella lenticula</i>	246	3.06	9	0.03
	<i>Heliometra sp.</i>	0	0	6	70.83
	<i>Nothria hyperborea</i>	11	0.45	29	4.68
2	<i>Ophiocten sericeum</i>	28469	125.61	0	0
	<i>Ophiacantha bidentata</i>	35	11.23	22	4.11
	<i>Astarte crenata</i>	18	11.29	12	18.76
	<i>Similipekten greenlandicus</i>	85	27.88	3	0.02
	<i>Yoldiella lenticula</i>	122	1.25	67	0.25
3	<i>Saduria sabini</i>	93	98.51	0	0
	<i>Ophiocten sericeum</i>	3899	93.14	205	4.31
	<i>Ophiopleura borealis</i>	51	382.5	0	0
	<i>Astarte crenata</i>	3	0.25	12	19.44
	<i>Yoldiella lenticula</i>	33	0.36	575	10.5

как на третьей численность этого двустворчатого моллюска выросла с 33 до 575 экз. (табл. 3). Таким образом, негативный эффект наиболее выражен для некоторых наиболее массовых представителей эпифауны.

4. ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные (рис. 7) свидетельствуют о радикальных изменениях, произошедших в период 2014–2019 гг. в донных сообществах, кото-

рые оставались устойчиво стабильными и весьма разнообразными последние 80 лет [6]. В первую очередь значительно снизилась общая биомасса и численность макробентоса. Кроме того, в 2019 г. снизилось среднее число видов на станцию. В то же время ожидаемое число видов для выборки в 300 особей выросло, поскольку на двух станциях заметно выросла выравненность видового состава, т.е. упала доля немногих доминирующих видов, что также подтверждает динамика индекса выравненности Пielу. Это произошло



Рис. 7. Фотографии тралового улова на станциях, выполненных в юго-западной части Карского моря в 2014 г. и повторенных в 2019 г. Изображена промытая проба на сите 10 мм.

за счет практически полного исчезновения массовых ранее офиур, являвшихся руководящими формами в исследуемых сообществах [12]. Заметим, что рост выравненности из-за снижения степени монодоминирования среди жертв — обычное следствие пресса безвыборочного хищника [4]. Помимо офиур исчезли и крупные изоподы *S. sabini*, также снизилось количество тонкостенных эпибентосных двустворок.

Фактор, затрудняющий анализ межгодовых различий на таком малом объеме выбор-

ки, — выраженная гетерогенность биотопа [1]. В качестве примера можно привести станцию 1, различия на которой во многом связаны с особенностями рельефа и грунта. Появление здесь морских лилий и увеличение численности офиуры *Ophiacantha bidentata* скорее всего обусловлено тем, что в 2019 г. трал был взят на небольшом подводном поднятии, тогда как в пробе 2014 г. присутствовало много мелких двустворчатых моллюсков *Yoldiella lenticula* и офиур *Ophiopleura borealis*, что свидетельствует скорее о ровном дне

или небольшом понижении. Причем здесь имеет значение не глубина как таковая, которая была сходной, а уклон дна — в 2019 г. глубина изменилась на 10 м на протяжении траления, в 2014 г. разница была порядка 2 м. Необходимо также отметить, что массовое развитие *Yoldiella lenticula* на станции 3 может быть связано как с естественной динамикой данного вида, так и с тем, что крупные декаподы могут косвенно изменять среду обитания, выедавая эпифауну и оставляя свободный субстрат для заселения [15]. Схожее явление — исчезновение одних видов двустворчатых моллюсков и рост численности других после появления крабов — было недавно описано для залива Благополучия [35]. Однако точно судить о динамике двустворчатых моллюсков на основании траловых проб затруднительно, для достоверного количественного учета необходим отбор этих организмов дночерпателями. Как показали одновременные исследования донной фауны залива Благополучия разными орудиями лова, разные размерные группы по-разному реагируют на появление в экосистеме краба-стригуна. Основные изменения коснулись сообществ мегабентоса (траловые уловы и видеонаблюдения), в то время как изменения в сообществах макробентоса (учитываемого при помощи дночерпательных проб) были не столь очевидны [35], хотя предварительные данные на уровне крупных таксонов показали, что в макробентосе наблюдались значительные изменения: уменьшилась биомасса данной размерной группы, изменилась структура сообщества [9].

Тем не менее сравнительный анализ всех трех станций позволяет говорить об изменениях в донной фауне, которые не могут быть объяснены микропространственной неоднородностью — в первую очередь это исчезновение *O. sericeum* и *S. sabini*. Поскольку абиотические параметры среды оставались относительно постоянными в течение периода наблюдения, то, скорее всего, фактор, приведший к этим изменениям, — вселившийся *Ch. opilio*. Если в 2014 г. все встреченные особи *Ch. opilio* были ювенильными, то в 2019 г. в улове отмечены как ювенильные экземпляры, так и самки с икрой на плеоподах, а также крупные половозрелые самцы, т.е. за период наблюдения в исследуемом регионе сформировалась готовая к размножению популяция краба-стригуна. Сравнение наших результатов с данными, полученными в других районах Карского и Баренцева морей [5, 11, 26, 30, 35], показывает, что после появления краба-стригуна события в донных сообществах часто разворачиваются по сходному сценарию. Через 3–5 лет после появления молодежи

формируется достаточно многочисленная популяция, включающая половозрелых самок и самцов. Рост средних размеров и биомассы крабов сопровождается снижением обилия остальной мега- и макрофауны. В первую очередь выедание крабом затрагивает мелких офиур, крупных изопод и амфипод, снижается также количество тонкостенных эпибентосных двустворчатых моллюсков и некоторых полихет (преимущественно седентарных или малоподвижных), что хорошо соотносится с данными о предпочитаемых пищевых объектах краба-стригуна [17, 22]. По мере исчезновения офиур и ракообразных, крабы переходят на преимущественное питание двустворчатыми моллюсками и полихетами [11, 26].

Таким образом, сформировавшаяся популяция краба-стригуна может оказаться фактором, негативно и чрезвычайно сильно воздействующим на донные экосистемы Карского моря. Следовательно, необходим дальнейший мониторинг этих экосистем для оценки интенсивности и обратимости произошедших изменений.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период 2014–2019 гг. в структуре донных сообществ юго-западной части Карского моря выявлены значительные изменения. Снизились общая численность и биомасса макробентоса, упало обилие доминирующих видов, увеличилась выравненность видовой структуры. Из сообщества практически полностью исчезли ранее массовые виды эпибентоса, такие как изопода *Saduria sabini*, офиуры *Ophiecten sericeum* и *Ophiopleura borealis*, гребешок *Similipecten greenlandicus*, в то же время выросло обилие крупных инфаунных моллюсков с толстой раковиной (*Astarte crenata*). Вероятнее всего, наблюдаемые изменения связаны с появлением краба-стригуна *Chionoecetes opilio*, наиболее пострадали массовые виды бентоса, которые являются его основными пищевыми объектами.

Благодарности. Материал для исследования собран в рамках программы “Экосистемы морей Сибирской Арктики”. Авторы выражают признательность академику М.В. Флинту за организацию экспедиций и экипажам НИС “Профессор Штокман” и НИС “Академик Мстислав Келдыш” за высокопрофессиональную работу, а также благодарят С.А. Шуку (ИО РАН) за предоставление данных CTD-зонда.

Финансирование работы. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00028 (<https://rscf.ru/project/23-27-00028/>).

Соблюдение этических стандартов. В настоящей работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы настоящей работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азовский А.И. Анализ многолетних рядов биологических данных: методологические проблемы и возможные подходы // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79. № 5. С. 329–341. <https://doi.org/10.1134/S0044459618050032>
2. Алексеев Г.В., Иванов Н.Е., Пиюшков А.В., Балакин А.А. Изменения климата в морской Арктике в начале XXI века // Проблемы Арктики и Антарктики. 2010. № 3. С. 22–34.
3. Галкин С.В., Веденин А.А., Минин К.В. и др. Макробентос южной части желоба Святой Анны и прилегающих районов Карского моря // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 677–677. <https://doi.org/10.7868/S0030157415040097>
4. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша // М.: Мир. 1988. 184 с.
5. Захаров Д.В., Манушин И.Е., Йоргенсен Л.Л., Стрелкова Н.А. Влияние камчатского краба и краба-стригуна опилио на сообщества мегабентоса Баренцева моря // Морской биологический журнал. 2024. Т. 9. № 1. С. 32–50.
6. Козловский В.В., Чикина М.В., Кучерук Н.В., Басин А.Б. Структура сообществ макрозообентоса юго-западной части Карского моря // Океанология. 2011. Т. 51. № 6. С. 1072–1072.
7. Кучерук Н.В., Мокиевский В.О., Денисов Н.Е. Макробентос прибрежных мелководий юго-западной части Карского моря // Океанология. 1998. Т. 38. № 1. С. 92–101.
8. Кучерук Н.В., Савилова Т.А. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района североперуанского апвеллинга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. № 6. С. 70–79.
9. Лепихина П.П., Басин А.Б., Кондарь Д.В. и др. Изменение количественных характеристик макро- и мейобентоса в заливе Благополучия с 2013 по 2020 гг. (Новая Земля, Карское море) // Океанология. 2022. Т. 62. № 2. С. 235–244. <https://doi.org/10.31857/S0030157422020113>
10. Липухин Э.В., Залота А.К., Мишин А.В., Симакон У.В. Происхождение личинок краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Карском море // Океанология. 2024. Т. 64 № 2. С. 320–331. <https://doi.org/10.31857/S0030157424020084>
11. Соколов, К.М., Павлов, В.А., Стрелкова, Н.А. и др. Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях // Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2016. 242 с.
12. Филатова З.А., Зенкевич Л.А. Количественное распределение донной фауны Карского моря // Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. 1957. Т. 8. С. 3–67.
13. Azovsky A.I., Naumov A.D., Savchenko O.N. Long-Term Dynamics of Subarctic Intertidal Macrofauna: Common Trends and the Role of Local Environment // Estuaries and Coasts. 2023. V. 46, № 3. P. 740–756. <https://doi.org/10.1007/s12237-023-01177-y>
14. Azovsky A.I., Kokarev V.N. Stable but fragile: Long-term dynamics of arctic benthic macrofauna in Baydaratskaya Bay (the Kara Sea) // Polar Biology. 2019. V. 42. P. 1307–1322. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02519-y>
15. Boudreau S.A., Worm B. Ecological role of large benthic decapods in marine ecosystems: A review // Marine Ecology Progress Series. 2012. V. 469. P. 195–213. <http://www.jstor.org/stable/24876191>
16. Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin // Ecological monographs. 1957. V. 27. № 4. P. 326–349.
17. Burukovsky R.N., Syomin V.L., Zalota A.K. et al. Food Spectra of Snow Crabs (*Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Oregoniidae), Non-Indigenous Species of the Kara Sea // Oceanology. 2022. V. 61. № 6. P. 964–975. <https://doi.org/10.1134/S0001437021060205>
18. Deb J.C., Bailey S.A. Arctic marine ecosystems face increasing climate stress // Environmental Reviews. 2023. V. 31. № 3. P. 403–451. <https://doi.org/10.1139/er-2022-0101>
19. Denisenko N.V., Rachor E., Denisenko S.G. Benthic fauna of the southern Kara Sea. Siberian river run off in the Kara Sea/Eds. Stain R. et al Amsterdam: Elsevier Science BV, 2003. P. 213–236.
20. Denisenko S.G., Sandler H., Denisenko N.V., Rachor E. Current state of zoobenthos in two estuarine bays of the Barents and Kara Seas // ICES Journal of Marine Science. 1999. V. 56. № Supplement. P. S187–S193. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0633>
21. Deubel H., Engel M., Fetzner I. et al. The southern Kara Sea ecosystem: phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off // Proc. Mar. Sci. 2003. V. 6. P. 237–265. [https://doi.org/10.1016/S1568-2692\(03\)80040-2](https://doi.org/10.1016/S1568-2692(03)80040-2)
22. Divine L.M., Bluhm B.A., Mueter F.J., Iken K. Diet analysis of Alaska Arctic snow crabs (*Chionoecetes opilio*) using stomach contents and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2017. V. 135. P. 124–136. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.11.009>
23. Gerasimova A.V., Filippova N.A., Lisitsyna K.N. et al. Current state of macrobenthos in the southwestern Kara Sea // Continental Shelf Research. 2021. V. 224. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2021.104452>
24. Gotelli N.J., Colwell R.K. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and compar-

- ison of species richness // Ecology letters. 2001. V. 4. № 4. P. 379–391.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
25. Jørgensen L.L., Pearson T.H., Anisimova N.A. et al. Environmental influences on benthic fauna associations of the Kara Sea (Arctic Russia) // Polar Biology. 1999. V. 22. P. 395–416.
<https://doi.org/10.1007/s003000050435>
 26. Kiselev A.D., Zalota A.K. Changes in the Diet of an Invasive Predatory Crab, *Chionoecetes opilio*, in the Degrading Benthic Community of an Arctic Fjord // Biology. 2024. V. 13. № 10. P. 781.
<https://doi.org/10.3390/biology13100781>
 27. Kiyko O.A., Pogrebov V.B. Long-term benthic population changes (1920–1930s–present) in the Barents and Kara Seas // Marine pollution bulletin. 1997. V. 35. № 7–12. P. 322–332.
[https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(97\)00113-6](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(97)00113-6)
 28. McCune B., Grace J., Urban D.J. Analysis of ecological communities: Gleneden Beach // Oregon: MJM Software Design. 2002.
 29. Miller A.W., Ruiz G.M. Arctic shipping and marine invaders // Nature Climate Change. 2014. V. 4. № 6. P. 413–416.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2244>
 30. Oug E., Sundet J.H., Cochrane, S.K.J. Structural and functional changes of soft-bottom ecosystem in northern fjords invaded by the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // Journal of Marine Systems. 2018. V. 180. P. 255–264.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.07.005>
 31. Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections // Journal of theoretical biology. 1966. V. 13. P. 131–144.
 32. Ricciardi A., Blackburn T.M., Carlton J.T. et al. Invasion Science: A Horizon Scan of Emerging Challenges and Opportunities // Trends Ecol Evol. 2017. Jun. V. 32. № 6. P. 464–474.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.007>
 33. Ruiz G.M., Hewitt C. Latitudinal Patterns of Biological Invasions in Marine Ecosystems: A Polar Perspective // Smithsonian at the Poles: Contributions to International Polar Year Science edited by Krupnik, Igor, Lang, Michael A., and Miller, Scott E. 2009. P. 347–358.
 34. Spiridonov V.A., Zalota A.K. Understanding and forecasting dispersal of non-indigenous marine decapods (Crustacea: Decapoda) in East European and North Asian waters // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2017. V. 97, № 3. P. 591–611.
<https://doi.org/10.1017/S0025315417000169>
 35. Udalov A.A., Anisimov I.M., Basin A.B. et al. Changes in benthic communities in Blagopoluchiya Bay (Novaya Zemlya, Kara Sea): The influence of the snow crab // Biological Invasions. 2024. P. 1–19.
<https://doi.org/10.1007/s10530-024-03388-1>
 36. Vedenin A.A., Galkin S.V., Kozlovskiy V.V. Macrobenthos of the Ob Bay and adjacent Kara Sea shelf // Polar Biology. 2015. V. 38. № 6. C. 829–844.
<https://doi.org/10.1007/s00300-014-1642-3>
 37. Vermeij G.J., Roopnarine P.D. The coming Arctic invasion // Science. 2008. V. 321. № 5890. P. 780–781.
<https://doi.org/10.1126/science.11608>
 38. Ware C., Berge J., Jelmert A. et al. Biological introduction risks from shipping in a warming Arctic // Journal of Applied Ecology. 2015. V. 53. № 2. P. 340–349.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12566>
 39. 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>

CHANGES IN THE COMMUNITIES IN THE SOUTHWESTERN KARA SEA AS A RESULT OF THE SNOW CRAB (*CHIONOECETES OPILIO*) INVASION

E. V. Rudneva^a, A. I. Azovsky^{a, b}, A. A. Udalov^a, A. K. Zalota^a, M. V. Chikina^{a, *}

^a Shirshov Institute of Oceanology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

^b Department of General Ecology and Hydrobiology, Faculty of Biology,
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

*e-mail: chikina@ocean.ru

Until recently, the Kara Sea was a relatively stable ecosystem unaffected by alien species, but in the early 21st century the Arctic shelf was invaded by the snow crab *Chionoecetes opilio*. This predator has a wide dietary range and can feed on echinoderms, especially ophiurans, molluscs, polychaetes and crustaceans. This article reports data on the study of benthic communities of the southwestern Kara Sea, based on the materials collected in 2014 and 2019 (before and after the mass appearance of the snow crab). The period of 2014–2019 was marked by significant changes in the structure of benthic communities, while abiotic parameters (near-bottom temperature, salinity and sediment characteristics) remained almost constant at the investigated stations. The most significant changes affected the megafauna. The total abundance and biomass of the megabenthos decreased, the abundance of dominant species also reduced, and the species structure became more even. Most likely, the observed transformation of the benthic communities is related to the establishment of the snow crab, the most affected were dominant benthic species, which are the main prey items of this crab.

Keywords: *Chionoecetes opilio*, benthic communities, Kara Sea