

Промысловые виды и их биология

УДК 595.384.2–153(268.45)

Характеристика кормовой базы и питание краба-стригуна опилио в Баренцевом море*Д.В. Захаров, И.Е. Манушин, Н.А. Стрелкова, В.А. Павлов, Т.Б. Носова*

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ФГБНУ «ПИНРО»), г. Мурманск
E-mail: zakharden@yandex.ru

В последние годы восточная часть Баренцева моря активно заселяется крабом-стригуном опилио, этот процесс сопровождается увеличением его численности и встраиванием в местные биоценозы. Условия среды в Баренцевом море оптимальны для развития краба-стригуна опилио, а области его массового поселения совпадают с районами наиболее обильной и разнообразной бентосной фауны, что обеспечивает богатую кормовую базу как для молоди, так и для взрослой части популяции. Полученные результаты свидетельствуют о достаточно широком спектре питания краба-стригуна опилио в Баренцевом море. Спектр пищевых объектов включает представителей практически всех основных групп баренцевоморского бентоса. Выявлена разница в питании самок и самцов, молоди и взрослых особей. Молодь и самки предпочитают мелководные районы, где преобладают сообщества с доминированием двустворчатых моллюсков, самцы же обитают глубже на склонах и во впадинах, где на илистых грунтах наиболее доступной пищей являются полихеты и ракообразные. По приблизительной оценке, краб выедает ежегодно не менее 30 тыс. т кормового бентоса, что составляет 0,1–0,2% от общей биомассы макрозообентоса исследованного района. Наиболее сильное воздействие на донные биоценозы краб-стригун опилио оказывает на северо-востоке Баренцева моря и у южной оконечности архипелага Новая Земля.

Ключевые слова: краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio*, Баренцево море, распределение, питание, потребление пищи, макрозообентос, видовой состав, сообщества.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия происходят активные процессы заселения восточных вод Баренцева моря и смежных с ними участков Карского моря крабом-стригуном опилио. Почти на всей акватории Баренцева и Карского морей гидрологические условия для существования *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788)

близки к оптимальным, имеются обширные жизненные пространства и хорошая кормовая база [Баканев, 2015; Баканев, 2017]. В связи с этим краб увеличивает свою численность на уже освоенной акватории и продолжает обживать новые участки морского дна.

После интродукции камчатского краба это самая крупная биологическая инвазия в Ба-

ренцевом море. Можно ожидать, что краб-стригун опилио окажет большее воздействие на донное население Баренцева моря, чем камчатский краб. Камчатский краб обитает в достаточно узкой области южной части моря, где его распространение ограничено тёплыми водами, тогда как краб-стригун опилио потенциально способен освоить практически весь баренцевоморский шельф и любой местный биоценоз в его пределах. Последующая динамика плотности популяции краба скорее всего будет определяться не абиогенными факторами, а возможностями кормовой базы и прессом промысла и естественных хищников. С увеличением численности баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио следует ожидать значительного усиления его конкуренции с другими местными видами — потребителями бентоса, в первую очередь, с камбалами, скатами и пикшей.

Вопросу питания краба-стригуна опилио посвящено значительное количество работ, однако большая их часть охватывает традиционную часть ареала — Тихий океан и Северо-Западную Атлантику [Кун, Микулич, 1954; Тарвердиева, 1981; Надточий и др., 2001; Чучукало и др., 2011 а, б, 2012; Brêthes et al., 1982; Lovrich, Sainte-Marie, 1997; Squires, Dawe, 2003]. В Баренцевом море данная проблема является достаточно новой [Павлов, 2007; Танковская, Павлов, 2014; Носова, 2016], и лишь в последнее время появляются первые данные о питании краба-стригуна опилио в новой части его ареала и его воздействии на донные биоценозы [Захаров и др., 2016].

При формировании популяции краба стригуна-опилио в Баренцевом море особого внимания заслуживает вопрос о том, как складываются трофические связи между ним и представителями местной фауны. Постепенное накопление данных по питанию краба-стригуна опилио позволит оценить степень его воздействия на экосистему и в конечном итоге будет способствовать более рациональному управлению промысловыми ресурсами Баренцева моря.

Цель данного исследования — анализ кормовой базы краба-стригуна опилио и характеристика его питания в восточной части Баренцева моря. Для достижения данной цели был

поставлен ряд задач: представить данные о количественных и качественных характеристиках макрозообентоса в пределах баренцевоморской части ареала краба-стригуна опилио и выделить основные бентосные сообщества, в которых идёт наиболее интенсивный откорм краба; провести исследование таксономического состава потребляемых крабом-стригуном опилио беспозвоночных и его изменчивости в зависимости от размеров, пола и глубины обитания крабов; рассмотреть интенсивность его питания; оценить величину годового потребления крабом макрозообентоса в пределах его распространения в Баренцевом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для характеристики донных сообществ макрозообентоса в районах обитания краба-стригуна опилио использованы данные, полученные в ходе проведения тотальной бентосной съёмки Баренцева моря 2003—2006 гг. Проанализированы материалы, полученные на 145 станциях, расположение которых практически полностью охватывает район массового распространения краба-стригуна опилио в Баренцевом море (рис. 1 А).

Бентосные пробы были отобраны дночерпателем Ван Вина с площадью захвата 0,1 м² в 5-кратной повторности на станции. Промывка проб производилась морской заборной водой в промывочном коническом сите из капронового газа с размером ячеи 0,5 мм. Материал был зафиксирован 4%-ным раствором формальдегида, нейтрализованным тетраборатом натрия. Вся последующая камеральная обработка бентосных проб была проведена в береговых условиях в лаборатории прибрежных исследований ПИНРО. В ходе сортировки и подготовки проб к таксономической обработке животные были переведены в 75%-ный этиловый спирт. Все приведённые в работе значения биомасс представлены «спиртовым» весом. Животных в пробах определяли по возможности до видового уровня.

В качестве обобщённого показателя биоразнообразия использована информационная мера Шеннона [Shannon, 1948]. Сообщества выделены по результатам кластерного анализа с использованием в качестве количественного показателя величины продукции таксона,

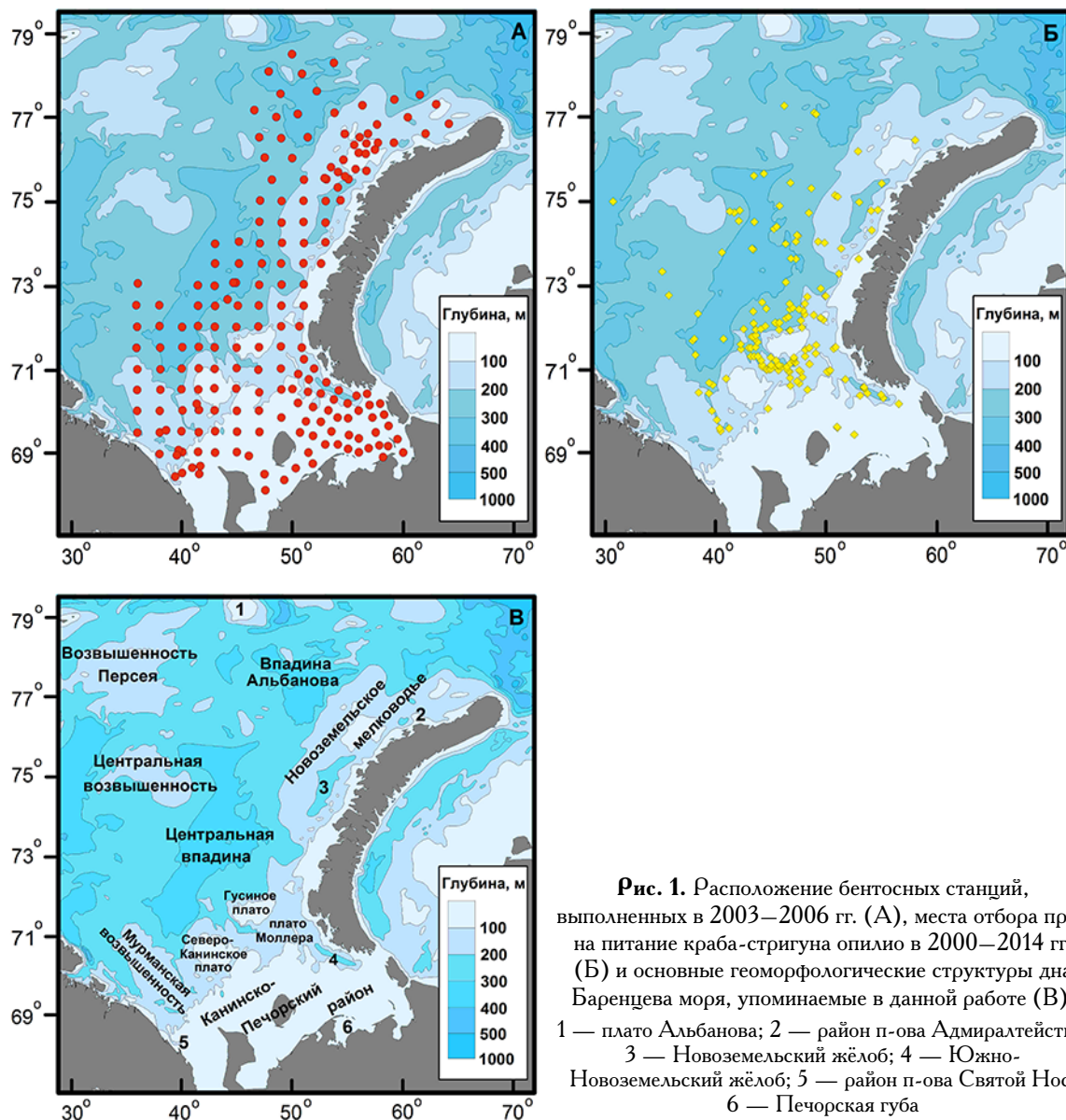


Рис. 1. Расположение бентосных станций, выполненных в 2003–2006 гг. (А), места отбора проб на питание краба-стригуна опилио в 2000–2014 гг. (Б) и основные геоморфологические структуры дна Баренцева моря, упоминаемые в данной работе (В): 1 — плато Альбанова; 2 — район п-ова Адмиралтейства; 3 — Новоземельский жёлоб; 4 — Южно-Новоземельский жёлоб; 5 — район п-ова Святой Нос; 6 — Печорская губа

а в качестве меры сходства между станциями — количественного индекса Чекановского-Серенсена [Czekanovskii, 1909]. Кластеризация проводилась методом средневзвешенного среднего [Андреев, 1980].

Величину годовой продукции таксонов оценивали по формуле (1) [Манушин, 2008]:

$$P = B \times 0,0019 \times (B/N)^{-0,39} \times 365, \quad (1)$$

где P — годовая продукция вида/таксона, $г/м^2 \cdot год^{-1}$; B — биомасса вида/таксона, $г/м^2$; N — плотность поселения вида/таксона, $экз/м^2$; 0,0019 — суточная продукция инди-

видуума массой в 1 г; 365 — количество суток в году.

Материал для анализа питания краба-стригуна опилио был собран в период 2000–2014 гг. при выполнении траловых съёмки ПИНРО в восточной части Баренцева моря (рис. 1Б). Крабы, отобранные для анализа питания, были собраны в пределах $30–61^\circ$ в. д., $69–78^\circ$ с. ш. и в диапазоне глубин от 38 до 371 м.

Материал собран тралом Sampelen с горизонтальным раскрытием 25 м, вертикальным — 5 м и кутовой вставкой из дели с ячейей 22 мм. Продолжительность учётных тралений

составляла 15 мин, скорость тралений — 3,1–3,3 узла. Крабы отобраны из 164 уловов.

Отобранные для анализа питания крабы подвергались полному биологическому анализу в соответствии с методикой ТИНРО [Низяев и др., 2006], а их желудки и кишечники извлекались и фиксировались 10%-ным раствором нейтрализованного формалина. Всего проанализировано содержимое желудков 486 крабов, из которых 347 особи — самцы с шириной карапакса 22–143 мм и 139 — самки с шириной карапакса 19–91 мм (рис. 2).

Обработка содержимого желудков проводилась в лабораторных условиях методом количественно-весового анализа [Методическое пособие ..., 1974]. Таксономическая принадлежность фрагментов пищевого комка определялась с максимально возможной точностью. К сожалению, из-за сильного измельчения крабами пищевых организмов было затруднено определение их не только до вида и рода, но иногда и до более высокого ранга. Аморфный, хлопьевидный материал различных оттенков определялся как детрит. Все трубки полихеты *Spiochaetopterus typicus* учитывались как живая биомасса.

Составные части пищевого комка подсушивались на фильтровальной бумаге и взвешивались с точностью до 0,1 мг.

Частота встречаемости компонентов пищи, выраженная в процентах, определялась как отношение числа желудков, в которых находилась та или иная группа организмов, к общему числу желудков с пищей.

Для оценки интенсивности питания использован общий индекс наполнения желудка (ОИНЖ), определяемый как отношение массы всего пищевого комка к общей массе краба в продецимилле (‰). Для оценки роли в питании того или иного кормового объекта использован частный индекс наполнения желудка (ЧИНЖ), рассчитываемый как отношение массы пищевого компонента к общей массе краба в продецимилле. Средний индекс наполнения желудка рассчитывали с учётом пустых желудков. В качестве второстепенной рассматривалась пища с ЧИНЖ от 0,1 до 1‰, в качестве случайной — менее 0,1.

Систематика объектов питания краба-стригуна опилио дана в соответствии с World Register of Marine Species [WoRMS, 2016].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика макрозообентоса в районе распределения краба-стригуна опилио в Баренцевом море. В проанализированных дночерпательных пробах отмечено 1309 так-

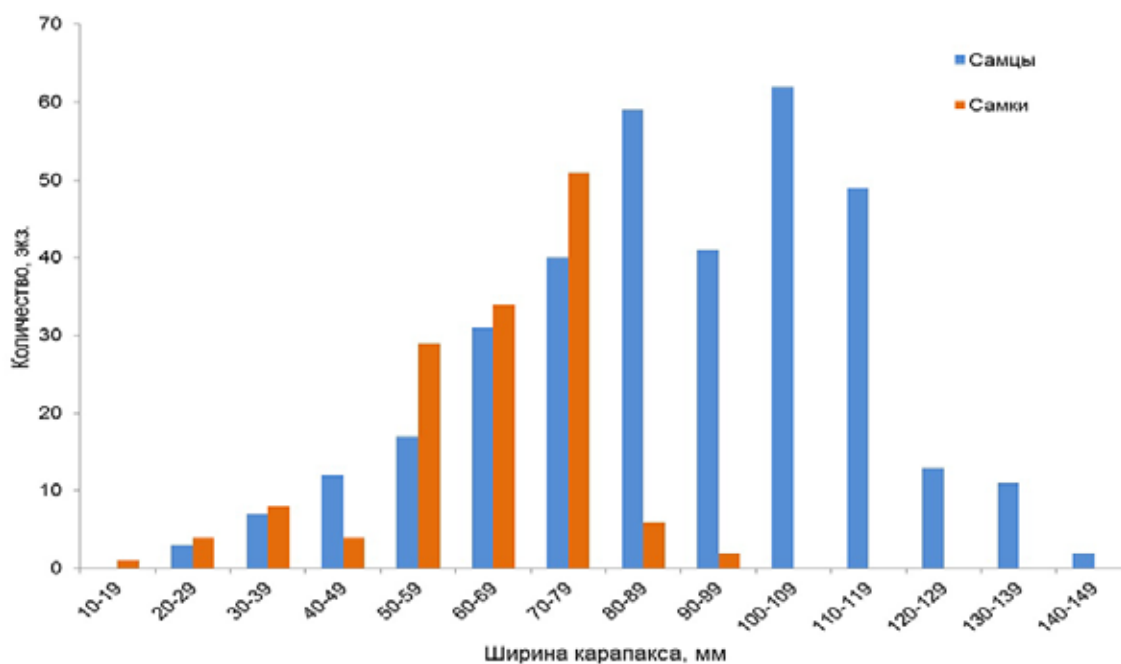


Рис. 2. Размерный состав самцов и самок краба-стригуна опилио, использованных для анализа питания

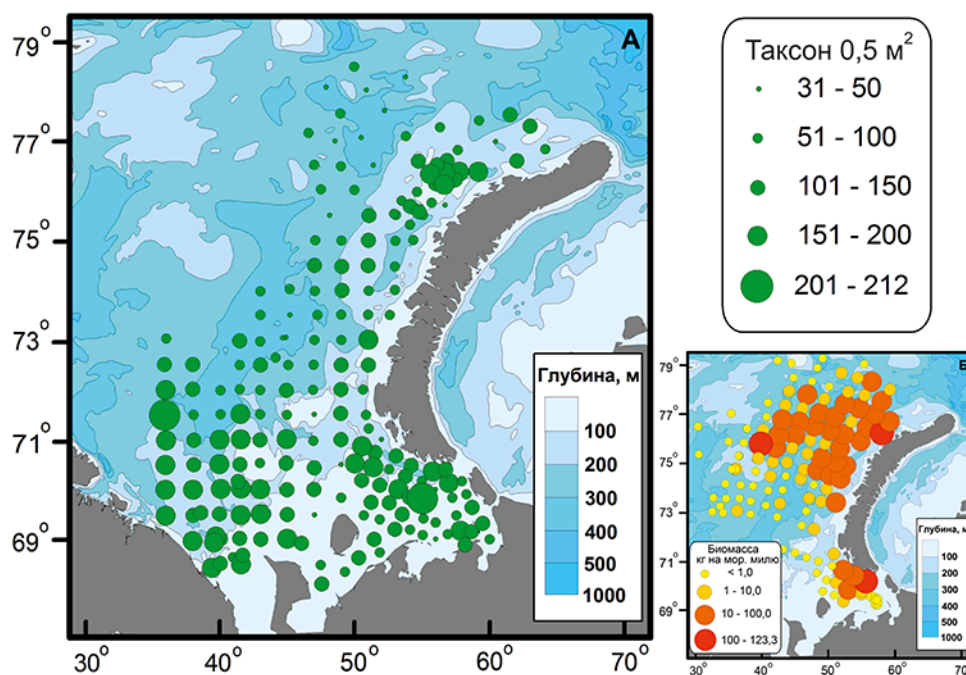


Рис. 3. Распределение видовой плотности макрозообентоса (таксон/0,5 м²) по данным 2003–2006 гг. (А) и биомасса краба стригуна-опилио (кг/миллиона траления) в 2017 г. (Б)

сонов, принадлежащих к 15 типам, 36 классам, 125 отрядам и 328 семействам морских донных беспозвоночных. Из 1309 таксонов 1018 определено до вида, что составляет 78% общего таксономического списка. Наибольшим количеством видов в исследованном районе представлены типы Arthropoda — 275 видов (27% от общего видового списка), Annelida — 247 (24%), Mollusca — 162 (16%) и Bryozoa — 159 видов (16%), соответственно. Суммарная доля представителей остальных типов животных не превышает 17% от общего видового списка.

Видовое богатство на станциях варьировало от 31 до 212 таксонов. В среднем по району видовая плотность составила 106 ± 3 таксонов/0,5 м². В пределах исследованной акватории повышенным уровнем разнообразия выделяются три района: северная часть Печорского моря в районе южной оконечности арх. Новая Земля, район п-ова Адмиралтейства и прибрежные воды Кольского п-ова.

Таксономическая структура макрозообентоса в районе распределения краба-стригуна опилио относительно однородна. По количеству видов на станциях доминируют черви, в основном представленные полихетами, моллюски

(в основном двусторчатые и брюхоногие) и ракообразные. В относительно мелководных районах, таких как Новоземельское мелководье, Печорское море и Мурманское мелководье, увеличивается доля мшанок и гидроидов, что связано с обилием твёрдых субстратов, необходимых для прикрепления и развития колоний.

Биомасса бентоса на станциях варьировала от 1,6 до 2569,2 г/м² и в среднем по исследованному району составила $192,7 \pm 19,4$ г/м², что для Баренцева моря оценивается как довольно высокий показатель. Области с высокими значениями общей биомассы бентоса — более 200 г/м² — отмечены у южной оконечности архипелага Новая Земля, на Новоземельском мелководье и на границе с Воронкой Белого моря (рис. 4). Область максимальной плотности поселений краба-стригуна опилио совпадает с районами высокой биомассы макробентоса. Это свидетельствует о том, что быстрый рост численности популяции краба поддерживается богатой кормовой базой, сосредоточенной в этих районах.

В районе Новоземельского мелководья основные скопления краба-стригуна опилио сосредоточены в области распространения донных

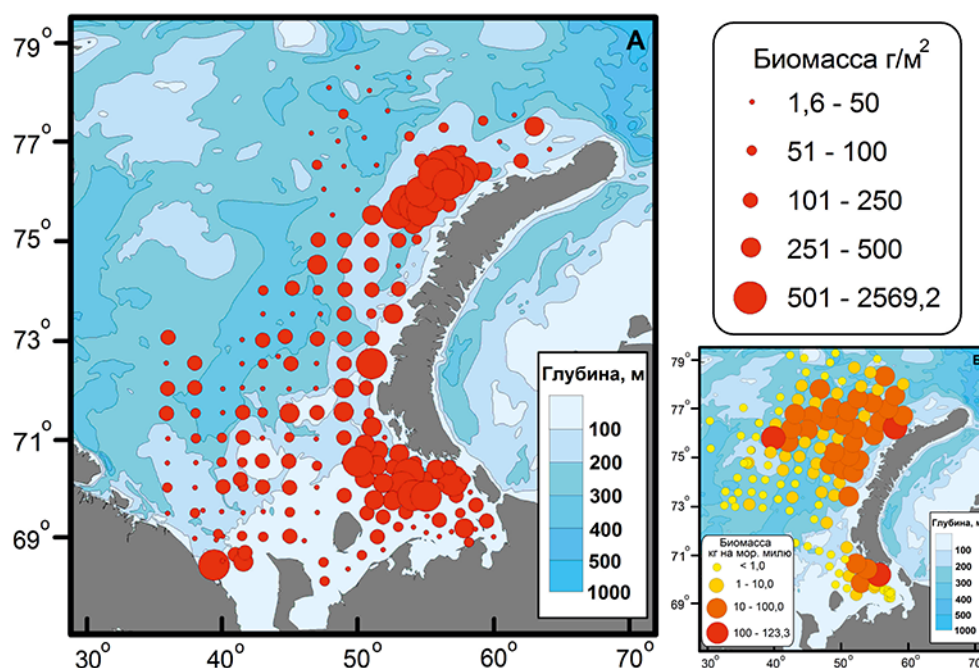


Рис. 4. Распределение биомассы ($\text{г}/\text{м}^2$) макрозообентоса по данным 2003–2006 гг. (А) и биомассы ($\text{кг}/\text{миллион траления}$) краба стригуна-опилио в 2017 г. (Б)

сообществ с доминированием двустворчатого моллюска *Macoma calcarea*, баянусов и голотурии *Psolus phantapus*. Скопления крабов у южной оконечности архипелага Новая Земля совпадают с расположением массовых поселений двустворчатых моллюсков *M. calcarea* и *Astarte borealis*. Район мыса Святой Нос характеризуется плотными поселениями мшанок и двустворчатого моллюска *Chlamys islandica*. В этом районе отсутствует краб-стригун опилио, но в массе обитает другой вселенец — камчатский краб.

Соотношение биомассы основных групп макрозообентоса в исследованном районе неоднородно. Основная её доля в юго-восточной части Баренцева моря и на относительно мелководных станциях Новоземельского мелководья сформирована двустворчатыми моллюсками. На глубоководных станциях в центральной части района преимущественно доминируют многощетинковые черви, среди которых преобладает седентарная полихета *S. tyricus*, образующая до 90% общей биомассы. В северной и восточной частях исследованного района в составе донного населения заметно увеличивается доля иглокожих. Станции с преобладанием ракообразных отмечены преимущественно

но на мелководных участках с глубинами менее 100 м, где основными биомассообразующими видами, в основном, являются усонogie раки *Balanus balanus* и *B. crenatus*.

Плотность поселения организмов макрозообентоса в восточной части Баренцева моря варьировала от 197 до 10676 экз/м², в среднем составив 2912 ± 141 экз/м². На северо-востоке моря область низкой плотности и минимальная численность (182 экз/м²) отмечены в районе впадины Альбанова (рис. 5). Постепенное увеличение плотности поселения до 6930 экз/м² происходит по мере уменьшения глубины в направлении к берегам архипелага Новая Земля. Таким образом, вдоль побережья образуется пояс повышенной плотности поселения организмов макрозообентоса. Наибольшая плотность поселения в северо-восточной части исследованного района отмечена для офиуры *Ophiura robusta* (до 2 тыс. экз/м²). Значительные показатели плотности поселения бентосных организмов характерны также для Мурманского и Канинского мелководий.

На юго-востоке рассматриваемого района пониженная плотность поселения бентоса была отмечена в устьевой части Печорской губы и к северо-западу от о-ва Колгуев, повы-

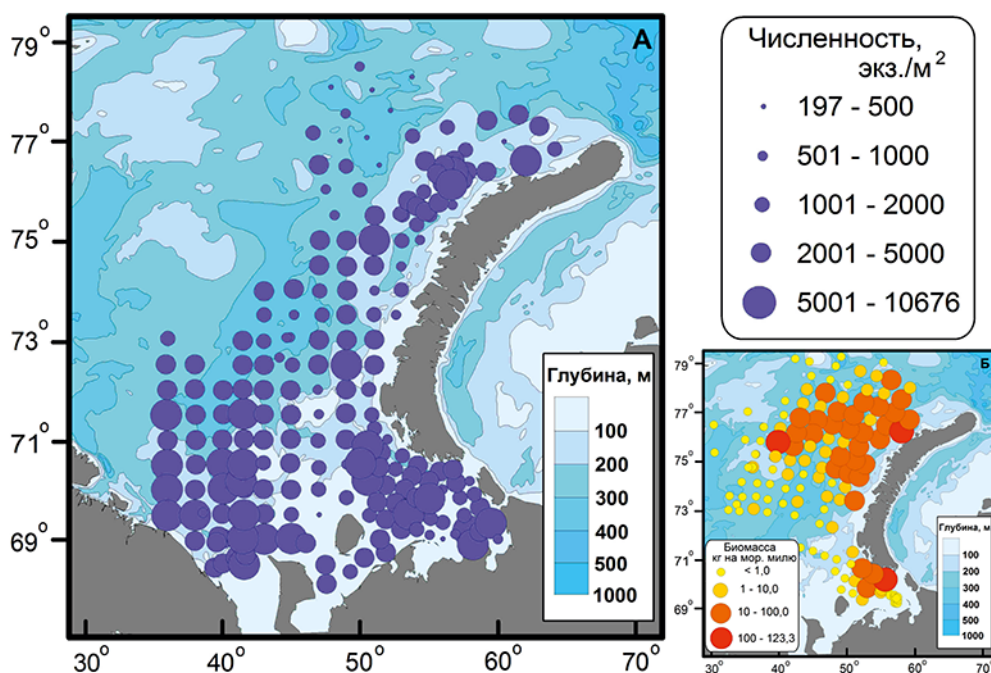


Рис. 5. Распределение плотности поселений (экз./м²) организмов макрозообентоса в 2003–2006 гг. (А) и биомасса (кг/миллион траления) краба стригуна-опилию в 2017 г. (Б)

шенная — на юго-восточных мелководьях Печорского моря. К востоку от Печорской губы зафиксирована максимальная (10676 экз./м²) плотность организмов макрозообентоса.

На большинстве станций рассматриваемого района по плотности поселения преобладают многощетинковые черви. К востоку от п-ова Канин отмечены станции с высокой плотностью поселений гидроидов, — в основном *Obelia longissima* и представителей семейства Sertulariidae. Для Новоземельского мелководья характерны станции с высокой плотностью поселения *O. robusta*, а во впадине Альбанова по численности доминируют двусторчатые моллюски семейств Thyasiridae и Arcidae.

Для выявления биоценозов, составляющих основу кормовой базы баренцевоморской популяции краба-стригуна опилию, было проведено картирование распределения сообществ макрозообентоса в восточной части Баренцева моря. Кластерный анализ позволил выделить в этом районе 11 основных сообществ, характеристики которых приведены в табл. 1, а распределение на рис. 6.

Помимо 11 основных, перечисленных в табл. 1 сообществ, был выделен ряд станций с оригинальным видовым составом, характе-

ризующимся доминированием таких видов, как *Chlamys islandica* (Ch), *Pelonaia corrugata* (Pc), *Brisaster fragilis* (Bf), *Dacrydium vitreum* (Dv), *Ctenodiscus crispatus* (Cc) и разнообразных мшанок Bryozoa (Bry). Наряду с широко распространенными в юго-восточной части моря биоценозами с доминированием *Galatowenia oculata* (Go) и *Serripes groenlandicus* (S) эти локальные сообщества в настоящее время не входят в область массового распространения краба-стригуна опилию.

Области высокой плотности краба-стригуна опилию в Южно-Новоземельском жёлобе и на Новоземельском мелководье совпадают с распределением сообществ с доминированием *M. calcarea* (Mc), *A. borealis* (Ab), *S. typicus* (St), *Clinocardium ciliatum* (C), *P. phantapus* (P) и усонюгих раков рода *Balanus* (B).

Сообщество с доминированием двусторчатого моллюска-детритофага *M. calcarea* занимает всю северную часть Новоземельской возвышенности, а в районе Южно-Новоземельского жёлоба отмечено у п-ова Гусиная Земля и о-ва Междушарский. Для этих районов характерны глинистые и илесто-песчаные грунты с примесью камней и глубины порядка 100–150 м. Сообщество *M. calcarea* характе-

Таблица 1. Параметры основных выделенных сообществ макрозообентоса в восточной части Баренцева моря*

Показатель	Сообщество										
	Ac	Bg	S	Sk	Mc	Ab	St	C	P	B	Go
Глубина, м	193,3±27,2 (112–335)	263,3±11,9 (238–294)	37,1±6,3 (10–37)	268,0±20,6 (212–303)	127,2±8,4 (86–213)	81,2±4,9 (8–132)	235,8±7,8 (126–366)	112,1±22,8 (18–240)	132,2±8,8 (117–147)	76,3±4,2 (52–107)	176±9,2 (143–200)
Общее кол-во таксонов	354	170	395	218	549	722	783	432	208	597	401
Видовая плотность, таксон/0,5 м ²	74,1±15,6 (31–157)	71,8±8,8 (41–90)	86,8±9,3 (34–154)	101,0±10,8 (85–133)	105,3±8,2 (38–160)	120,0±5,7 (42–200)	96,1±4,9 (35–212)	113,3±15,2 (34–188)	103,6±16,0 (74–129)	126,7±9,5 (51–164)	182,5±3,5 (173–193)
Биомасса, г/м ²	49,6±29,4 (1,6–281,7)	101,5±25,5 (31,8–187,6)	90,6±28,5 (4,6–385,8)	46,9±17,6 (14,6–85,2)	377,2±63,3 (13,1–896,3)	242,1±38,1 (5,3–1253,1)	97,2±9,4 (13,6–321,6)	148,7±13,8 (94,3–206,5)	637,1±101,5 (458,6–810,2)	531,0±183,9 (58,4–2569,2)	39,4±7,7 (16,7–59,6)
Плотность поселения, экз/м ²	1078±374 (204–3072)	1662±478 (346–2986)	2694±743 (272–2782)	2270±685 (1123–3896)	2392±285 (700–4700)	3227±305 (316–9292)	2828±252 (444–10162)	3719±725 (512–6204)	2684±362 (2276–3408)	3314±492 (773–6926)	5244±417 (3636–6384)
Доминанты по биомассе	<i>Astarte crenata</i>	<i>Bathyarca glacialis</i>	<i>Serripes groenlandicus</i>	<i>Polymastia grimaldii</i>	<i>Macoma calcaria</i>	<i>Astarte borealis</i>	<i>Spirochaetopterus typicus</i>	<i>Clinocardium ciliatum</i>	<i>Psolus phantapus</i>	<i>Balanus balanus</i>	<i>Brisaster fragilis</i>
Доминанты по численности	<i>A. crenata</i>	<i>Galathowenia oculata</i>	<i>G. oculata</i>	<i>Spiophanes kroeyeri</i>	<i>Ophiura robusta</i>	Nematoda	<i>S. typicus</i>	<i>G. oculata</i>	<i>Philomedes globosus</i>	<i>O. robusta</i>	<i>G. oculata</i>
Доминанты по продукции	<i>A. crenata</i>	<i>B. glacialis</i>	<i>S. groenlandicus</i>	<i>S. kroeyeri</i>	<i>M. calcaria</i>	<i>A. borealis</i>	<i>S. typicus</i>	<i>C. ciliatum</i>	<i>P. phantapus</i>	<i>B. balanus</i>	<i>G. oculata</i>
Индекс Шеннона (биомасса)	3,2±0,3	2,3±0,1	2,5±0,3	3,4±0,5	3,1±0,1	2,7±0,1	3,0±0,1	3,4±0,1	2,2±0,1	2,9±0,2	4,8±0,3
Индекс Шеннона (численность)	4,8±0,2	4,6±0,1	4,7±0,1	5,0±0,2	5,1±0,1	5,1±0,1	4,5±0,1	4,9±0,2	4,8±0,1	5,1±0,2	5,5±0,2

*Средние величины приведены со стандартной ошибкой, в скобках указан диапазон варьирования параметров.

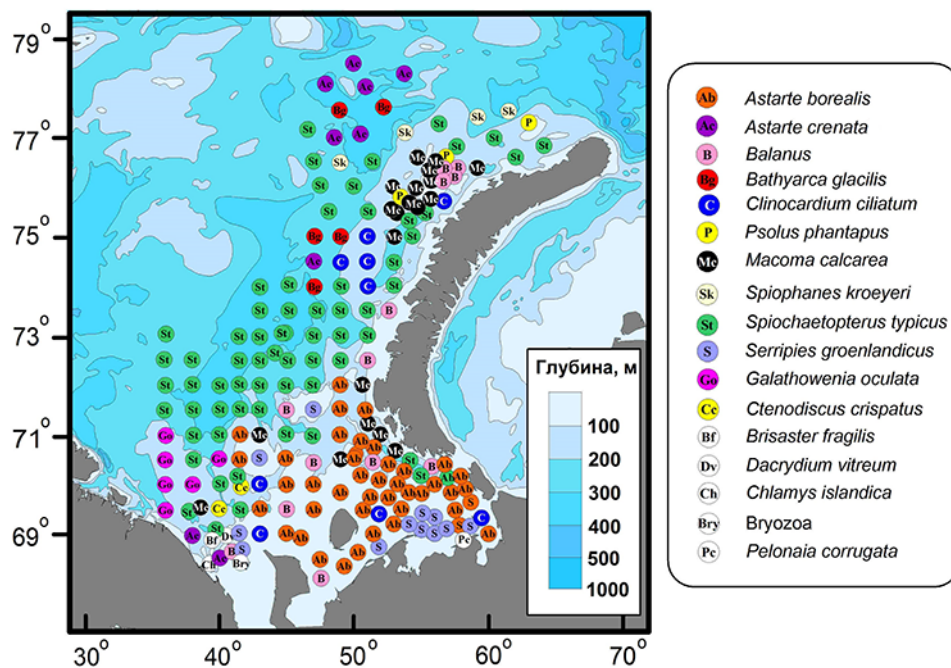


Рис. 6. Распределение сообществ макрозообентоса в восточной части Баренцева моря по данным 2003–2006 гг.

ризуется высокими показателями продуктивности и биоразнообразия. На долю *M. calcarea* приходится около половины валовой биомассы сообщества и около трети его суммарной продукции. Помимо *M. calcarea*, для сообщества характерны массовые поселения офиуры *O. robusta* и голотурии-сестонофага *P. phantapus*. Плотность поселения *O. robusta* на отдельных станциях может достигать 1,5 тыс. экз/м².

Сообщество с доминированием седентарной полихеты *S. typicus*, живущей в длинных хитиновых трубках, является одним из самых широко распространённых в Баренцевом море и в исследованном районе и охватывает практически все глубоководные участки дна. Оно занимает южные, западные и северные склоны Новоземельской возвышенности, распространено на склонах Новоземельского жёлоба и п-ова Адмиралтейства, а также отмечено на южных склонах возвышенности Кленовой. Как и в центральной части Баренцева моря, сообщество *S. typicus* формируется на средних глубинах (200–250 м) и мягких илстых и илесто-песчаных грунтах.

В юго-восточной части Баренцева моря самым широко распространённым является сообщество с доминированием двустворчатого моллюска *Astarte borealis*. Оно занимает практически всю центральную часть Печорского моря на глубинах 50–130 м с илесто-песчаными и смешанными грунтами. Биомасса и плотность поселений бентоса может превышать здесь 1 кг/м² и почти 10 тыс. экз/м², в среднем составляя порядка 400 г/м² и 4 тыс. экз/м² соответственно. В составе этого сообщества в качестве субдоминантов могут выступать такие широко распространённые массовые виды полихет как *S. typicus*, *Maldane sarsi* и *G. oculata*.

Станции, расположенные в южной части Новоземельского жёлоба, характеризуются массовыми поселениями крупного двустворчатого моллюска *C. ciliatum*. Несмотря на то, что этот моллюск широко распространён в пределах всей исследованной акватории, только в этом районе его количественные характеристики позволяют рассматривать его в качестве доминирующего вида одноимённого сообщества.

На глубинах менее 100 м на участках дна, изобилующих мелко- и крупнообломочным ка-

менистым материалом, формируется сообщество организмов-обрастателей, среди которых доминируют усоногие раки рода *Balanus*.

На Новоземельском мелководье на смешанных грунтах и глубинах порядка 100–200 м значительные биомассы может образовывать относительно крупная голотурия — сестонофаг *P. phantapus*. На отдельных станциях она выступает в качестве руководящего вида в составе донного населения.

Для оценки кормовой ценности бентоса рассматриваемого района для краба-стригуна опилио были использованы результаты таксономической обработки содержимого их желудков (табл. 2). Запас макрозообентоса в восточной части Баренцева моря (612 тыс. км²), оцененный методом изолиний, составил 92,1 млн. т, из которых 76,7 млн. т (83%) относятся к кормовым объектам краба-стригуна опилио. Биомасса потребляемых крабами беспозвоночных (кормового бентоса) в пределах исследованной акватории варьировала от 1,1 до 2281,1 г/м² и в среднем по району составила 164,1±17,3 г/м². В целом характер распределения биомассы кормовых объектов краба повторяет картину распределения макрозообентоса в целом. Доля кормового бентоса на станциях варьирует от 7,1 до 100% и в среднем составляет 84,7±1,3% (медиана — 91,5).

Представленные данные свидетельствуют о том, что как обилие, так и кормовая ценность баренцевоморского бентоса благоприятны для успешного развития и натурализации популяции вселенца.

Таксономический состав и встречаемость объектов питания. Таксономический состав пищи краба-стригуна опилио довольно обширен и включает в себя свободноживущих беспозвоночных 14 типов, 19 классов, 30 отрядов, 55 семейств и 137 таксонов, из которых 45 таксонов определены до видового ранга (табл. 2).

Помимо свободноживущих беспозвоночных, в желудках краба-стригуна опилио были встречены остатки водорослей, фрагменты органов, тканей и паразиты рыб, а также детрит и песок.

Анализ частоты встречаемости пищевых компонентов в питании самцов и самок краба-стригуна опилио показал, что наиболее часто

Таблица 2. Список таксонов свободноживущих беспозвоночных, обнаруженных в желудках краба-стригуна опилио в Баренцевом море в 2000–2014 гг.

Таксон	Таксон	Таксон
Foraminifera g. sp.	<i>Ampelisca macrocephala</i> Liljeborg, 1852	<i>Hiatella arctica</i> (L., 1767)
Hauerinidae g. sp.	<i>Haploops laevis</i> Hoek, 1882	<i>Hiatella</i> sp.
Porifera	<i>Ampelisca</i> sp.	<i>Bathyarca glacialis</i> (Gray, 1824)
Porifera g. sp.	<i>Byblis</i> sp.	<i>Bathyarca</i> sp.
Cnidaria	Gammaridae g. sp.	<i>Ciliatocardium ciliatum</i> (Fabricius, 1780)
Anthozoa g. sp.	Lysianassidae g. sp.	<i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr, 1786)
Actiniaria g. sp.	<i>Stegocephalus</i> sp.	Cardiidae g. sp.
Hydrozoa g. sp.	Cumacea g. sp.	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1791)
Nemertea	<i>Diastylis goodsiri</i> (Bell, 1855)	<i>Macoma</i> sp.
Nemertea g. sp.	<i>Diastylis</i> sp.	<i>Astarte borealis</i> (Schumacher, 1817)
Nematoda	<i>Eudorella</i> sp.	<i>Astarte crenata</i> (Gray, 1824)
Nematoda g. sp.	Decapoda g. sp.	<i>Astarte</i> sp.
Cephalorhyncha	<i>Sabinea septemcarinata</i> (Sabine, 1824)	<i>Mya</i> sp.
<i>Priapulus caudatus</i> Lam., 1816	<i>Sclerocrangon ferox</i> (Sars G.O., 1877)	<i>Nuculana pernula</i> (O.F. Müller, 1779)
Priapulidae g. sp.	<i>Sabinea</i> sp.	<i>Nuculana</i> sp.
Annelida	<i>Sclerocrangon</i> sp.	<i>Yoldia hyperborea</i> (Gould, 1841)
Polychaeta g. sp.	<i>Chionoecetes opilio</i> (O. Fabricius, 1788)	<i>Yoldiella intermedia</i> (Sars, 1865)
<i>Spiochaetopterus typicus</i> M Sars, 1856	<i>Hyas</i> sp.	<i>Yoldiella lenticula</i> (Møller, 1842)
<i>Maldane sarsi</i> Malmgren, 1865	<i>Pagurus pubescens</i> Krøyer, 1838	<i>Portlandia</i> sp.
Maldanidae g. sp.	<i>Pagurus</i> sp.	<i>Yoldiella</i> sp.
Orbiniidae g. sp.	<i>Pandalus borealis</i> Krøyer, 1838	<i>Ennucula tenuis</i> (Montagu, 1808)
Lumbrineridae g. sp.	<i>Pandalus</i> sp.	<i>Ennucula</i> sp.
<i>Lumbrineris</i> sp.	Euphausiidae g. sp.	Pectinidae g. sp.
<i>Aglaophamus</i> sp.	Isopoda g. sp.	<i>Similipecten greenlandicus</i> (G.B. Sowerby II, 1842)
Nephtyidae g. sp.	<i>Saduria sabini</i> (Krøyer, 1849)	Scaphopoda g. sp.
<i>Nephtys</i> sp.	<i>Saduria</i> sp.	<i>Antalis entalis</i> (L., 1758)
<i>Harmothoe</i> sp.	Mysidacea g. sp.	<i>Antalis</i> sp.
Polynoidae g. sp.	Ostracoda g. sp.	<i>Siphonodentalium lobatum</i> (G.B. Sowerby II, 1860)
<i>Galathowenia oculata</i> (Zachs, 1923)	Mollusca	Brachiopoda
<i>Myriochele heeri</i> Malmgren, 1867	Mollusca g. sp.	Brachiopoda g. sp.
<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844	Caudofoveata g. sp.	Bryozoa
<i>Myriochele</i> sp.	Solenogastres g. sp.	Bryozoa g. sp.
<i>Owenia</i> sp.	Gastropoda g. sp.	Echinodermata
Oweniidae g. sp.	<i>Moelleria costulata</i> (Møller, 1842)	Echinodermata g. sp.
<i>Chone</i> sp.	<i>Margarites</i> sp.	<i>Eupyrigus scaber</i> Lütken, 1857
<i>Ampharete borealis</i> (M. Sars, 1856)	Trochidae g. sp.	Echinoidea g. sp.
<i>Ampharete</i> sp.	<i>Scaphander punctostriatus</i> (Mighels & Adams, 1842)	<i>Strongylocentrotus</i> sp.
Ampharetidae g. sp.	<i>Cryptonatica affinis</i> (Gmelin, 1791)	Asteroidea g. sp.
<i>Melinna</i> sp.	<i>Euspira pallida</i> (Broderip & Sowerby, 1829)	Ophiuroidea g. sp.
Cirratulidae g. sp.	Naticidae g. sp.	<i>Ophiocten sericeum</i> (Forbes, 1852)
<i>Brada</i> sp.	<i>Frigidoalvania janmayeni</i> (Friele, 1878)	<i>Ophiura sarsii</i> Lütken, 1855
Flabelligeridae g. sp.	<i>Frigidoalvania</i> sp.	Ophiuridae g. sp.
<i>Cistenides hyperborea</i> Malmgren, 1866	<i>Marsenina glabra</i> (Couthouy, 1838)	Chordata
<i>Pectinaria</i> sp.	Mangelidae g. sp.	Tunicata g. sp.
Terebellidae g. sp.	Buccinidae g. sp.	Ascidacea g. sp.
Sipuncula	<i>Buccinum</i> sp.	<i>Cnemidocarpa rhizopus</i> (Redikorzev, 1907)
Sipunculidea g. sp.	<i>Neptunea</i> sp.	
Arthropoda	<i>Admete viridula</i> (Fabricius, 1780)	
Crustacea g. sp.	Bivalvia g. sp.	
<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunnerus, 1770)	<i>Montacuta spitzbergensis</i> Knipowitsch, 1901	
<i>Calanus</i> sp.		
Copepoda g. sp.		
Amphipoda g. sp.		

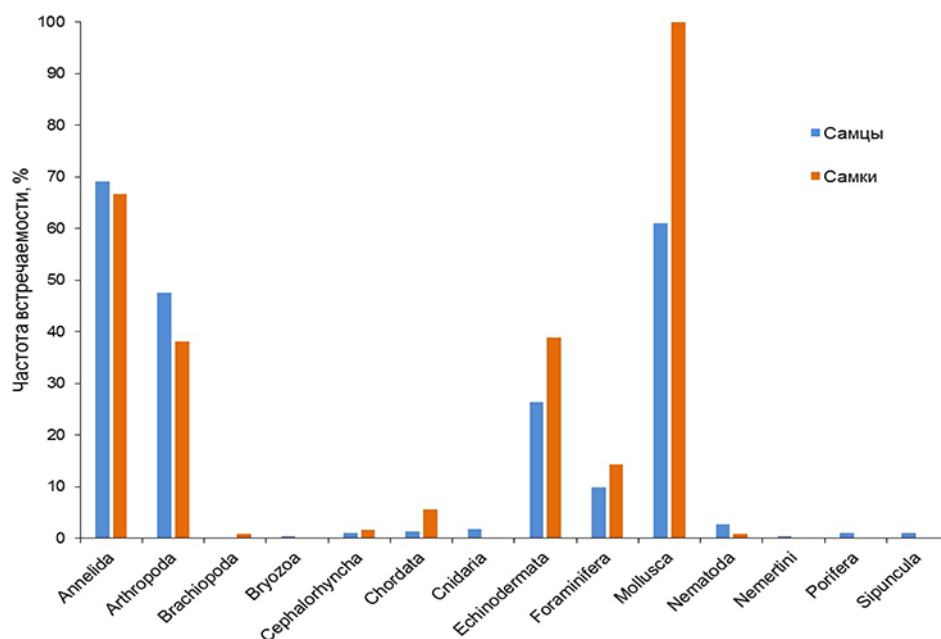


Рис. 7. Частота встречаемости представителей различных типов беспозвоночных в желудках самцов и самок баренцевоморского краба-стригуна опилио

в желудках присутствовали моллюски (у 61% самцов и у 100% самок), аннелиды (у 69% самцов и у 67% самок), членистоногие (48 и 38% соответственно) и иглокожие (26 и 39% соответственно) (рис. 7).

Среди моллюсков в желудках краба-стригуна опилио в основном присутствуют двустворчатые моллюски (у 41% самцов и у 71% самок), среди кольчатых червей — полихеты (у 69% самцов и у 67% самок), среди члени-

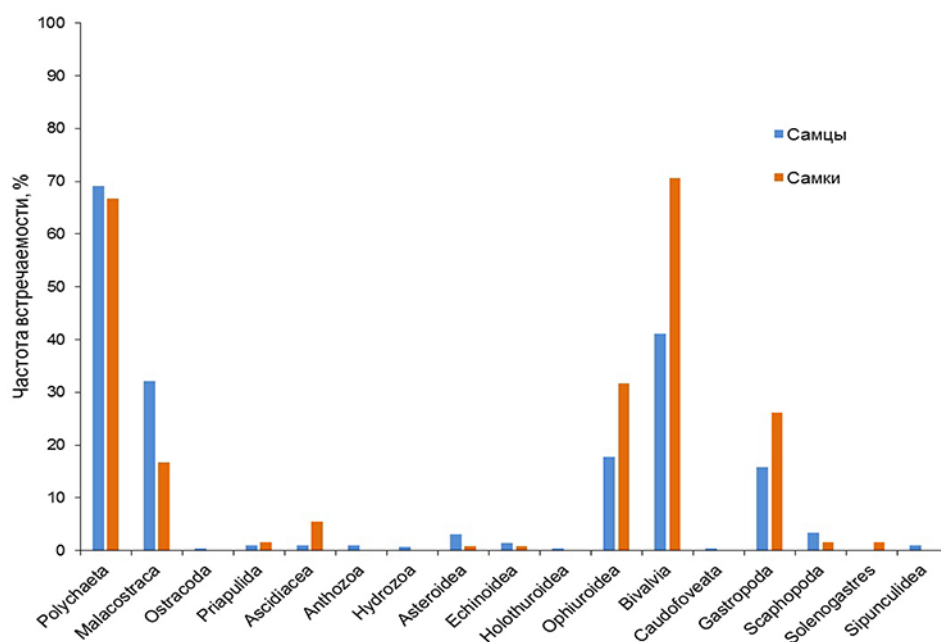


Рис. 8. Частота встречаемости представителей различных классов беспозвоночных в желудках самцов и самок баренцевоморского краба-стригуна опилио

стоногих — высшие ракообразные (32 и 17% соответственно) и среди иглокожих — офиуры (18 и 32% соответственно) (рис. 8). Из двустворчатых моллюсков наиболее обычными в питании краба являлись *Nuculana pernula*, *Ennucula tenuis*, *Yoldia hyperborea* и *Yoldiella* sp. Среди полихет чаще отмечались *S. typicus* и представители Terebellida (из родов *Mellina* и *Pectinaria*). Высшие ракообразные, в первую очередь, были представлены отрядом Decapoda (креветками *Sabinea septemcarinata*, *Sclerocrangon ferox* и *Pandalus borealis*, крабами *Chionoecetes opilio*, *Hyas araneus* и раком-отшельником *Pagurus rubescens*).

Масса пищевых объектов. Частота встречаемости того или иного объекта в желудке не всегда даёт полное представление о его роли в питании изучаемого вида. Весовой анализ компонентов содержимого желудков позволяет более полно охарактеризовать особенности питания различных категорий особей. Количественно-весовой анализ содержимого желудков разных категорий крабов показал, что интенсивность питания самок достоверно выше, чем самцов (табл. 3). Среднее значение ОИНЖ самок составляет $17,6 \pm 3,0\text{‰}$, тогда как у самцов — только $7,3 \pm 0,8\text{‰}$. При этом разница в средних размерах самцов и самок в данном случае не играет значения — даже если учитывать самцов и самок одного размерного диапазона, то средний ОИНЖ самцов увеличивается лишь до $7,6 \pm 1,1\text{‰}$.

Отмеченные различия статистически достоверны как для потребления пищи в целом (ОИНЖ), так и для большинства её компо-

нентов, за исключением ракообразных и полихет (ЧИНЖ) (табл. 3).

Анализ таксономического состава пищи (ЧИНЖ) показал, что самцы в основном питаются высшими ракообразными ($1,81 \pm 0,34\text{‰}$), полихетами ($1,63 \pm 0,21\text{‰}$) и рыбными остатками ($1,93 \pm 0,66\text{‰}$) (табл. 3 и 4). Однако активное потребление рыбных остатков (до 40% от общей потребленной пищи) характерно лишь для крупных самцов с размером карапакса более 90 мм. К второстепенным пищевым объектам могут быть отнесены двустворчатые моллюски ($0,69 \pm 0,14\text{‰}$), офиуры ($0,50 \pm 0,13\text{‰}$), гастроподы ($0,32 \pm 0,16\text{‰}$) и морские звезды ($0,30 \pm 0,17\text{‰}$). В качестве случайных пищевых объектов рассматриваются лопатоногие и желобобрюхие моллюски, приапулиды, сипункулиды, асцидии, голотурии, остракоды, антозои, гидроиды, губки, нематоды и фораминиферы ($0,001-0,1\text{‰}$).

Основной пищей самок краба-стригуна опилио служат двустворчатые моллюски ($5,74 \pm 1,38\text{‰}$), полихеты ($4,42 \pm 1,05\text{‰}$), офиуры ($3,76 \pm 1,56\text{‰}$) и высшие ракообразные ($1,74 \pm 0,63\text{‰}$). К второстепенной пище относятся асцидии ($0,69 \pm 0,40\text{‰}$) и гастроподы ($0,30 \pm 0,12\text{‰}$). К случайной пище самок относятся приапулиды, лопатоногие и желобобрюхие моллюски, морские звезды, ежи и фораминиферы ($0,002-0,1\text{‰}$). Интенсивность потребления (ЧИНЖ) двустворчатых моллюсков, офиур и полихет достоверно выше у самок чем у самцов.

Частный индекс наполнения желудков бентосом продемонстрировал достовер-

Таблица 3. Средний индекс наполнения желудка и достоверность его различия у самцов и самок краба-стригуна опилио по данным двухвыборочного t-теста с различными дисперсиями

Пищевая группа	ИНЖ самцов, ‰	ИНЖ самок, ‰	F _{факт.}	F _{крит.}	p-value
Вся пища	$7,30 \pm 0,79$	$17,64 \pm 2,96$	3,38	1,98	0,0009
Рыба	$1,93 \pm 0,66$	$0,51 \pm 0,20$	2,05	1,97	0,041
Весь бентос	$6,70 \pm 0,67$	$18,96 \pm 3,23$	3,72	1,98	0,00029
Annelida	$1,63 \pm 0,21$	$4,42 \pm 1,05$	2,62	1,98	0,0099
Arthropoda	$2,13 \pm 0,38$	$3,53 \pm 0,94$	1,38	1,97	0,17
Echinodermata	$0,83 \pm 0,22$	$3,82 \pm 1,56$	1,90	1,98	0,060
Mollusca	$1,02 \pm 0,22$	$6,06 \pm 1,39$	3,59	1,98	0,00047

Таблица 4. Частный индекс наполнения желудка и достоверность его различия на уровне классов жертв у самцов и самок краба-стригуна опилио по данным двухвыборочного t-теста с различными дисперсиями

Класс	ЧИНЖ самцов, ‰	ЧИНЖ самок, ‰	F _{факт.}	F _{крит.}	p-value
Ascidacea	0,03±0,02	0,69±0,40	1,65	1,98	0,101
Asteroidea	0,30±0,17	0,03±0,03	1,54	1,97	0,125
Bivalvia	0,69±0,14	5,74±1,38	3,63	1,98	0,0004
Gastropoda	0,32±0,16	0,30±0,12	0,10	1,97	0,92
Malacostraca	1,81±0,34	1,74±0,63	0,09	1,97	0,93
Ophiuroidea	0,50±0,13	3,76±1,56	2,08	1,98	0,04
Polychaeta	1,63±0,21	4,42±1,05	2,62	1,98	0,01
Scaphopoda	0,02±0,01	0,02±0,02	0,44	1,98	0,66

ную связь с шириной карапакса как у самцов ($F_{\text{факт}} (2,16) > F_{\text{крит}} (1,79)$, $p\text{-value} = 0,014$), так и у самок ($F_{\text{факт}} (2,73) > F_{\text{крит}} (2,09)$, $p\text{-value} = 0,011$) (табл. 5). Индекс наполнения желудков самцов в целом уменьшается по мере роста крабов, что отражает снижение физиологических потребностей. У самок картина менее однозначная и требует, вероятно, большего количества проб.

Сравнение значений ОИНЖ не выявило достоверных различий при изменении глубины отбора проб, как у самок, так и самцов. Также не было выявлено достоверных отличий изме-

нения ЧИНЖ по бентосу с глубиной у особей обоих полов.

Касаясь пространственного распределения средних величин ЧИНЖ бентосом, предварительно можно отметить, что более высокие его значения отмечаются на склонах подводных возвышенностей (рис. 9).

Полученные данные по питанию краба-стригуна опилио в Баренцевом море в целом позволяют сделать вывод о том, что его питание не имеет принципиальных отличий от питания представителей этого вида в дальневосточных морях. Как и в нативной части ареала,

Таблица 5. Частный индекс наполнения желудков бентосом в зависимости от размеров самцов и самок краба-стригуна опилио

Ширина карапакса, мм	ЧИНЖ самцов, ‰	ЧИНЖ самок, ‰
20–29	20,81±15,95	6,22±3,54
30–39	17,71±5,84	16,26±5,78
40–49	10,96±3,52	14,57±9,51
50–59	15,01±8,01	44,29±13,04
60–69	7,42±2,17	17,72±3,97
70–79	7,48±3,34	9,61±2,45
80–89	4,31±0,78	4,06±1,48
90–99	8,57±2,34	7,76±5,68
100–109	4,31±0,76	
110–119	6,02±1,33	
120–129	3,41±1,54	
130–139	5,14±1,87	
140–149	1,22±0,96	

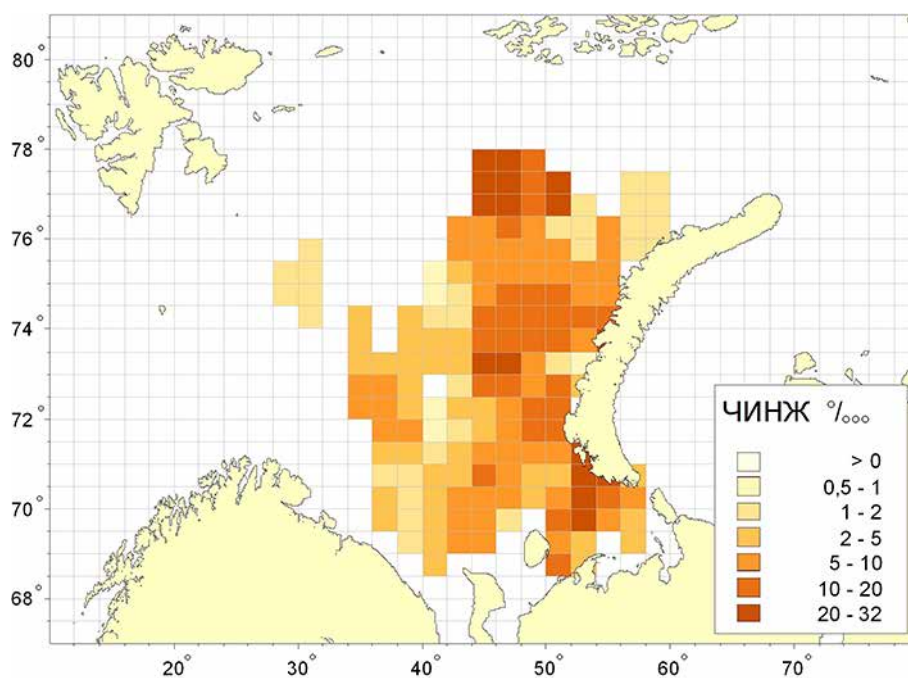


Рис. 9. Среднегодовое распределение ЧИИЖ бентосом краба-стригуна опилио в Баренцевом море

в Баренцевом море крабы питаются в основном наиболее массовыми и доступными группами бентоса. Подобное явление было отмечено и для Дальнего Востока [Тарвердиева, 2001; Надточий и др., 2001; Чучукало и др., 2011].

Средние общие индексы наполнения желудков баренцевоморских крабов-стригунов опилио также схожи с дальневосточными популяциями. Так, М.И. Тарвердиева [1981, 2001] приводит для Берингова моря значения ОИИЖ для молодежи — 28,0 и 25,7‰, для взрослых крабов — 7,5‰ и для промысловых самцов — 6,9‰.

В то же время, питание крабов в Баренцевом море имеет одну особенность по сравнению с Дальним Востоком. Интенсивность питания самок баренцевоморского краба-стригуна опилио достоверно выше (примерно в два раза), чем интенсивность питания самцов. Логичного объяснения этому факту нам пока найти не удалось. Является ли это анатомо-физиологической особенностью баренцевоморских самок, или это вызвано условиями существования в новых условиях — предстоит ещё разобраться.

При сравнении данных по питанию новых для Баренцева моря крабов — камчатского

и стригуна — отмечены сходные средние значения индекса наполнения желудка — больше 10‰ для особей с шириной карапакса до 100 мм [Манушин, 2003]. Существенным отличием краба-стригуна опилио является то, что отдельные его особи могут иметь индекс 100‰ и более, что никогда не было зарегистрировано для камчатского краба. Качественный состав пищи в желудках обоих видов несколько отличается — у камчатского преобладают двустворчатые моллюски, офиуры, звёзды и ракообразные, у стригуна — двустворчатые моллюски, полихеты, ракообразные и офиуры.

Потребление пищи крабом-стригуном опилио. Обычно количественная оценка потребления пищи промысловыми крабами оценивается либо по результатам обработки данных суточных траловых станций, либо экспериментального кормления, либо путём составления балансовых уравнений энергетического обмена [Суценья, 1975]. Однако, для краба-стригуна опилио Баренцева моря суточные станции не проводились. Литературные данные, касающиеся питания этого вида крабов немногочисленны и относятся в основном к спектру питания [Тарвердиева, 1981; Squires, Dawe, 2003].

Попытки оценить суточный рацион дальневосточных особей краба-стригуна опилио [Надточий и др., 2001; Чучукало и др., 2011; Чучукало и др., 2012] показали значения от 1,4 до 5,5% массы тела. Эти данные, однако, весьма приблизительны, т. к. в первых двух исследованиях материал собирался в разных местах с широким диапазоном глубин, так что они отражают скорее не динамику во времени, а изменения в кормовой ценности различных акваторий. В третьем исследовании не приводятся данных по суточной ритмике питания, но одним предложением констатируется суточный рацион в 2,4% от массы тела. Между тем, хорошо известно, что уровень потребления пищи у эктотермных животных зависит как от массы тела, так и от температуры окружающей среды. Впрочем, сами авторы этих исследований признают ориентировочность полученных ими величин.

Из-за сложной размерно-половой структуры, больших различий в возрасте наступления половой зрелости, темпах роста и количестве линек в продолжении жизни одной генерации вместе с нашими крайне скудными сведениями о биологических параметрах баренцевоморской популяции краба-стригуна опилио, в настоящее время нет возможности составить удовлетворительные балансовые уравнения энергетического обмена. Вместе с тем, при таком положении дел, но исходя из важности оценки хотя бы минимального потребления пищи крабом-стригуном опилио, возможно использовать вид-аналог, для которого известен уровень суточного потребления в зависимости от массы тела, и экстраполировать его характеристики на суточное потребление краба-стригуна опилио [Сущенко, 1975].

В настоящем исследовании для получения величины суточного рациона стригуна были использованы параметры уравнения по баренцевоморскому камчатскому крабу, более изученному в отношении трофической активности [Манушин, 2003]. Допуская, что пищевые потребности особей этих двух видов одинакового веса примерно равны, можно использовать уравнение зависимости суточного рациона камчатского краба от массы особи и температуры окружающей среды [Сущенко, 1975]. Единственной модификацией этого степенно-

го уравнения стало приведение температурной шкалы к особенностям существования краба-стригуна опилио — за ноль была принята температура минус 2 °С.

Полученное уравнение выглядит следующим образом (2):

$$P = 0,05 \times W^{-0,16} \times T^{1,65}, \quad (2)$$

где P — суточный рацион, % от массы тела; W — масса краба, г; T — модифицированная температура среды, $(t+2)$, °С.

Индекс численности краба-стригуна опилио рассчитывается ежегодно на основе данных экосистемной съёмки. Средний вес особи является отношением общей массы пойманных крабов к их общему количеству за каждый год. Средняя температура, при которой обитают крабы этого вида в Баренцевом море, была принята за 0 °С, исходя из того, что большая часть популяции в течение всего времени живёт в диапазоне температур от примерно –2 до +2. Среднемноголетняя доля бентоса в пищевом комке составила $0,91 \pm 0,01\%$. Величины примерного минимального потребления пищи крабом-стригуном опилио, полученные на основе перечисленных исходных данных, приведены в табл. 6.

Так же, как и для камчатского краба, для краба-стригуна опилио было принято, что при питании бентосом почти половина массы захваченной им пищи теряется и не попадает в желудок. Таким образом, фактическое изъятие бентоса в 2 раза превышает биомассу, съеденную крабом для удовлетворения своих потребностей.

В последние годы расчётная минимальная биомасса бентоса, уничтоженного баренцевоморской популяцией краба-стригуна опилио, ежегодно составляла до 30 тыс. т.

Реальные потери биомассы бентоса от потребления всей популяцией краба-стригуна опилио в Баренцевом море, конечно, больше. Одна из причин этого заключается в том, что мелкие крабы в силу своей низкой улавливаемости учётным орудием лова, не учитываются в съёмках. Другой причиной занижения биомассы потребляемого бентоса заключается в высокой неопределённости оценок численности учитываемых размерных групп краба. Кроме того, оценка потребления пищи исходя

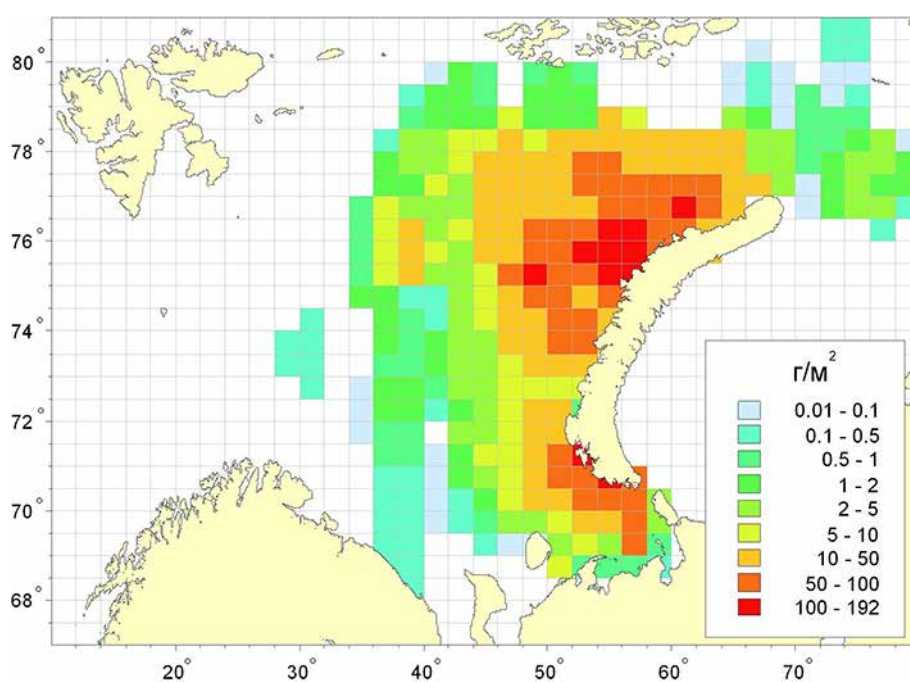
Таблица 6. Параметры популяции краба-стригуна опилио Баренцева моря по данным экосистемных съёмок и оценка минимального изъятия им бентоса в 2005–2017 гг.

Год	Численность, млн. экз.	Средний вес краба, г	Масса потреблённой пищи, г/(особь × год)	Биомасса потреблённой пищи, т/год	Изъятие бентоса, т/год	Плотность краба, экз/м ²	Изъятие бентоса, г/(год × м ²)
2005	2,5	255	60	153	278	0,00006	0,0060
2006	6,5	147	38	247	450	0,00013	0,0088
2007	8,6	139	36	312	567	0,00013	0,0083
2008	45,3	104	28	1284	2338	0,00049	0,0245
2009	36,9	132	35	1278	2326	0,00026	0,0152
2010	104,3	50	15	1597	2907	0,00031	0,0098
2011	307,1	25	9	2627	4782	0,00420	0,0566
2012	436,5	32	11	4596	8364	0,01295	0,2574
2013	826,1	59	18	14539	26462	0,00865	0,2709
2014	727,7	51	16	11331	20623	0,00236	0,0914
2015	704,6	89	25	17515	31877	0,00228	0,0762
2016	240,7	63	19	4477	8149	0,00110	0,0411
2017	680,2	55	17	11315	20594	0,00688	0,2310

из средней массы особи (рассчитанной по всей популяции, без учёта фактической размерной структуры) тоже вносит существенную ошибку в полученные результаты.

В последние годы произошло увеличение потребления бентоса крабом-стригуном опи-

лио, что значительно усилило пресс этого хищника на отдельные районы Баренцева моря. Такое усиление прямо зависит от увеличения плотности *S. orilio*. По самой приблизительной оценке, изъятие бентоса крабом-стригуном опилио в Баренцевом море в настоящее время по срав-


Рис. 10. Кумулятивное потребление бентоса крабом стригуном за 2005–2017 гг., г/м²

нению с 2005 г. увеличилось как минимум в 70 раз (см. табл. 6). Наиболее сильное воздействие на донные биоценозы краб-стригун опилио оказывает на северо-востоке Баренцева моря и у южной оконечности архипелага Новая Земля (рис. 10).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Области массового распространения краба-стригуна опилио в Баренцевом море совпадают с районами наиболее обильной и разнообразной бентосной фауны, что обеспечивает богатую кормовую базу как для молоди, так и для взрослой части популяции. Биотопы, наиболее плотно заселённые молодью краба, преимущественно совпадают с областью распространения сообществ с доминированием двустворчатых моллюсков *M. calcarea* и *A. borealis*; более глубоководные области обитания преимущественно взрослых крабов совпадают с широко распространённым сообществом полихеты *S. tyricus*.

Запас макрозообентоса в восточной части Баренцева моря оценен на уровне 92,1 млн. т, из которых 76,7 млн. т являются потенциальной кормовой базой для краба-стригуна опилио. По приблизительной оценке, в настоящее время краб выедает ежегодно не менее 30 тыс. т кормового бентоса, что составляет 0,1–0,2% от общей биомассы макрозообентоса исследованного района. Даже с учётом некоторой недооценки уровня потребления бентоса популяцией в целом, эта величина может быть оценена как весьма незначительная.

Вместе с тем, учитывая крайне неравномерное распределение плотности поселения крабов и уровня потребления ими бентоса в пределах современного ареала, в местах их наиболее плотных скоплений на Новоземельском мелководье и у юго-западной оконечности архипелага Новая Земля следует ожидать более сильного трофического пресса локальных поселений краба-стригуна на местные донные сообщества.

Полученные результаты свидетельствуют о достаточно широком спектре питания краба-стригуна опилио в Баренцевом море. Спектр пищевых объектов включает представителей практически всех основных групп баренцевоморского бентоса. Как и в нативной части

ареала, в Баренцевом море крабы питаются в основном наиболее массовыми и доступными донными организмами.

Выявлена разница в питании самок и самцов, молоди и взрослых особей. Промысловые самцы и самки различаются по основным объектам питания, а промысловые самцы и непромысловые самцы — по второстепенным. Данный факт напрямую связан с раздельным обитанием данных групп. Молодь и самки предпочитает мелководные районы, такие как Новоземельская банка, где преобладают сообщества с доминированием двустворчатых моллюсков (*M. calcarea*, *A. borealis*, *A. crenata*, *S. ciliatum*), самцы же обитают глубже на склонах и во впадинах, где на илистых грунтах наиболее доступной пищей являются полихеты и ракообразные.

Увеличение доли рыбы в питании краба-стригуна опилио отмечается лишь у самцов с размером карапакса более 90 мм. Потребление рыбы в питании краба носит случайный характер, а высокий процент потребления её крупными самцами объясняется более высокой мобильностью взрослых особей.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В.Л. 1980. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука. 142 с.
- Баканев С.В. 2015. Расселение и оценка возможного ареала краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) в Баренцевом море // Принципы экологии. Т. 4. № 3. С. 27–39.
- Баканев С.В. 2017. Перспективы промысла краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Баренцевом море // Вопросы рыболовства. Т. 18. № 3. С. 286–303.
- Кун М.С., Микулич Л.В. 1954. Состав пищи дальневосточных промысловых крабов в летний период // Известия ТИНРО. Т. 41. С. 21–42.
- Манушин И.Е. 2003. Характеристика потребления пищи камчатским крабом в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. 2-е изд., перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 189–202.
- Манушин И.Е. 2008. Средняя масса особи как показатель скорости оборота вещества в популяциях водных эктотермных животных // Мат. X науч. семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». СПб.: КопиСервис. С. 29–34.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.

- Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. 2001. Питание краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря в осенний период // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 432–435.
- Низяев С.А., Федосеев В.Я. 1994. Причины редукции численности поколения краба и их отражение в его репродуктивной стратегии // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск: Кн. изд-во. С. 57–67.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Абрамова Е.В., Крутченко А.А. 2006. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 114 с.
- Носова Т.Б. 2016. Питание краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в Карском море в летний период 2014 г. // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Сб. мат. Всерос. науч. — практ. конф. с междунар. участием к 145-летию Севастоп. биол. ст. Т. 1. Севастополь, 19.09–24.09.2016 г. Севастополь: ЭКОСИ-Ги�рофизика. С. 227–230.
- Павлов В.А. 2007. Питание краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) в Баренцевом море // Труды ВНИРО. Т. 147. С. 99–107.
- Захаров Д.В., Стрелкова Н.А., Любин П.А., Манушин И.Е. 2016. Сообщества макрозообентоса в области распределения краба-стригуна опилио в Баренцевом и Карском морях. Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 59–73.
- Суценья Л.М. 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника. 208 с.
- Танковская (Носова) Т.Б., Павлов В.А. 2014. Питание краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в восточной части Баренцева моря // Проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса на современном этапе. Тез. докл. I междунар. конф. мол. учёных ПИНРО. Мурманск, 22.10–24.10.2014 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 144–146.
- Тарвердиева М.И. 1981. О питании крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и *Chionoecetes bairdi* в Беринговом море // Зоологический журнал. Т. 60, вып. 7. С. 991–997.
- Тарвердиева М.И. 2001. Питание промысловых видов крабов, обитающих на шельфах дальневосточных морей // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 148–156.
- Чучукало В.И., Надточий В.А., Борилко О.Ю., Корнейчук И.А., Нурденко С.А., Долганова А.С. 2012. Суточный пищевой рацион и некоторые черты биологии краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* в весенний период // Известия ТИНРО. Т. 171. С. 226–232.
- Чучукало В.И., Надточий В.А., Кобликов В.Н., Борилко О.Ю. 2011 а. Питание и некоторые черты экологии массовых промысловых видов крабов в водах северо-западной части Японского моря в ранневесенний период // Известия ТИНРО. Т. 166. С. 123–137.
- Чучукало В.И., Надточий В.А., Федотов П.А., Безруков Р.Г. 2011 б. Питание и некоторые черты биологии краба-стригуна опилио (*Chionoecetes opilio*) в Чукотском море // Известия ТИНРО. Т. 167. С. 197–206.
- Brêthes J. — C.F., Desrosiers G., Coulombe F. 1982. Food of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from the southwestern part of the Gulf of St. Lawrence (Chaleur Bay area) // Alaska Sea Grant Report 82–10. P. 319–335.
- Czeckanowski J. 1909. Zur differencial Diagnose der neandertalgruppe Korespbl // Dtsch. Ges. Antropol. Bd. 40. P. 44–47.
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. Vol. 27. P. 379–423.
- Squires H.J. 1990. Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. Ottawa. № 221. 532 p.
- Squires H.J., Dawe E.G. 2003. Stomach contents of Snow Crab (*Chionoecetes opilio*, Decapoda, Brachyura) from the Northeast Newfoundland Shelf // J. of Northwest Atlantic Fishery Science. V. 32. P. 27–38.
- World Register of Marine Species (WoRMS). Accessible via: <http://www.marinespecies.org/index.php>. 10.02.2018.

Поступила в редакцию 20.06.2018 г.
Принята после рецензии 29.06.2018 г.

Commercial species and their biology

Diet of the snow crab in the Barents Sea and macrozoobenthic communities in the area of its distribution

D.V. Zakharov, I.E. Manushin, N.A. Strelkova, V.A. Pavlov, T.B. Nosova

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (FSBSI «PINRO»),
Murmansk

In recent decades the snow crab (*Chionoecetes opilio*) has been spreading in the eastern part of the Barents Sea and the adjacent areas of the Kara Sea. Hydrological conditions for most of the Barents Sea are very close to optimum for the snow crab, there are large areas of suitable habitat and abundant sources of food. Therefore, better understanding of trophic interactions between the snow crab and native benthic fauna is important to assess any potential impacts on the ecosystem and to enable the rational management of fisheries resources in the eastern Barents Sea. This paper investigates the snow crab diet and its feeding intensity in the Barents Sea. Data shows that the snow crab has very wide ration that includes almost all kinds of benthic invertebrates in the Barents Sea. There is a difference in the diet of females and males, juveniles and adults. Juveniles and females prefer shallow areas with communities of bivalve mollusks, males live deeper on slopes and depressions where polychaetes and crustaceans are the most abundant group. Stomach contents are analyzed to determine the species composition and the frequency of occurrence for various benthic taxa. Consumption of food was estimated and compared with data from the Russian seas of Pacific region. Total annual grazing of macrozoobenthos by the snow crab is calculated for its current distribution in the Barents Sea. Snow crab consumes at least 30 thousand tons of benthos annually, which amounts to 0.1–0.2% of the total macrozoobenthos biomass of the investigated area. Population of the snow crab provides the largest impact on the benthic communities in the north-eastern part of the Barents Sea and near the south side of the Novaya Zemlya Archipelago.

Keywords: snow crab *Chionoecetes opilio*, Barents Sea, distribution, feeding, consumption, macrozoobenthos, species composition, communities, invasion.

REFERENCES

- Andreev V.L.* 1980. Klassifikatsionnye postroeniya v ehkologii i sistematike [Classification in ecology and taxonomy]. M.: Nauka. 142 s.
- Bakanev S.V.* 2015. Rasselenie i otsenka vozmozhnogo areala kraba-striguna (*Chionoecetes opilio*) v Barentsevom more [Dispersion and assessment of possible distribution of snow crab *opilio* (*Chionoecetes opilio*) in the Barents Sea] // Printsipy ehkologii. T. 4. № 3. S. 27–39.
- Bakanev S.V.* 2017. Perspektivy promysla kraba-striguna *Chionoecetes opilio* v Barentsevom more [Prospects snow crab *Chionoecetes opilio* fishery in the Barents Sea] // Voprosy rybolovstva. T. 18. № 3. S. 286–303.
- Kun M.S., Mikulich L.V.* 1954. Sostav pishchi Dal'nevostochnykh promyslovykh krabov v letnij period [Food composition of Far Eastern commercial crabs at summer] // Izvestiya TINRO. T. 41. S. 21–42.
- Manushin I.E.* 2003. Kharakteristika potrebleniya pishchi kamchatskim krabom v Barentsevom more [Characteristics of food consumption by red king crab in the Barents Sea] // Kamchatskij krab v Barentsevom more. 2-e izd., pererab. i dop. Murmansk: Izd-vo PINRO. S. 189–202.

- Manushin I.E.* 2008. Srednyaya massa osobi kak pokazatel' skorosti oborota veshchestva v populyatsiyakh vodnykh ehktotermnykh zhivotnykh [The average mass of an individual as an indicator of the speed of matter turnover in populations of aquatic ectothermic animals] // *Mat. X nauch. seminar «Chteniya pamyati K.M. Deryugina»*. SPb.: KopiServis. S. 29–34.
- Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otosheniy ryb v estestvennykh usloviyakh* [Methodical manual on the study of nutrition and food relations of fish in vivo]. 1974. M.: Nauka. 254 s.
- Nadtochij V.A., Chuchukalo V.I., Koblikov V.N.* 2001. Pitanie kraba-striguna *Chionoecetes opilio* v Anadyrskom zalive Beringova morya v osennij period [On the feeding of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the Anadyr Bay in the Bering sea] // *Izvestiya TINRO*. T. 128. S. 432–435.
- Nizyaev S.A., Fedoseev V. Ya.* 1994. Prichiny reduksii chislennosti pokoleniya kraba i ikh otrazhenie v ego reproduktivnoj strategii [The reasons for the reduction in the number of crab generation and their reflection in its reproductive strategy] // *Rybokhozyajstvennye issledovaniya v Sakhalino-Kuril'skom rajone i sopredel'nykh akvatoriyakh*. Yuzhno-Sakhalinsk: Kn. izd-vo. S. 57–67.
- Nizyaev S.A., Bukin S.D., Klitin A.K., Perveeva E.R., Abramova E.V., Krutchenko A.A.* 2006. Posobie po izucheniyu promyslovykh rakoobraznykh dal'nevostochnykh morej Rossii [The manual for the study of commercial crustaceans of the Far Eastern seas of Russia]. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO. 114 s.
- Nosova T.B.* 2016. Pitanie kraba-striguna *opilio Chionoecetes opilio* v Karskom more v letnij period 2014 g. [Feeding of snow crab *Chionoecetes opilio* in the Kara Sea at summer 2014] // *Morskije biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy*. Sb. mat. Vseros. nauch. — prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem k 145-letiyu Sevastop. biol. st. T. 1. Sevastopol', 19.09–24.09.2016 g. Sevastopol': EHKOSI-Gidrofizika. S. 227–230.
- Pavlov V.A.* 2007. Pitanie kraba-striguna *opilio Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) v Barentsevom more [Feeding of snow crab *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) in the Barents Sea] // *Trudy VNIRO*. T. 147. S. 99–107.
- Zakharov D.V., Strelkova N.A., Luybin P.A., Manushin I.E.* 2016. Macrozoobenthos communities in the areas of the snow crab distribution in the Barents and Kara seas. Krab-strigun *opilio Chionoecetes opilio* v Barentsevom i Karskom moryakh [Snow crab *Chionoecetes opilio* in the Barents and Kara Seas]. Murmansk: Izd-vo PINRO. S. 59–74.
- Sushchenya L.M.* 1975. Kolichestvennye zakonomernosti pitaniya rakoobraznykh [Quantitative Patterns and Nutrition of Crustaceans]. Minsk: Nauka i tekhnika. 208 s.
- Tankovskaya (Nosova) T.B., Pavlov V.A.* 2014. Pitanie kraba-striguna *Chionoecetes opilio* v vostochnoj chasti Barentseva moray [Feeding of snow crab *Chionoecetes opilio* in the Eastern Barents Sea] // *Problemy i perspektivy razvitiya rybokhozyajstvennogo kompleksa na sovremennom etape*. Tez. dokl. I mezhdunar. konf. mol. uche-nykh PINRO. Murmansk, 22.10–24.10.2014 g. Murmansk: Izd-vo PINRO. S. 144–146.
- Tarverdieva M.I.* 1981. O pitanii krabov-strigunov *Chionoecetes opilio* i *Chionoecetes bairdi* v Beringovom more [About feeding of snow crabs *Chionoecetes opilio* and *Chionoecetes bairdi* in the Bering Sea] // *Zoologicheskij zhurnal*. T. 60, vyp. 7. S. 991–997.
- Tarverdieva M.I.* 2001. Pitanie promyslovykh vidov krabov, obitayushchikh na shel'fakh dal'nevostochnykh morej [Feeding of crab commercial species inhabiting the Far Eastern Seas shelves] // *Issledovaniya biologii promyslovykh rakoobraznykh i vodoroslej morej Rossii*. M.: Izd-vo VNIRO. S. 148–156.
- Chuchukalo V.I., Nadtochij V.A., Borilko O.YU., Kornejchuk I.A., Nuzhdenko S.A., Dolganova A.S.* 2012. Sutochnyj pishchevoj ratsion i nekotorye cherty biologii kraba-striguna *opilio Chionoecetes opilio* v vesennij period [Daily ration and some biological features of snow crab *Chionoecetes opilio* in the Japan Sea in spring] // *Izvestiya TINRO*. T. 171. S. 226–232.
- Chuchukalo V.I., Nadtochij V.A., Koblikov V.N., Borilko O. Yu.* 2011 a. Pitanie i nekotorye cherty ehkologii massovykh promyslovykh vidov krabov v vodakh severozapadnoj chasti Yaponskogo morya v rannevesennij period [Feeding and some ecological features of mass commercial crab species from the northwestern Japan Sea in early spring] // *Izvestiya TINRO*. T. 166. S. 123–137.
- Chuchukalo V.I., Nadtochij V.A., Fedotov P.A., Bezrukov R.G.* 2011 b. Pitanie i nekotorye cherty biologii kraba-striguna *opilio Chionoecetes opilio* v Chukotskom more [Feeding and some biological features of snow crab *Chionoecetes opilio* in the Chukchi Sea] // *Izvestiya TINRO*. T. 167. S. 197–206.
- Brêthes J.-C.F., Desrosiers G., Coulombe F.* 1982. Food of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from the southwestern part of the Gulf of St. Lawrence (Chaleur Bay area) // *Alaska Sea Grant Report* 82–10. P. 319–335.
- Czeckanovski J.* 1909. Zur differencial Diagnose der neandertalgruppe Korespbl // *Dtch. Ges. Antropol.* Bd. 40. P. 44–47.
- Shannon C.E.* 1948. A mathematical theory of communication // *Bell System Technical Journal*. Vol. 27. P. 379–423.

- Squires H.J.* 1990. Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada // *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* Ottawa. № 221. 532 p.
- Squires H.J., Dawe E.G.* 2003. Stomach contents of Snow Crab (*Chionoecetes opilio*, Decapoda, Brachyura) from the Northeast Newfoundland Shelf // *J. of Northwest Atlantic Fishery Science*. V. 32. P. 27–38.
- World Register of Marine Species (WoRMS)*. Accessible via: <http://www.marinespecies.org/index.php>. 10.02.2018.

TABLE CAPTIONS

- Table 1.** Parameters of the main communities in the Eastern Barents Sea according to surveys 2003–2006
- Table 2.** List of free-living invertebrate species that were found in stomachs of snow crab in the Barents Sea in 2000–2014
- Table 3.** Average stomach filling index and reliability of its difference between males and females snow crab based on a two-sample t-test with different variances
- Table 4.** Individual stomach filling index (ISFI) and reliability of its difference between males and females snow crab based to a two-sample t-test with different variances
- Table 5.** Benthic stomach filling index depending on the size snow crab males and females
- Table 6.** Parameters of snow crab population in the Barents Sea and estimate of its minimum consuming level of benthic organisms in 2005–2017

FIGURE CAPTIONS

- Fig. 1.** Location of benthic stations sampled in 2003–2006 (A), sites of snow crab stomach sampling 2000–2014 (B) and morphostructures indicated in this study (B)
- 1 — Albanova plateau, 2 — area near Admiralty Peninsula, 3 — Novozemelsky trench, 4 — South Novozemelsky trench, 5 — area near Cape Svyatoy Nos, 6 — Pechora Bay
- Fig. 2.** Size composition of males and females snow crab used for the diet analysis
- Fig. 3.** Distribution of number of macrozoobenthos taxa (taxa/0.5 m²) (A) in 2003–2006 and biomass of the snow crab (kg/nautical mile) in 2017 (B)
- Fig. 4.** Distribution of macrozoobenthos biomass (g/m²) (A) in 2003–2006 and biomass of the snow crab (kg/nautical mile) in 2017 (B)
- Fig. 5.** Distribution of macrozoobenthos abundance (number/m²) (A) in 2003–2006 and biomass of the snow crab (kg/nautical mile) in 2017 (B)
- Fig. 6.** Distribution of the macrozoobenthic communities in the Eastern Barents Sea in 2003–2006
- Fig. 7.** Frequency occurrence of benthic phyla in stomachs of males and females snow crab in the Barents Sea
- Fig. 8.** Frequency occurrence of benthic classes in stomachs of males and females snow crab in the Barents Sea
- Fig. 9.** The average long-term distribution of stomach filling index of snow crab in the Barents Sea
- Fig. 10.** Cumulative consumption of benthos by snow crab 2005–2017, g/m²