

УДК 595.384.51:574.587

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВЫРАВНЕННОСТИ ВИДОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ВЛИЯНИЯ КАМЧАТСКОГО КРАБА *PARALITHODES* *CAMTSCHATICUS* (TILESIIUS, 1815) (DECAPODA: ANOMURA) НА БЕНТОС БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2021 г. Л. В. Павлова*

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск 183010, Россия

*e-mail: sea1234@mail.ru

Поступила в редакцию 28.08.2020 г.

После доработки 22.04.2021 г.

Принята к публикации 24.06.2021 г.

Для быстрой оценки экологических последствий вселения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) в Баренцево море предложено использовать индекс “разности выравнинности” (D_E), основанный на соотношении г- и К-стратегов в донных сообществах. Установлено, что камчатский краб, избирательно выедавая беспозвоночных среднего размера, изменяет размерно-возрастной состав бентоса мягких грунтов в сторону преобладания молоди долгоживущих видов, что эквивалентно обилию мелких видов-оппортунистов. Значения индекса D_E , полученные для побережья Баренцева моря при плотности поселения камчатского краба ≥ 20 экз./1000 м², указывают на экологическое неблагополучие донных сообществ мягких грунтов: изменение размерного состава и степени доминирования видов по биомассе.

Ключевые слова: *Paralithodes camtschaticus*, Баренцево море, бентос, донные сообщества, избирательность питания, индекс D_E

DOI: 10.31857/S0134347521060115

Камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) – чужеродный вид для Баренцева моря. Его естественный ареал охватывает Берингово, Охотское и Японское моря, тихоокеанское побережье Камчатки, Курильских островов и американское побережье до Британской Колумбии (Виноградов, 1941). Интродуцированный в 1960–1970-е годы в Баренцево море с целью повышения продуктивности северных морей и развития промысла ракообразных в Северо-Восточной Атлантике камчатский краб успешно адаптировался к условиям южной части Баренцева моря, и в настоящее время только промысловая численность этого вида в российской части моря оценивается более чем в 20–40 млн особей (Материалы..., 2020). С начала 2000-х годов ведется коммерческий промысел камчатского краба.

В донных сообществах Баренцева моря *P. camtschaticus* выступает прежде всего как активный бентофаг, конкурирующий с местными донными рыбами и беспозвоночными (Falk-Petersen et al., 2011; Boudreau, Worm, 2012; Павлова, 2015; Fuhrmann et al., 2017). Интенсивность питания камчатского краба и выедание им бентоса значительны (Павлова и др., 2007; Павлова, 2015), в то же время кормовая база в южной части Баренцева

моря по сравнению с таковой в дальневосточных морях относительно небогата. Так, средние значения биомассы на юге моря и в побережье Мурманна редко превышают 50–100 г/м² (Зацепин, 1962; Бритаев и др., 2010; Любина и др., 2012; Захаров и др., 2018; Павлова и др., 2018) и лишь в юго-восточной части моря составляют более 200 г/м² (Захаров и др., 2018). На шельфах Охотского и Берингова морей средняя биомасса макрозообентоса выше 300 г/м² (Кобликов, Надточий, 2002; Надточий и др., 2007). Очевидно, что при высокой численности камчатского краба нагрузка на бентос Баренцева моря может быть значительной. Для рационального управления запасом вселенца в новом ареале и для минимизации ущерба его кормовой базы необходимо иметь возможность быстро оценить экологическое состояние бентоса в районах распространения вида.

При оценке влияния камчатского краба на бентос традиционно используют мониторинг, в ходе которого регистрируют изменение биомассы всего бентоса или отдельных кормовых видов, трофической структуры и соотношения таксономических групп (Сенников, Шацкий, 2002; Anisimova et al., 2005; Павлова, 2008; Britayev et al.,

2010; Oug et al., 2018). Наблюдаемые изменения иногда трудно интерпретировать, поскольку к подобным эффектам могут приводить и другие стрессовые факторы (климатические изменения, траловый промысел, загрязнение); изменения могут быть и частью сукцессионных процессов в донных сообществах. В настоящей работе предпринята попытка, используя структурно-функциональные характеристики бентоса, оценить его состояние в районах питания камчатского краба. Предлагаемый метод быстрой оценки влияния этого вида на бентос основан на избирательности его питания в отношении размера кормовых беспозвоночных. Подобная избирательность широко распространена у настоящих крабов (Michele, 1995; Floyd, Williams, 2004).

Цель данного исследования – поиск индекса, количественные выражения которого сигнализировали бы о нарушении состояния донных сообществ мягких грунтов в результате трофической деятельности камчатского краба.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования отбирали в Кольском заливе Баренцева моря. В конце мая 2013 г. на 8 разрезах с использованием легководолазной техники на глубине от 5 до 30 м одновременно были отобраны пробы бентоса мягких грунтов (10 станций, 30 проб), проведен учет плотности распределения крабов и отловлены животные для последующего анализа их питания. Методика сбора мега- и макробентоса (соответственно, одномоетровыми рамками и водолазной рамкой площадью 0.0625 м²), а также данные по составу, структуре и распределению бентоса, в том числе бентоса мягких грунтов, опубликованы ранее (Павлова и др., 2018). В зависимости от рельефа дна плотность поселения крабов на каждом разрезе оценивали на площади от 1200 до 6000 м² (отдельно в агрегациях и на “фоновой” площади) и рассчитывали средние значения (Блинова и др., 2005). Содержимое пищеварительного тракта изучено у 51 особи камчатского краба с шириной карапакса (ШК) от 50 до 175 мм. Размеры кормовых беспозвоночных восстанавливали по их фрагментам, которые сопоставляли с экземплярами этих животных из спиртовых коллекций, а также использовали найденные зависимости, например, между длиной (L , мм) раковины и расстоянием от макушки до нижнего края замочной площадки под ней (h , мм) у моллюска *Macoma calcaria* ($L = 15.88h - 0.671$, $R^2 = 0.947$). Всего в пищевых комках крабов измерено 225 моллюсков, в пробах – 334.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2013 г. в районе исследования по численности преобладали неполовозрелые особи камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* с ШК 70–110 мм (60%). Плотность поселения краба на разрезах изменялась от 0 до 60 экз./1000 м², биомасса – от 0 до 18 кг/1000 м². На мягких грунтах основу питания крабов составляли двустворчатые моллюски *Macoma calcaria*, *Ennucula tenuis*, *Mya truncata* и *Arctica islandica*, в меньшей степени полихеты и брюхоногие моллюски. При плотности распределения крабов 20–60 экз./1000 м² отмечено несоответствие размеров массовых кормовых беспозвоночных в пищеварительных трактах этих ракообразных и в пробах бентоса. В пищевых комках крабов присутствовали *Bivalvia* разных размеров, а в пробах бентоса преобладала молодь массовых видов (рис. 1), вероятно, более крупные моллюски были выедены. При низкой плотности поселения крабов (1–6 экз./1000 м²) моллюски в пробах были представлены большим числом размерных классов, чем в пищевых комках (рис. 2); в пробах регулярно находили особей старше 1–2 лет.

Избирательное выедание моллюсков среднего и относительно крупного размера приводит к значительному снижению биомассы *Bivalvia* и бентоса в целом. При этом плотность поселения двустворчатых моллюсков существенно не изменяется, а их видовое разнообразие не снижается. В местах массовых скоплений камчатского краба меняется размерно-возрастная структура донных беспозвоночных: в грунте остается преимущественно ранняя молодь кормовых объектов, соответственно, выравнивается видов по биомассе увеличивается, в то время как выравнивается видов по численности остается на прежнем уровне. Подобное состояние макробентоса эквивалентно состоянию сообществ, в составе которых преобладают г-стратеги – мелкие многочисленные короткоживущие виды-оппортунисты с невысокими значениями биомассы и высокими показателями численности. В случае с чрезмерным выеданием бентоса крабами роль г-стратегов выполняет молодь долгоживущих видов.

Подобное изменение соотношения биомассы и численности фиксируют методы и индексы, основанные на соотношении видов с противоположными жизненными стратегиями: метод кумулятивных кривых Уорвика (Warwick, 1986) или ABC-метод и сравнительно недавно предложенный индекс “разности выравниваемости” D_E (Денисенко, 2006; Денисенко и др., 2013). Первый метод обладает хорошей разрешающей способностью, но не имеет количественного выражения. Второй метод изменяется в ограниченных пределах от -1 до $+1$ и может использоваться для градиентного картирования. Индекс D_E представляет собой разность выравниванностей Пиелу; в основе

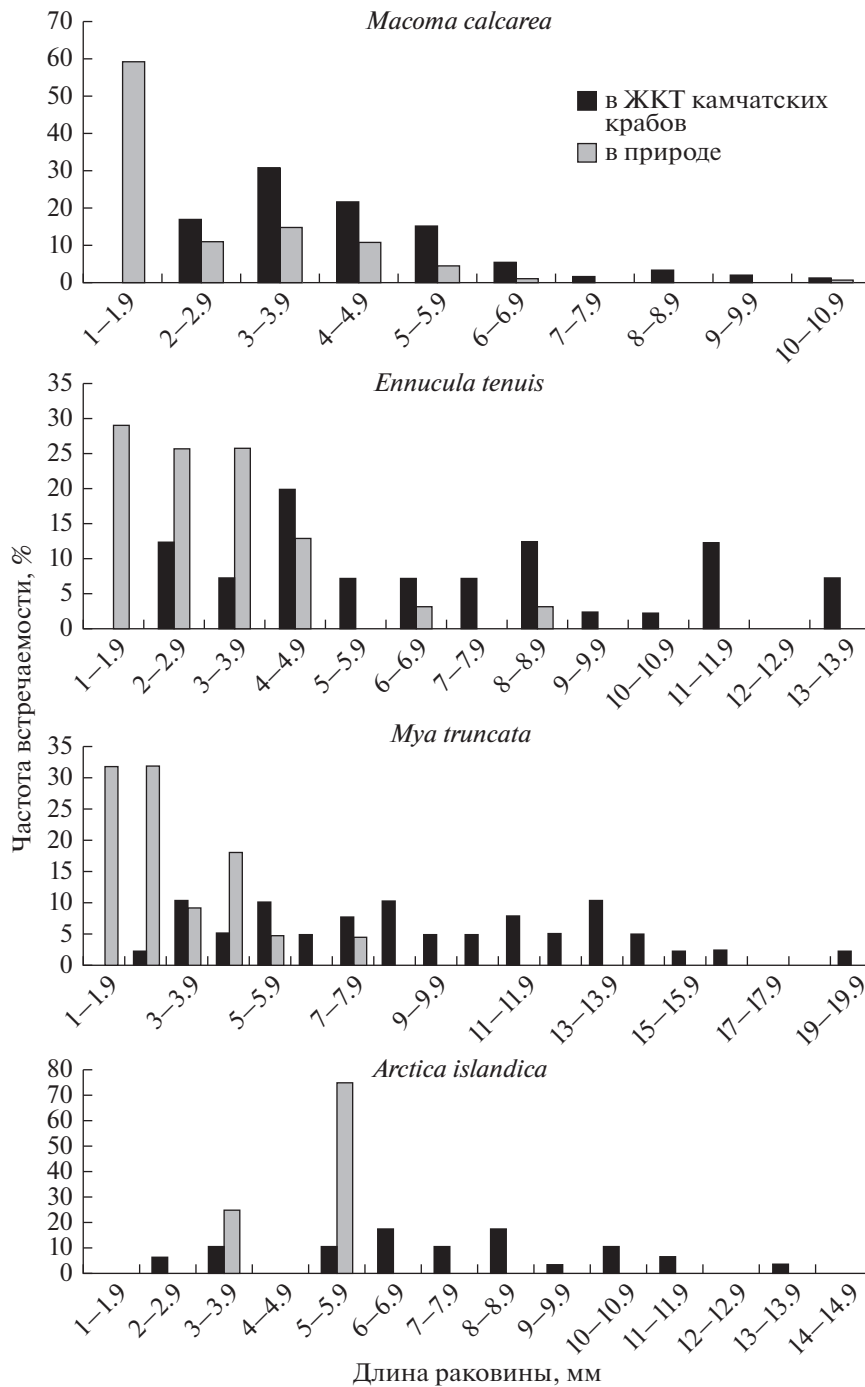


Рис. 1. Частота встречаемости двусторчатых моллюсков разных размерных групп в пробах бентоса и желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* при плотности поселения крабов 20 экз./1000 м² (северная часть Кольского залива, 2013 г.)

расчета лежит разница показателей информационных индексов Шеннона, рассчитанных по биомассе и численности:

$$D_E = [H'(SpB) - H'(SpA)] / \log_2(N),$$

где $H'(SpB)$ – индекс разнообразия видов Шеннона, рассчитанный по биомассе; $H'(SpA)$ – индекс

разнообразия видов Шеннона, рассчитанный по численности, N – количество видов в выборке (Денисенко, 2006; Денисенко и др., 2013). Переходные и положительные значения индекса указывают на стрессовое состояние бентоса и изменение обилия видов с г-стратегией. Индекс легок в вычислении, а также чувствителен к антропо-

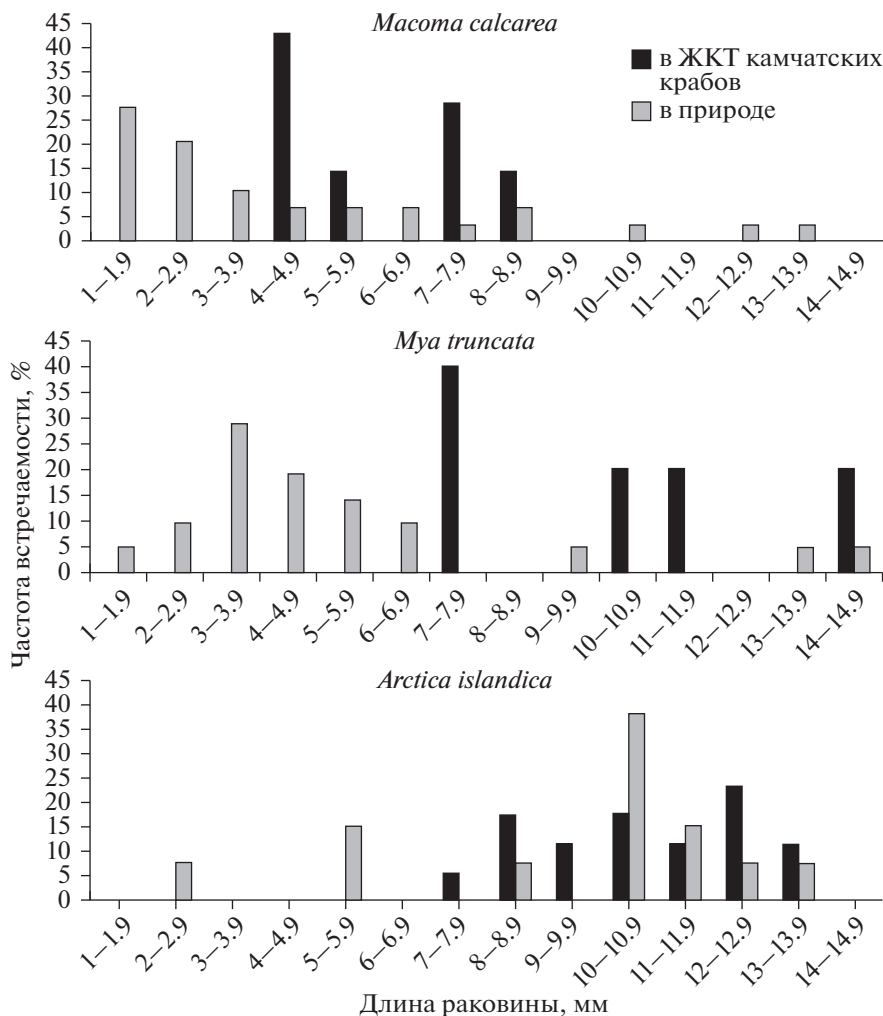


Рис. 2. Частота встречаемости двустворчатых моллюсков разных размерных групп в пробах бентоса и в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* при плотности поселения крабов 1.1–6.0 экз./1000 м² (северная часть Кольского залива, 2013 г.)

генным и естественным стрессовым факторам (Денисенко, 2006).

Применительно к оценке влияния на бентос камчатского краба переходные или положительные значения D_E будут указывать на нарушения размерно-возрастной структуры гидробионтов: исчезновение в составе бентоса взрослых форм долгоживущих видов вследствие их полного выедания и изменение доминирования видов по биомассе. В 2013 г. в мелководной зоне северной части Кольского залива такие нарушения с переходными (0.02 и -0.06) значениями показателя выравнивания видов были отмечены всего в двух точках (рис. 3а). Здесь находились скопления неполовозрелых камчатских крабов с плотностью поселения 20 экз./1000 м² и выше. Другие весомые причины неблагоприятного состояния бентоса, кроме деятельности камчатского краба, в этих районах неизвестны. Уровень загрязнения в

указанной части Кольского залива низкий (Информационный бюллетень..., 2013), значительные концентрации бентосоядных рыб (Карамушко и др., 2009), как и другие возмущающие факторы (траловый промысел, влияние речного стока), здесь отсутствуют. Следует отметить, что положенные в основу D_E информационные индексы Шеннона и Пиелу, рассчитанные по численности, не указывали на какие-либо нарушения структуры бентоса (рис. 3б, 3г). Эти же индексы, рассчитанные по биомассе, свидетельствовали о более слабой по сравнению с индексом “разности выравнивания” связи с численностью камчатского краба (рис. 3в, 3д). Сами по себе значения численности и биомассы бентоса, неравномерность распределения которых в природе значительна, также не позволяют однозначно судить о степени трофической нагрузки на донные сообщества (рис. 3е, 3ж).

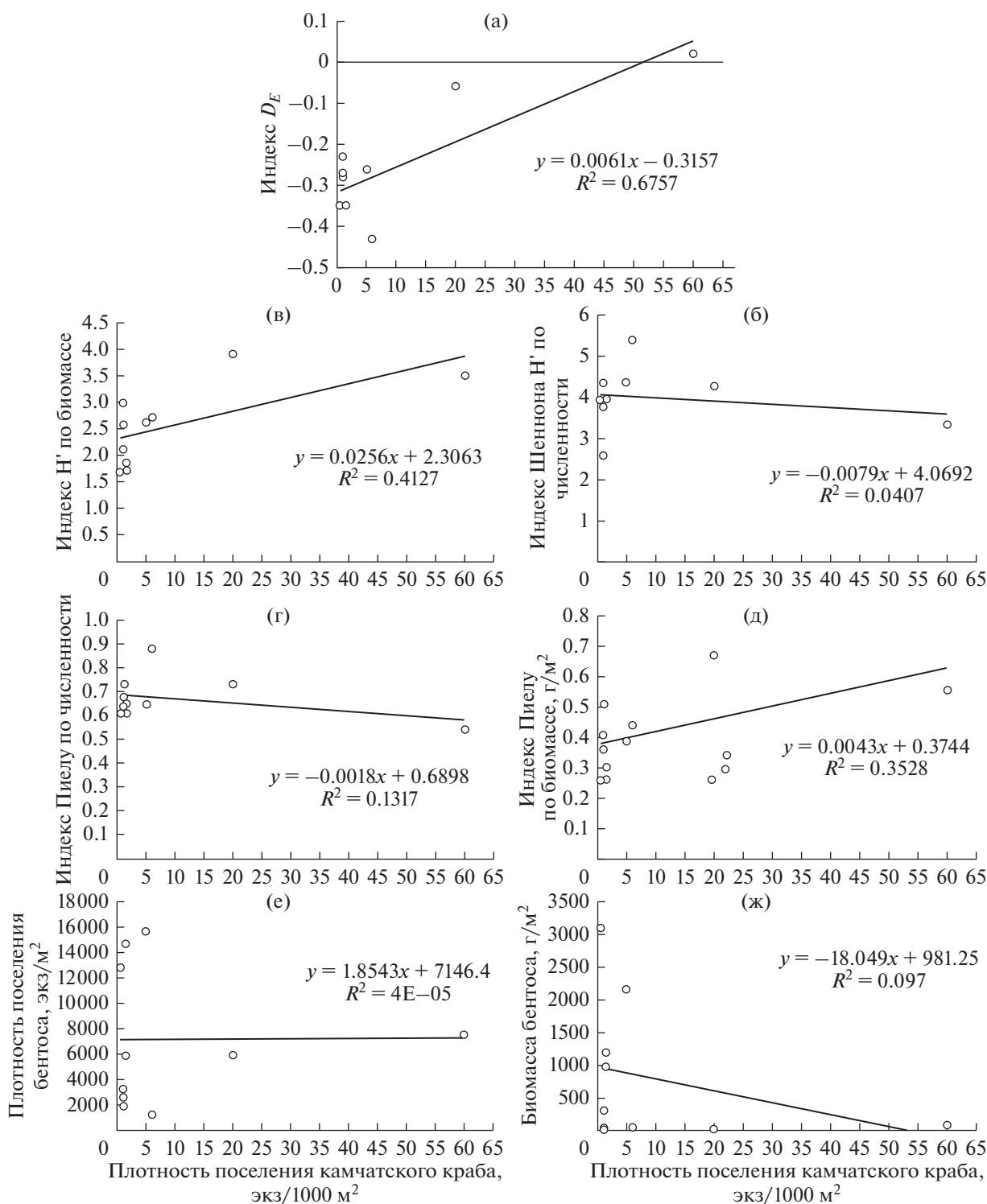


Рис. 3. Изменчивость показателей индекса D_E (а); индекса Шеннона H' , рассчитанного по численности (б) и биомассе (в); индекса Пиелу, рассчитанного по численности (г) и биомассе (д), а также плотности поселения (е) и биомассы бентоса мягких грунтов (ж) в зависимости от плотности поселения камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (северная часть Кольского залива, 2013 г.)

При фоновом распределении 0.5–1.5 экз./1000 м² или в рассеянных скоплениях крабов с невысо-

кой плотностью (5–6 экз./1000 м²) индекс “разности выравненности” сохранял значения ниже

–0.2, что свидетельствует о все еще разнообразной размерной структуре массовых видов гидробионтов и нормальном доминировании видов (о присутствии выраженных доминантов по биомассе).

Следует отметить, что в 2017 г. для глубинной части Кольского залива также определены переходные значения индекса D_E – в куту и локально в устьевой (северной) части, причем причины, вызывающие изменения значений D_E в этих районах, были разными. В более опресненной и загрязненной кутовой части в составе бентоса действительно увеличивалась доля мелких г-стратегов (мелкие виды полихет родов *Vipalponephthys*, *Cossura*, *Chaetozone*), но явные доминанты по биомассе в пробах присутствовали. В устьевой части залива повышение индекса до нулевых значений было связано с преобладанием в составе бентоса разнообразной молодежи долгоживущих видов двусторчатых моллюсков, при этом явные доминанты по биомассе в пробах отсутствовали (Павлова и др., 2019).

Таким образом, способность камчатского краба изменять структуру популяций своих жертв позволяет применять для оценки состояния бентоса индексы, оценивающие соотношение видов с противоположными жизненными стратегиями. Индекс “разности выравненности” D_E показал себя наиболее чувствительным при плотности поселения крабов от 20 экз./1000 м² и выше. Признаками негативного влияния на бентос именно камчатского краба, а не других факторов являются не обилие в пробах мелких видов-оппортунистов (как, например, в районах с антропогенным загрязнением), а наличие молодежи долгоживущих видов при практически полном отсутствии взрослых форм и нарушение нормального доминирования видов. Использование указанного индекса или применение АВС-метода при анализе проб бентоса может служить задаче оперативного мониторинга кормовой базы камчатского краба в прибрежье или открытой части Баренцева моря. Неблагополучное состояние бентоса, в свою очередь, может сигнализировать о чрезмерно высокой численности этих ракообразных и о необходимости применения соответствующих мер по управлению запасом камчатского краба.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания ММБИ РАН (№ темы в ГЗ 0228-2019-0025).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность сотрудникам Российского государственного гидрометеорологического университета (г. Санкт-Петербург) к. б. н. Ю.А. Зуеву и С.В. Голдину за помощь при сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др.* Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 3. Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны. М.: Изд-во ВНИРО. 2005. 135 с.
- Бритаев Т.А., Удалов А.А., Ржавский А.В.* Структура и многолетняя динамика сообществ мягких грунтов заливов Баренцева моря // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130. № 1. С. 50–62.
- Виноградов Л.Г.* Камчатский краб. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1941. 94 с.
- Денисенко С.Г.* Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики (Исслед. фауны морей). Т. 56 (64). СПб.: Изд-во ЗИН РАН. 2006. С. 35–46.
- Денисенко С.Г., Барбашова М.А., Скворцов В.В. и др.* Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу “разности выравненности” (D_E) // Биология внутренних вод. 2013. № 1. С. 46–55.
- Захаров Д.В., Манушин И.Е., Стрелкова Н.А. и др.* Характеристика кормовой базы и питание краба-стригуна опилио в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 172. С. 70–90.
- Зацепин В.И.* Сообщества фауны донных беспозвоночных мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1962. Т. 12. С. 245–344.
- Информационный бюллетень о состоянии геологической среды прибрежно-шельфовых зон Баренцева, Белого и Балтийского морей в 2012 г. СПб.: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ. 2013. 112 с.
- Карамушко О.В., Берестовский Е.Г., Карамушко Л.И.* Ихтиофауна залива // Кольский залив: освоение и рациональное природопользование. М.: Наука. 2009. С. 249–264.
- Кобликов В.Н., Надточий В.А.* Макрозообентос шельфа северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 329–335.
- Любина О.С., Зимица О.Л., Фролова Е.А. и др.* Распределение зообентоса на мягких грунтах в губах Ивановская и Дроздовка Восточного Мурмана (Барен-

- цево море) // Докл. РАН. 2012. Т. 447. № 2. С. 230–234.
- Материалы общего допустимого улова в районе добычи (вылова) водных биологических ресурсов во внутренних морских водах Российской Федерации, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и Каспийском море на 2021 год (с оценкой воздействия на окружающую среду). Ч. 3. Камчатский краб. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 2020. С. 2–15.
- Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г. Некоторые результаты бонитировки бентоса в российских водах дальневосточных морей: состав и количественное распределение (Охотское море) // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 149. С. 310–337.
- Павлова Л.В. Влияние молоди камчатского краба на зообентос Кольского залива (Баренцево море) // Докл. РАН. 2008. Т. 422. № 1. С. 138–141.
- Павлова Л.В. Экологический рацион камчатского краба в прибрежной мелководной зоне Баренцева моря // Докл. РАН. 2015. Т. 463. № 2. С. 244–249.
- Павлова Л.В., Бритаев Т.А., Ржавский А.В. Выедание бентоса молодь камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) в прибрежье Баренцева моря по данным экспериментальных исследований // Докл. РАН. 2007. Т. 414. № 4. С. 566–569.
- Павлова Л.В., Нехаев И.О., Пантелеева Н.Н. и др. Мелководный бентос Кольского залива (Баренцево море): биоразнообразие и оценка современного состояния сообществ // Тр. Кольск. науч. центра РАН. Океанология. 2018. № 4–5(9). С. 61–92.
- Павлова Л.В., Ахметчина О.Ю., Гарбуль Е.А. и др. Современное состояние зообентоса сублиторали Кольского залива (Баренцево море) // Тр. Кольск. науч. центра РАН. Океанология. 2019. № 3(10). С. 35–75.
- Сенников А.М., Шацкий А.В. Промыслово-биологическая характеристика урагубской группировки камчатского краба // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2002. С. 98–109.
- Anisimova N., Berenboim B., Gerasimova O. et al. On the effect of red king crab on some components of the Barents Sea ecosystem // Ecosystem dynamics and optimal long-term harvest in the Barents Sea fisheries, Proceedings of the 11-th joint Russian-Norwegian Symposium. Murmansk, Russia. 2005. P. 298–306.
- Boudreau S.A., Worm B. Ecological role of large benthic decapods in marine ecosystems: a review // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. V. 469. P. 195–213.
- Britayev T.A., Rzhavsky A.V., Pavlova L.V., Dvoretzkiy A.G. Studies on impact of the alien Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) on the shallow water benthic communities of the Barents Sea // J. Appl. Ichthyol. 2010. V. 26 (Suppl. 2). P. 66–73. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01494.x>
- Falk-Petersen J., Renaud P., Anisimova N. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea: a review // ICES J. Mar. Sci. 2011. V. 68. № 3. P. 479–488.
- Floyd T., Williams J. Impact of green crab (*Carcinus meanas* L.) predation on a population of soft-shell clams (*Mya arenaria* L.) in the southern Gulf of St. Lawrence // J. Shellfish Res. 2004. № 2. V. 23. P. 457–462.
- Fuhrmann M.M., Pedersen T., Nilssen E.M. Trophic niche of the invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in a benthic food web // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2017. V. 565. P. 113–129.
- Michele F. Behavioural plasticity in prey-size selectivity of the blue crab *Callinectes sapidus* feeding on bivalve prey // J. Anim. Ecol. 1995. V. 64. P. 63–74.
- Oug E., Sundet J.H., Cochrane S.K.J. Structural and functional changes of soft-bottom ecosystems in northern fjords invaded by the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) // J. Mar. Syst. 2018. V. 180. P. 255–264.
- Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // Mar. Biol. 1986. V. 92. P. 557–562.

The Red King Crab *Paralithodes camchaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Anomura): the Use of Species Equality Indicators to Assess the Influence on the Benthos of the Barents Sea

L. V. Pavlova

Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk 183010, Russia

The “Difference of Evenness” (D_E) index, based on the ratio of r- and K-strategists in benthic communities was proposed for a quick assessment of the ecological consequences of the introduction of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) from Kamchatka in the Barents Sea. It was found that the red king crab, selectively eating medium-sized invertebrates, changes the size-age composition of the soft-bottom benthos towards the predominance of juveniles of long-lived species, which is equivalent to the abundance of small opportunistic species. The D_E index values obtained for the coastal area of the Barents Sea at a settlement density of the king crab ≥ 20 ind./1000 m² indicated an ecological stress to benthic communities of soft soils: a change in the size composition and the degree of species dominance in terms of biomass.

Keywords: *Paralithodes camtschaticus*, Barents Sea, benthos, benthic communities, food selectivity, D_E index