



Структура поселений многощетинковых червей (Polychaeta) Варангер-фьорда и ее изменение в 2003 и 2019 гг.

К.С. Рольская^{1*}, И.Е. Манушин¹ и Д.В. Захаров²

¹ Полярный филиал ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии («ПИНРО» им. Н.М. Книповича), ул. Академика Книповича 6, 183038 Мурманск, Россия; e-mail: alicemcgree14@gmail.com

² Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия

Представлена 26 марта 2024; после доработки 26 июня 2024; принята 16 июля 2024.

РЕЗЮМЕ

На основе данных, полученных в российской части Варангер-фьорда в 2003 и 2019 гг., показаны изменения видового состава, структуры и продукционных показателей многощетинковых червей. Обсуждается связь этих изменений с климатическим фактором, а также с влиянием интродуцированного камчатского краба. В ходе исследования было выявлено увеличение постанционной видовой плотности и количественных характеристик многощетинковых червей. На исследуемых станциях в 2019 г. отмечено увеличение количественных характеристик вида *Spiochaetopterus typicus* M. Sars, 1856, что указывает на снижение пресса со стороны камчатского краба. Полученные индексы биоразнообразия свидетельствуют об отсутствии резких негативных изменений в поселениях многощетинковых червей Варангер-фьорда за исследованный период.

Ключевые слова: Арктика, Баренцево море, камчатский краб, многощетинковые черви, потепление, Северо-Атлантическое течение, Polychaeta

Structure and long-term changes of polychaete communities of the Varanger fjord in 2003 and 2019

K.S. Rolskaya^{1*}, I.E. Manushin¹ and D.V. Zakharov²

¹ Polar Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO) (PINRO named after N.M. Knipovich), Akademika Knipovicha St. 6, 183038 Murmansk, Russia; e-mail: alicemcgree14@gmail.com

² Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia

Submitted March 26, 2024; revised June 26, 2024; accepted July 16, 2024.

ABSTRACT

Long-term changes in species composition, production indicators, and structure of polychaete communities for the period of 2003 and 2019 in the Russian part of the Varanger fjord (Barents Sea) were shown. The connection of such changes with climate factors and the influence of the red king crab are considered. The changes in species composition, structure, and production characteristics of polychaetes in the Russian part of the Varanger fjord (Barents Sea) in 2003 and 2019 are shown. The linkage between these changes and the climatic factor, as well as the influence of the introduced red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815), is discussed. The results

* Автор-корреспондент / Corresponding author

demonstrate an increase in the quantitative characteristics of polychaete *Spiochaetopterus typicus* M. Sars, 1856, indicating a decrease in pressure from the king crab on bottom communities. The biodiversity indices indicate the absence of negative changes in the settlements of polychaetes in the Varanger fjord during the studied period.

Key words: Arctic, Barents Sea, red king crab, polychaete worms, warming, North Atlantic current, Polychaeta

ВВЕДЕНИЕ

В течение последних нескольких десятилетий гидрологический режим Баренцева моря характеризуется повышенным тепловым содержанием водных масс (Трофимов и др. [Trofimov et al.] 2018; Трофимов [Trofimov] 2021; ICES 2022). Наиболее ярко процесс потепления проявляется в прибрежных районах на пути Прибрежной ветви Мурманского течения. Одним из таких районов является Варангер-фьорд – крупный залив, расположенный в западной части российской зоны моря и обладающий наиболее теплым гидрологическим режимом, обусловленным притоком атлантических вод (Танцюра [Taneyura] 1973).

С конца прошлого века бентосные сообщества полузакрытых акваторий Мурманского побережья испытывают влияние не только потепления прибрежных вод, но и воздействие крупного хищника – камчатского краба. Воды Варангер-фьорда являются самой освоенной частью современного ареала камчатского краба, и современный период характеризуется завершением процесса его натурализации (Анисимова и Манушин [Anisimova and Manushin] 2003; Стрелкова [Strelkova] 2016). Упомянутые выше факторы, несомненно, повлияли на донные сообщества, и поэтому мониторинг состояния донной фауны, меняющейся под воздействием таких существенных событий, представляет большой интерес как для морской экологии, так и для практики рыболовства (Стрелкова и др. [Strelkova et al.] 2021).

Изменения в донных сообществах, связанные с потеплением и прессом хищников, широко освещены в литературе. Показано их влияние на изменения в структуре сообществ, а также их характер и периодичность (Денисенко и Титов [Denisenko and Titov] 2003; Денисенко [Denisenko] 2007; Денисенко и др. [Denisenko et al.] 2013; Zakharov et al. 2021; Манушин [Manushin] 2021a, b; Манушин и др. [Manushin et

al.] 2021; Стрелкова и др. [Strelkova et al.] 2021; Захаров и др. [Zakharov et al.] 2022). Благодаря приуроченности к определенным местам обитания донные сообщества могут выступать в качестве надежного индикатора влияния факторов среды (Галкин [Galkin] 1989; Денисенко и др. [Denisenko et al.] 2013). Одной из наиболее многочисленных и разнообразных групп морского зообентоса являются многощетинковые черви (класс Polychaeta). Среди морских донных беспозвоночных, как в Мировом океане, так и в Баренцевом море, полихеты часто доминируют как по видовому составу, так и по количественным характеристикам.

Полихеты присутствуют практически во всех биоценозах, являясь во многих из них доминантными или фоновыми видами, составляющими от 50 до 80% общей биомассы бентоса (Аверинцев и Сикорский [Averintsev and Sikorskiy] 1986; Жирков [Zhirkov] 2001; Гагаев и др. [Gagaev et al.] 2021). Многощетинковым червям свойственны почти все известные типы питания, и они могут занимать различные экологические ниши, поэтому данная группа может служить в качестве индикатора долговременных изменений. В связи с вышесказанным целью настоящей работы является изучение распределения поселений многощетинковых червей в районе Варангер-фьорда в 2003 и 2019 гг., а также выявление изменений, произошедших под влиянием потепления и присутствия камчатского краба.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в ходе мониторинговых исследований в районе Варангер-фьорда в августе 2003 и июле 2019 гг. на 6 станциях (Рис. 1). Глубина на сравниваемых станциях варьирует от 63 до 231 м, грунт представлен песками с различной степенью заиления, подстилаемыми глиной (Табл. 1). Разница в глубине пробоотбора в Варангер-фьорде между

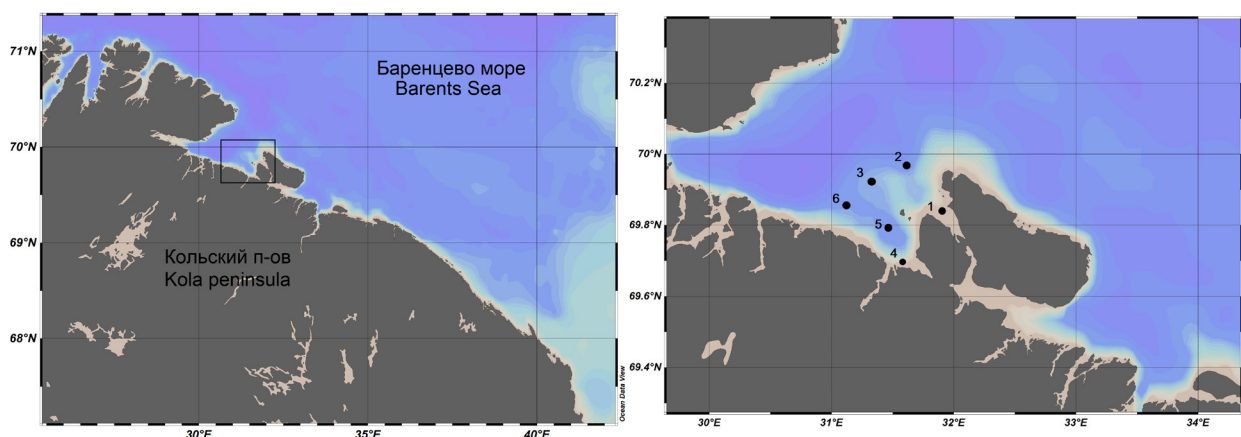


Рис. 1. Расположение исследованного района в Баренцевом море и точки отбора мониторинговых станций в Варангер-фьорде в 2003 и 2019 гг.

Fig. 1. The location of the study area in the Barents Sea and the position of monitoring stations in the Varanger fjord in 2003 and 2019.

парными станциями 2003 и 2019 гг. составила не более 10 м.

Бентосные пробы были отобраны дночерпателем Ван Вина с площадью захвата 0.1 м² в 3-кратной повторности на каждой станции. Промывка проб производилась морской заборной водой в промывочном коническом сите из капронового газа с размером ячеек 0.5 мм. Материал был зафиксирован 4% раствором формальдегида, нейтрализованным тетраборатом натрия. Вся последующая камеральная обработка бентосных проб была проведена в береговых условиях. В ходе сортировки и подготовки проб к таксономической обработке животные были переведены в 75% этиловый спирт. Все приведенные в работе значения биомасс представлены «спиртовым» весом. Животных в пробах определяли по возможности до видового уровня.

Систематика дана в соответствии с World Register of Marine Species (WoRMS 2023).

Полихет взвешивали без трубок, за исключением *Spiochaetopterus typicus* M. Sars, 1856 и семейств Serpulidae, Spirorbidae, поскольку трубки, в которых они обитают, образуются за счет экскреции самих червей. При обработке *S. typicus* его численность в пробе оценивали по количеству головных отделов (свободных и внутри трубок), а биомассу – по суммарному весу всех фрагментов червей вне трубок и трубок с червями. Вес пустых трубок (без фрагментов червей внутри) не учитывался. Мелких и хрупких полихет вида *Galathowenia oculata* взвешивали в трубках с последующим пересчетом при помощи коэффициента отношения чистой массы к массе с трубкой – 1/7 (Лейбсон [Leibson] 1939).

Таблица 1. Характеристика станций отбора проб.

Table 1. Characteristics of the sampling stations.

№ станции No. of the station	Широта (N) Latitude	Долгота (E) Longitude	Описание грунта Description of bottom sediments	Глубина, м Depth, m
1	69.84	31.89	камни, ил / rocks, silt	63
2	69.97	31.62	ил, silt	231
3	69.91	31.34	ил, серо-зеленая глина, мелкие камни, песок silt, grey-green clay, small rocks, sand	90
4	69.69	31.62	ил, глина / silt, clay	152
5	69.78	31.52	Глина / clay	205
6	69.85	31.16	Камни, песок, ил / rocks, sand, silt	99

Видовое богатство оценивали с помощью показателя видовой плотности – количества таксонов на 0.3 м^2 . Для оценки видового разнообразия полихет по биомассе был использован индекс Шеннона (Shannon 1948) и индекс выравнимости Пieloу (Pielou 1966).

Величину годовой продукции таксонов рассчитывали по формуле: $P = C \times B \times 365$, где P – годовая продукция таксона, $\text{г/м}^2 \text{ год}^{-1}$, C – удельная продукция таксона, сутки^{-1} , B – биомасса таксона, г/м^2 , 365 – количество суток в году. Удельную продукцию полихет рассчитывали по формуле: $C = 0.0037 \times \bar{W}^{-0.32}$, где C – удельная продукция таксона, сутки^{-1} , $\bar{W}$ – средний вес особи, г (Манушин [Manushin] 2008). Использование данного уравнения вызвано легкостью расчета с его помощью величины продукции большого количества поселений разных таксонов. Теоретические основы возможности применения такой простой количественной связи между удельной продукцией и средней массой тела приведены в монографии В.Е. Заики (Заика [Zaika] 1983), где также отмечается, что «К выводу о возможности использования средней массы в продукционных исследованиях приходят и другие авторы...» (стр. 76).

Для оценки достоверности различия средних величин использовали t -критерий Вилкоксона.

Для характеристики структуры поселений полихет был использован «индекс плотности», вычисляемый как квадратный корень из произведения средней биомассы вида на частоту его встречаемости в процентах в пределах выделенного комплекса (Зенкевич и Броцкая [Zenkevich and Brotskaya] 1937). В нашей работе он был модифицирован – значение средней биомассы было заменено на среднюю продукцию. Данная модификация произведена на основании предположения о том, что величина продукции более объективно отражает вклад вида в энергобаланс сообщества, чем биомасса.

Качественный и количественный кластерный анализ выполняли с использованием в качестве меры сходства коэффициента Серенсена–Чекановского (Sørensen 1948). Объединение в кластеры осуществляли методом средневзвешенного. Все перечисленные методы реализованы в статистической программе PAST 4.02 (Hammer et al. 2001). Карта исследованного района

сделана с помощью компьютерного GIS-пакета OceanDataView.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономическая структура

Всего за период наблюдения на акватории Варангер-фьорда было зарегистрировано 147 таксонов полихет, из них 122 определено до вида. В материалах 2003 г. было идентифицировано 107 таксонов полихет, из которых 93 были определены до видового ранга. Самыми часто встречающимися видами были *Galathowenia oculata* (Zachs, 1923) (все станции) и *Melinna elisabethae* McIntosh, 1885 (5 станций). В материалах 2019 г. отмечено уменьшение количества таксонов – 96 таксонов, из них 83 были определены до видового ранга. Наиболее встречающимися видами были: *G. oculata*, *Paramphionome jeffreysii* (McIntosh, 1868), *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864), *Maldane sarsi* Malmgren, 1865, *Praxillella praetermissa* (Malmgren, 1865) и *Leitoscoloplos acutus* (Verrill, 1873), отмеченные на всех станциях, и *Saphobranchia longisetosa* (Marenzeller, 1890), *Rhodine gracilior* Tauber, 1879, *Nephtys ciliata* (Müller, 1788) и *Pholoe assimilis* Örsted, 1845, обнаруженные на 5 станциях (Табл. 2). В исследованные года число семейств полихет было одинаковым, основу видового списка составили следующие семейства: Maldanidae, Ampharetidae, Paraonidae, Terebellidae, Spionidae. В целом, из 147 таксонов, отмеченных на акватории исследования, только 56 являются общими на начало и конец периода наблюдения, а из 122 видов – только 52.

Видовая плотность полихет на исследуемых станциях в 2003 г. варьировала от 16 до 53 таксонов, в среднем по району – 34 ± 6 таксон/ 0.3 м^2 . Наибольшее количество таксонов было выявлено на станции 5. В 2019 г. тот же показатель варьировал от 25 до 63, в среднем по району – 46 ± 6 таксон/ 0.3 м^2 . Максимальное количество – 63 и 62 таксона – были зарегистрированы на станциях 6 и 1 соответственно. Таксономическая плотность за исследованный период увеличилась на 30% (Табл. 3).

Индекс Шеннона для исследованного района составил 2.6 ± 0.4 и 2.9 ± 0.3 , а индекс выравнимости Пieloу – 0.51 ± 0.1 и 0.53 ± 0.1 в 2003 и 2019 гг. соответственно. Сравнение видового

Таблица 2. Таксономический состав и встречаемость многощетинковых червей в Варангер-фьорде в 2003 и 2019 гг.**Table 2.** The taxonomic composition and occurrence of polychaetes in the Varanger fjord in 2003 and 2019

Семейство Family	Таксон / Taxon	Встречаемость, % / Occurrence, %	
		2003	2019
Ampharetidae	<i>Amage auricula</i> Malmgren, 1866	16.7	—
	<i>Ampharete finmarchica</i> (M. Sars, 1865)	—	33.3
	<i>Ampharete lindstroemi</i> Hessle, 1917	33.3	—
	<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars, 1835)	16.7	50.0
	<i>Amphicteis ninonae</i> Jirkov, 1985	16.7	—
	<i>Anobothrus gracilis</i> (Malmgren, 1866)	16.7	16.7
	<i>Anobothrus laubieri</i> (Desbruyères, 1978)	16.7	—
	<i>Glyphanostomum pallens</i> (Théel, 1879)	33.3	—
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1866	50.0	33.3
	<i>Melinna cristata</i> (M. Sars, 1851)	33.3	50.0
	<i>Melinna elisabethae</i> McIntosh, 1914	83.3	50.0
	<i>Sosane wireni</i> (Hessle, 1917)	16.7	16.7
	<i>Paramphinome jeffreysii</i> (McIntosh, 1868)	16.7	100.0
Amphinomidae	<i>Capitella</i> sp.	—	16.7
Capitellidae	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	—	33.3
	<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	33.3	100.0
	<i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851	50.0	—
	<i>Spiochaetopterus typicus</i> M. Sars, 1856	16.7	33.3
Chaetopteridae	Cirratulidae g. sp.	—	83.3
Cirratulidae	<i>Aphelochaeta</i> sp.	16.7	—
	<i>Aphelochaeta marioni</i> (Saint-Joseph, 1894)	33.3	—
	Chaetozone sp.	66.7	—
	<i>Cirratulus</i> sp.	16.7	—
	<i>Cirratulus cirratus</i> (O.F. Müller, 1776)	—	50.0
	<i>Dodecaceria concharum</i> Örsted, 1843	16.7	—
	<i>Cossura longocirrata</i> Webster & Benedict, 1887	—	16.7
	<i>Eunice pennata</i> (Müller, 1776)	33.3	33.3
Eunicidae	<i>Euphrosine borealis</i> Örstedt, 1843	—	16.7
Euphrosinidae	<i>Brada inhabilis</i> (Rathke, 1843)	—	16.7
Flabelligeridae	<i>Diplocirrus glaucus</i> (Malmgren, 1867)	16.7	—
	<i>Diplocirrus hirsutus</i> (Hansen, 1878)	16.7	—
	<i>Diplocirrus longisetosus</i> (Marenzeller, 1890)	50.0	83.3
	<i>Glycera</i> sp.	—	16.7
Glyceridae	<i>Glycera capitata</i> Örsted, 1843	33.3	33.3
Goniadidae	<i>Goniada maculata</i> Örsted, 1843	33.3	50.0
Hesionidae	<i>Nereimyra punctata</i> (Müller, 1788)	33.3	33.3
Lumbrineridae	Lumbrineridae g. sp.	—	66.7
	<i>Lumbrineris</i> sp.	33.3	—
	<i>Paraninoe minuta</i> (Théel, 1879)	50.0	—
	<i>Scoletoma fragilis</i> (O.F. Müller, 1776)	66.7	16.7
	Maldanidae g. sp.	16.7	16.7
Maldanidae	<i>Chirimia biceps biceps</i> (Sars, 1861)	50.0	66.7
	Euclymeninae g. sp.	50.0	—
	<i>Lumbriclymene cylindrica</i> Sars, 1872	16.7	—
	<i>Lumbriclymene minor</i> Arwidsson, 1906	33.3	16.7
	Lumbriclymeninae g. sp.	16.7	—
	<i>Maldane arctica</i> Detinova, 1985	50.0	33.3
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren, 1865	66.7	100.0
	<i>Microclymene</i> sp.	—	16.7

Таблица 2. Продолжение.

Table 2. Continued.

Семейство Family	Таксон / Taxon	Встречаемость, % / Occurrence, %	
		2003	2019
Nephtyidae	<i>Nicomache</i> sp.	16.7	—
	<i>Nicomache lumbricalis</i> (Fabricius, 1780)	16.7	66.7
	<i>Notoproctus oculatus</i> Arwidsson, 1906	—	16.7
	<i>Petaloproctus tenuis</i> (Théel, 1879)	—	33.3
	<i>Praxillella gracilis</i> (M. Sars, 1861)	33.3	33.3
	<i>Praxillella praeterrissa</i> (Malmgren, 1865)	50.0	100.0
	<i>Rhodine gracilior</i> Tauber, 1879	33.3	83.3
	<i>Rhodine loveni</i> Malmgren, 1865	33.3	—
	<i>Aglaophamus malmgreni</i> (Théel, 1879)	50.0	—
	<i>Micronephthys minuta</i> (Théel, 1879)	—	16.7
	<i>Nephtys ciliata</i> (Müller, 1788)	33.3	83.3
	<i>Nephtys longosetosa</i> Örsted, 1842	—	16.7
	<i>Nephtys paradoxa</i> Malm, 1874	33.3	50.0
	<i>Nephtys pente</i> Rainer, 1984	33.3	16.7
Onuphidae	<i>Nothria hyperborea</i> (Hansen, 1878)	50.0	50.0
Opheliidae	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)	—	50.0
	<i>Ophelina abranchiata</i> Støp-Bowitz, 1948	—	16.7
	<i>Ophelina acuminata</i> Örsted, 1843	16.7	50.0
Orbiniidae	<i>Ophelina cylindricaudata</i> (Hansen, 1879)	16.7	16.7
	<i>Leitoscoloplos acutus</i> (Verrill, 1873)	33.3	100.0
	<i>Scoloplos</i> sp.	66.7	—
Oweniidae	Oweniidae g. sp.	16.7	—
	<i>Galathowenia fragilis</i> (Nilsen & Holthe, 1985)	33.3	—
	<i>Galathowenia oculata</i> (Zachs, 1923)	100.0	100.0
	<i>Myriochele heeri</i> Malmgren, 1867	66.7	33.3
	<i>Owenia assimilis</i> (Sars, 1851)	16.7	50.0
	<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844	50.0	—
	<i>Owenia polaris</i> Koh, Bhaud & Jirkov, 2003	33.3	—
Paraonidae	<i>Aricidea catherinae</i> Laubier, 1967	16.7	—
	<i>Aricidea quadrilobata</i> Webster & Benedict, 1887	16.7	50.0
	<i>Aricidea hartmani</i> Strelzov, 1968	—	50.0
	<i>Aricidea nolani</i> Webster & Benedict, 1887	16.7	50.0
	<i>Cirrophorus branchiatus</i> Ehlers, 1908	33.3	50.0
	<i>Levinsenia gracilis</i> (Tauber, 1879)	66.7	83.3
	<i>Paradoneis eliasoni</i> Mackie, 1991	16.7	—
	<i>Paradoneis lyra</i> (Southern, 1914)	—	83.3
	<i>Paraonides nordica</i> Strelzov, 1968	—	66.7
	<i>Cistenides hyperborea</i> Malmgren, 1866	33.3	—
Pectinariidae	<i>Lagis koreni</i> Malmgren, 1866	—	16.7
Pholoidae	<i>Pholoe assimilis</i> Örsted, 1845	—	83.3
	<i>Pholoe baltica</i> Örsted, 1843	16.7	—
	<i>Pholoe longa</i> (O.F. Müller, 1776)	—	16.7
Phyllodocidae	<i>Eteone barbata</i> Malmgren, 1865	—	16.7
	<i>Eteone flava</i> (Fabricius, 1780)	16.7	100.0
	<i>Eteone longa</i> (Fabricius, 1780)	33.3	—
	<i>Eteone spetsbergensis</i> Malmgren, 1865	16.7	—
	<i>Mystides caeca</i> Langerhans, 1880	16.7	—
	<i>Phyllodoce groenlandica</i> Örsted, 1842	50.0	50.0
	Polynoidae g. sp.	16.7	—
Polynoidae	<i>Bylgides elegans</i> (Théel, 1879)	—	16.7

Таблица 2. Окончание.

Table 2. Continued.

Семейство Family	Таксон / Taxon	Встречаемость, % / Occurrence, %	
		2003	2019
Sabellidae	<i>Enipo torelli</i> (Malmgren, 1865)	—	16.7
	<i>Eunoe</i> sp.	—	50.0
	<i>Gattyana</i> sp.	—	16.7
	<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	—	16.7
	<i>Neopolynoe paradoxa</i> (Anon, 1888)	16.7	—
	Sabellidae g. sp.	16.7	—
	<i>Chone</i> sp.	66.7	—
	<i>Chone duneri</i> Malmgren, 1867	33.3	50.0
	<i>Chone infundibuliformis</i> Krøyer, 1856	16.7	50.0
	<i>Chone murmanica</i> Lukasch, 1910	33.3	66.7
	<i>Euchone analis</i> (Krøyer, 1856)	—	66.7
Scalibregmatidae	<i>Euchone papillosa</i> (Sars, 1851)	16.7	—
	<i>Pseudoscalibregma parvum</i> (Hansen, 1879)	33.3	33.3
	<i>Scalibregma</i> sp.	—	16.7
Serpulidae	<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke, 1843	50.0	50.0
	<i>Apomatus globifer</i> Théel, 1878	16.7	—
	<i>Chitinopoma serrula</i> (Stimpson, 1854)	—	16.7
	<i>Hydroides norvegica</i> Gunnerus, 1768	—	16.7
	<i>Placostegus tridentatus</i> (Fabricius, 1779)	16.7	—
Sphaerodoridae	Sphaerodoridae g. sp.	—	33.3
Spionidae	<i>Sphaerodoropsis philippi</i> (Fauvel, 1911)	16.7	—
	<i>Dipolydora quadrilobata</i> (Jacobi, 1883)	16.7	—
	<i>Laonice cirrata</i> (M. Sars, 1851)	83.3	33.3
	<i>Polydora</i> sp.	—	16.7
	<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	50.0	83.3
	<i>Scolecopsis korsuni</i> Sikorski, 1994	—	16.7
	<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	16.7	33.3
	<i>Spio limicola</i> Verrill, 1879	16.7	50.0
	<i>Spiophanes kroyeri</i> Grube, 1860	50.0	50.0
	Syllidae g. sp.	16.7	66.7
Syllidae	<i>Eusyllis blomstrandii</i> Malmgren, 1867	16.7	—
	<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	16.7	—
	<i>Exogone verugera</i> (Claparède, 1868)	16.7	—
	Exogoninae g. sp.	—	66.7
	<i>Proceraea prismatica</i> (O.F. Müller, 1776)	—	33.3
	<i>Syllis armillaris</i> (O.F. Müller, 1776)	33.3	—
	<i>Syllis oerstedii</i> (Malmgren, 1867)	16.7	—
	<i>Amphitrite cirrata</i> Müller, 1776	—	33.3
	<i>Lanassa nordenskiöldi</i> Malmgren, 1866	16.7	—
	<i>Lanassa venusta venusta</i> (Malm, 1874)	16.7	—
	<i>Laphania boeckii</i> Malmgren, 1866	33.3	66.7
Terebellidae	<i>Leaena ebranchiata</i> (M. Sars, 1865)	16.7	66.7
	<i>Pista maculata</i> (Dalyell, 1853)	—	33.3
	<i>Polycirrus arcticus</i> Sars, 1865	16.7	16.7
	<i>Polycirrus medusa</i> Grube, 1850	16.7	—
	<i>Proclea graffii</i> (Langerhans, 1884)	16.7	—
	<i>Terebellides gracilis</i> Malm, 1874	33.3	16.7
	<i>Terebellides stroemii</i> Sars, 1835	50.0	33.3
Trichobranchidae			

Таблица 3. Количественные характеристики поселений многощетинковых червей в Варангер-фьорде в 2003 и 2019 гг.**Table 3.** The quantitative characteristics of polychaetes in the Varanger fjord in 2003 and 2019.

Показатель / Index	2003	2019	Δ , %	t -критерий Вилкоксона Wilcoxon signed-rank test
Число видов (таксонов) Number of species (taxa)	95 (108)	83 (97)	–10.7	
Таксономическая плотность, таксон/0.3 м ² Taxonomic density, taxon/0.3 m ²	34±6	46±6	30.0	0.73 ($p = 0.46^*$)
Численность, экз./м ² Number of specimens/m ²	1398.5±544.5	3335.0±1469.2	81.8	1.78 ($p = 0.07^*$)
Биомасса, г/м ² Biomass, g/m ²	14.2±4.1	21.0±8.2	38.6	0.1 ($p = 0.92^*$)
Продукция, г/м ² год ^{–1} Production, g/m ² year ^{–1}	55.3±15.5	89.4±19.6	40.0	1.99 ($p = 0.046^{**}$)

Примечание: * – статистически незначимые, ** – статистически значимые.

Note: * – statistically non-significant, ** – statistically significant.

состава 2003 и 2019 гг. с помощью индекса Сёрн-сена–Чекановского показало сходство на уровне 54.6%. Индекс сходства при попарном сравнении станций разных лет варьировал в пределах 17.9–55.3% и в среднем составил 34.1±5.7%. Средний индекс сходства между станциями в 2003 г. составил 30.2±3.5%, а в 2019 г. увеличился до 50.4±2.6% (Рис. 3). По результатам кластеризации можно выделить 2 одинаковые группы станций в обоих годах – станции 3, 6, 1 и 4, 5, 2.

Количественное распределение

Биомасса полихет в 2003 г. варьировала от 6 до 32 г/м², а в 2019 г. изменялась от 6 до 60 г/м². Средняя биомасса по району увеличилась практически на 40% (Табл. 3). Список первых трех доминирующих видов по данному показателю к 2019 г. полностью сменился и его составили следующие виды: *Spiochaetopterus typicus* M. Sars, 1856, *G. oculata*, *M. sarsi* (Табл. 4).

В 2003 г. плотность поселений полихет варьировала в пределах 129–1863 экз./м². К 2019 г. она увеличилась в среднем по району в два раза, и постанционные значения находились в пределах 703–10117 экз./м². Первым доминирующим по численности видом как в 2003 г., так и в 2019 г. оказался *G. oculata* (Табл. 4).

В 2003 г. продукция многощетинковых червей варьировала от 17 до 110 г/м²год^{–1}, а в 2019 г. находилась в пределах 35–168 г/м²год^{–1}. За исследуемый период этот показатель в данном районе вырос на 40%. В отличие от биомассы и плотности поселений список доминирующих видов по продукции изменился не так значительно, два вида остались в тройке доминантов в оба года.

Анализ поселений полихет по индексу значимости показал двукратное увеличение индекса для доминирующих видов *G. oculata* и *M. sarsi*, и смену части субдоминантов (Рис. 2). При этом у ряда видов индекс значимости увеличился от

Таблица 4. Три первых доминирующих вида многощетинковых червей в Варангер-фьорде в 2003 и 2019 гг.**Table 4.** The first three dominant species of polychaetes in the Varanger fjord in 2003 and 2019.

Показатель / Index	2003	2019
Доминант по биомассе Dominant by biomass	<i>Nephtys paradoxa</i> , <i>Eunice pennata</i> , <i>Laonice cirrata</i>	<i>Spiochaetopterus typicus</i> <i>Galathowenia oculata</i> <i>Maldane sarsi</i>
Доминант по численности Dominant by number of specimens	<i>Galathowenia oculata</i> , <i>Maldane arctica</i> , <i>Myriochele heeri</i>	<i>Galathowenia oculata</i> <i>Maldane sarsi</i> <i>Lumbrineris</i> sp.
Доминант по продукции Dominant by production	<i>Maldane arctica</i> <i>Galathowenia oculata</i> <i>Maldane sarsi</i>	<i>Galathowenia oculata</i> <i>Spiochaetopterus typicus</i> <i>Maldane sarsi</i>

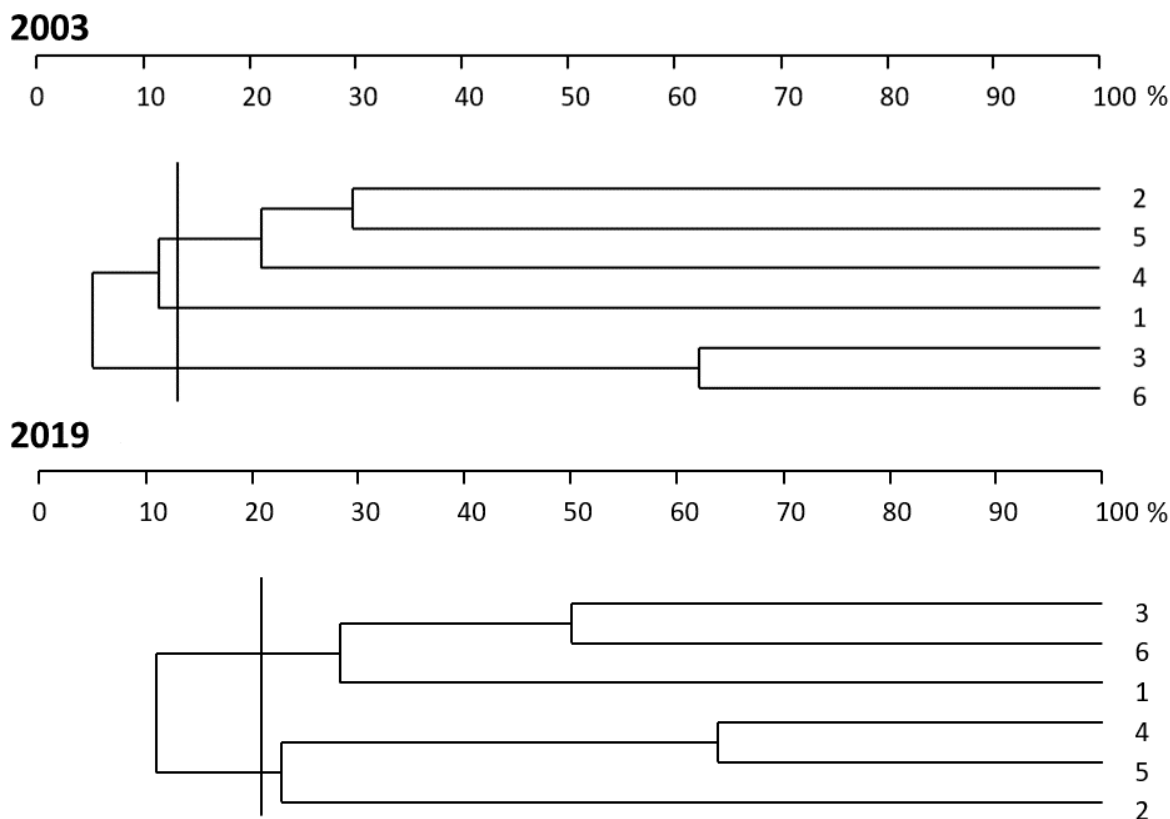


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава многощетинковых червей с использованием продукции в качестве сравниваемого параметра на станциях в Варангер-фьорде в 2003 и 2019 гг.

Fig. 3. Dendrogram of similarity based on polychaete production at stations in the Varanger fjord in 2003 and 2019.

5 до 20 раз: *Owenia assimilis* (Sars, 1851) (19 раз), *S. typicus* (13), *Eteone flava* (Fabricius, 1780) (10), *P. jeffreysii* (10), *Spio armata* (Thulin, 1957) (8), *H. filiformis* (7), *Chone infundibuliformis* Krøyer, 1856 (6), и у еще 18 видов он увеличился в диапазоне 2–5 раз.

Биоценоотическая структура

Индекс сходства между станциями в 2003 г., с применением продукции в качестве сравниваемого параметра, составил около 10%, а в 2019 г. увеличился до 20%. Результаты кластерного анализа показали, что в 2003 г. сходство между станциями было низким и только между станциями 3 и 6 уровень сходства составил около 60%. Доминирующими по продукции видами были *Eunice pennata* (Müller, 1776) и *M. elisabethae*. Остальные станции (4, 5, 2) были объединены в кластер на уровне

сходства 24–29%. Доминировали следующие виды: *G. oculata*, *Maldane arctica* Detinova, 1985 и *M. sarsi*. Станция 1 объединена со второй группой на уровне сходства 10–15% с доминантами по продукции *Spio limicola* Verrill, 1879 и *G. oculata* (Рис. 3).

Сходство станций по продукции в 2019 г. выявило 2 группы многощетинковых червей. В первую группу объединились станции 3, 6, 1, расположенные на глубинах 66–99 м, в которых сформировались поселения с доминирующими по продукции видами *G. oculata* и *M. elisabethae*. Во вторую группу объединены станции 4, 5, 2, расположенные на глубинах 152–231 м. Доминантами по продукции являлись полихеты *M. sarsi*, *G. oculata* и *Chirimia biceps biceps* (Sars, 1861). При наличии общего вида в доминантах – *G. oculata*, его продукция отличалась между этими группами станций на порядок.

Кластерный анализ всех станций 2003 и 2019 гг. вместе выявил их четкое разделение на 2 группы – глубоководные, в которую вошли станции 2, 5, 4, и мелководные, в которую объединились станции 1, 3, 6. Также результаты показали, что по видовому составу глубоководные станции 2003 г. (2, 5, 4) тяготели к тем же станциям 2019 г.

Биогеографическая структура

Анализ биогеографической структуры поселений показал, что в 2003 и 2019 гг. основу сообщества многощетинковых червей составляли бореально-арктические виды (Табл. 5). К 2019 г. все количественные показатели этой группы продемонстрировали увеличение в 1.5–2.5 раза. Количество бореальных видов увеличилось по сравнению с 2003 г., их видовая плотность увеличилась почти в два раза.

Биомасса и продукция бореальных видов осталась практически на прежнем уровне, в то время как численность увеличилась примерно в 2 раза. Доли арктических и космополитных видов демонстрировали небольшие колебания в исследуемый период, и их вклад в количественные характеристики поселений полихет

остался на том же уровне (от 5 до 10%). Отдельные более холодноводные виды сократили свое присутствие, например, вид-доминант 2003 г. *M. arctica* стал встречаться на меньшем количестве станций, а *Galathowenia fragilis* (Nilsen et Holthe, 1985) исчез из проб полностью.

Трофическая структура

В ходе анализа количественных показателей основных трофических групп полихет было установлено, что, в основном, изменения коснулись двух групп: плотоядных полихет и детритофагов-собирателей. В 2003 г. по биомассе преобладали плотоядные виды, а по количеству видов и численности – детритофаги-собиратели (Табл. 6). Доля сестонофагов варьировала от 1 до 6%. К 2019 г. картина изменилась, и преобладающей группой по биомассе и продукции стали детритофаги-собиратели. Данные показатели увеличились примерно в 4 и 3 раза по исследованному району соответственно. К данной трофической группе относятся массовые для Баренцева моря виды *G. oculata* и *S. typicus*, которые в материалах 2019 г. имели более высокие количественные характеристики по сравнению с 2003 г. Доля сестонофагов находилась в пределах от 1 до 6%.

Таблица 5. Биогеографическая структура поселений многощетинковых червей в районе Варангер-фьорда в 2003 и 2019 гг.
Table 5. Biogeographical structure of polychaetes communities in the Varanger fjord in 2003 and 2019.

Группы видов Groups of species	Средние количественные показатели* Average quantitative indices*		Доля от абсолютных значений показателей, % Share of absolute values of indices, %	
	2003	2019	2003	2019
Арктические виды Arctic species	2.00±0.83	2.00±0.45	7	5
	0.05 ±0.90	0.10±0.04	0.4	0.5
	52.22±31.89	32.22±13.63	4	1
Бореальные виды Boreal species	0.58±0.24	0.74±0.22	0.8	0.7
	4.00±1.00	7.00±1.00	15	17
	1.59±0.70	1.57±0.47	11	8
	87.2±27.39	200.00±30.10	6	6
Бореально-арктиче- ские виды Boreal-arctic species	7.34±2.97	9.08±1.94	10	9
	20.00±4.00	29.00±4.00	67	72
	10.13±4.00	17.70±9.33	74	86
	1117.78±509.26	2822.78±1487.29	84	91
Космополиты Cosmopolitans	58.57±21.28	91.55±25.44	80	87
	3.00±0.40	2.50±1.00	10	6
	1.93±1.09	1.12±0.77	14	5
	66.11±23.65	38.30±14.68	5	1
	6.27±2.94	4.38±2.76	9	4

Примечание: * Показатели приведены в следующем порядке: видовая плотность на 0.3 м², биомасса г/м², численность экз./м², продукция г/м²·год⁻¹.

Note: * The sequences of indices in columns are as follows: species density per 0.3 m², biomass g/m², abundance ind./m², production g/m²·year⁻¹.

Таблица 6. Трофическая структура поселений многощетинковых червей в районе Варангер-фьорда в 2003 и 2019 гг.**Table 6.** Trophic structure of polychaetes in the Varanger fjord in 2003 and 2019.

Тип питания Type of feeding	Средние количественные показатели* Average quantitative indexes*		Доля от абсолютных значений показателей, % Share of absolute values of indexes, %	
	2003	2019	2003	2019
Детритофаги-грунтоеды Ground-feeding detritivores	9.00±2.18	14.00±1.58	26	30
	4.34±1.90	4.19±1.11	31	20
	381.10±191.39	490.56±137.96	27	14
	12.29±4.52	25.66±6.69	23	25
Детритофаги-собиратели Detritivore-gatherers	14.67±2.63	16.33±2.36	43	36
	3.10±1.29	13.16±8.50	22	79
	839.44±346.22	2431.10±1383.21	60	73
	18.76±7.77	57.77±20.54	36	56
Плотоядные Carnivores	8.00±1.13	12.00±2.74	24	28
	6.65±2.73	3.16±0.87	47	16
	137.78±35.58	370.00±62.28	10	11
	20.58±5.55	19.31±4.54	39	19
Сестонофаги Sestonophages	2.17±0.48	3.00±0.76	6	6
	0.09±0.04	0.17±0.07	1	1
	36.44±15.09	40.55±21.57	3	1
	0.84±0.39	1.08±0.35	2	1

Примечание: * Показатели приведены в следующем порядке – видовая плотность на 0.3 м², биомасса г/м², численность экз./м², продукция г/м²-год.

Note: * The indices are listed in the following order: species density per 0.3 m², biomass g/m², abundance ind./m², production g/m²-year.

ОБСУЖДЕНИЕ

Варангер-фьорд отличается более высокой температурой воды в сравнении с другими заливами Баренцева моря, большей акваторией и большим разнообразием биотопов, поэтому для донной фауны данного района характерно высокое видовое разнообразие и большое количество тепловодных видов (Золотарев [Zolotarev] 2013). Несмотря на то, что в исследованный период количество идентифицированных таксонов полихет незначительно снизилось (в основном за счет холодноводных видов, таких как *Amphicteis ninona* Jirkov, 1985, *Anobothrus laubieri* (Desbruyères, 1978), *G. fragilis*, *O. assimilis*, *Owenia polaris* Koh, Bhaud et Jirkov, 2003), постанционная видовая плотность увеличилась. По всей видимости, это связано с воздействием длительного потепления в Баренцевом море, что выражается в возросшей постанционной частоте встречаемости бореальных и бореально-арктических видов. Так, например, бореальная полихета *P. jeffreysii* в материалах 2003 г. была встречена лишь на одной станции, но уже в 2019 г. частота встречаемости этого вида составила 100%. В 2003 г. на 5–6 станциях с частотой встречаемости 100% встречалось 2 вида, а в 2019 г. – уже 10 видов.

Индекс Шеннона показал незначительное повышение разнообразия видов в сообществах полихет, а индекс Пиелоу, основанный на индексе Шеннона, указал на увеличение выравненности. В поселениях полихет Варангер-фьорда все большее значение получают широко распространенные виды, такие как *G. oculata* и *M. sarsi*, а также более тепловодный вид *S. typicus*. Причем увеличение численности первого отмечается в современный период не только на исследуемой акватории, но и в других губах Кольского полуострова, например, в г. Ярнышной (Деарт и Бритаев [Deart and Britaev] 2014).

При проверке статистической достоверности полученные изменения таксономической плотности и количественных характеристик являются статистически незначимыми. Однако для продукции *t*-критерий Вилкоксона показал, что изменения достоверны и увеличение данного показателя является существенным, что говорит о необходимости использования интегральных показателей на основе ряда параметров для оценки изменений, протекающих в сообществах. Как отмечалось выше, обилие многощетинковых червей значительно возросло по всем показателям (биомасса, численность, продукция) и, по всей видимости, это

связано со снижением пресса со стороны камчатского краба ввиду смещения его основных скоплений в юго-восточную часть Баренцева моря (Баканев и др. [Bakanov et al.] 2022; Захаров и др. [Zakharov et al.] 2024). Также возможно снижение плотности этого хищника из-за перелова его в западной части Варангер-фьорда, где норвежским властям пришлось уменьшить квоту на 2024 г. вдвое, по сравнению с 2023 г. (Norway sets crab quotas for 2024). Также, вероятно, увеличилась доступность пищи для полихет из-за увеличения первичной продукции при потеплении (Денисенко и др. [Denisenko et al.] 2013).

Сравнение станций по видовому составу и продукции показало, что сходство между станциями выросло к 2019 г. почти вдвое. В оба года станции группируются практически в сходном виде, особенно хорошо это видно при кластеризации только по видовому составу. Кластерный анализ всех 12 станций показал, что глубоководные станции 2003 г. по видовому сходству ближе к станциям 2019 г. Вероятно, это указывает на то, что за 16 лет наиболее сильные изменения произошли на мелководье Варангер-фьорда, в то время как глубоководные сообщества полихет отреагировали на изменения климата и прессинг со стороны краба меньше.

Соотношение количественных характеристик основных биогеографических групп видов на исследуемых станциях отображает реакцию макрозообентоса на климатические изменения (Стрелкова и др. [Strelkova et al.] 2021). Незначительные флуктуации биомассы, численности и продукции в пределах исследуемого периода в районе Варангер-фьорда, по всей видимости, указывают на адаптацию к длительному воздействию потепления и преимущественно являются структурными перестройками, вызванными окончанием натурализации нового для экосистемы хищника.

Известно, что трофическая структура любой донной группы животных определяется характером и количеством доступной пищи. Если соотношение сестонофагов и детритофагов в основном определяется естественными океанологическими факторами (морфологией дна, интенсивностью гидродинамических процессов, особенностями первичного продуцирования), то относительное количество

плотоядных форм является важным элементом и показателем экологического состояния сообщества (Стрелкова и др. [Strelkova et al.] 2021). Полученные результаты выявили существенную перестройку трофической структуры многощетинковых червей в районе Варангер-фьорда. Так, доминирующей группой в 2003 г. были плотоядные полихеты, в то время как в 2019 г. повсеместно стали превалировать собирающие детритофаги, к которым относятся массовые полихеты *G. oculata* и *S. typicus*. Уменьшение доли плотоядных видов при общем росте обилия полихет может говорить об исчезновении дополнительного источника пищи, например, отходов рыбного промысла, которые в начале 2000-х гг. в Варангер-фьорде составляли значительную долю в питании того же камчатского краба (Манушин [Manushin] 2021a, b). Доступность этого ресурса в 2003 г. могла положительно влиять на обилие плотоядных видов полихет. Кроме того, снижение численности плотоядных полихет можно связать с увеличением конкуренции со вселённым хищником – камчатским крабом.

Известно, что появление нового хищника в нативных сообществах может привести к резкому снижению плотности популяции или даже вытеснению видов-жертв из сообщества (Алимов и Богуцкая [Alimov and Bogutskaya] 2004). Количественные характеристики (биомасса, численность) многощетинковых червей в 2003 и 2019 гг. остались примерно на том же уровне, с тенденцией в сторону увеличения этих показателей к 2019 г. Доминирующим видом оставалась полихета *G. oculata*. Однако изменения биомассы и численности коснулись массовых видов: *S. typicus* и *M. sarsi*. Так, в материалах 2003 г. практически отсутствовал один из важных видов-эдификаторов мягких грунтов *S. typicus*. Несмотря на теплый период, отмеченный для Баренцева моря и благоприятно влияющий на развитие данного вида (Вязникова и др. [Vyaznikova et al.] 2015), его численность была мала, что связано с тем, что *S. typicus* является одним из наиболее доступных пищевых объектов для камчатского краба. Поселения *S. typicus* формируют заросли хитиноподобных трубок, расположенных вертикально в грунте; часть трубки зарывается в грунт, другая остается в толще воды (Вязникова и др.

[Vyaznikova et al.] 2015), являясь легкой добычей для камчатского краба. Однако в 2019 г. в целом по району было отмечено значительное увеличение суммарной численности (в 3 раза) и биомассы (в 2 раза) этого вида, что, по всей видимости, связано с уменьшением пресса на сообщества полихет со стороны камчатского краба (Баканев и др. [Bakanev et al.] 2022). В отношении многощетинкового червя *M. sarsi* установлено снижение его биомассы и увеличение численности. В материалах 2019 г. средний вес одной особи *M. sarsi* стал ниже. В 2003 г. эта величина составляла 0.024 ± 0.010 г, в 2019 г. – 0.007 ± 0.002 г. Обычно уменьшение размеров особей у *M. sarsi* связано с существованием популяции на краю ареала в неблагоприятных условиях или с появлением урожайного пополнения. При адаптации к неблагоприятным условиям данный вид червей переходит на бесполое размножение, и такие особи в несколько раз меньше, чем обычные (Фролова [Frolova] 2008). Причину отмеченного снижения средней массы тела *M. sarsi* еще предстоит выяснить.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в период с 2003 г. по 2019 г. в поселениях полихет Варангер-фьорда отмечено увеличение ряда количественных показателей и частоты встречаемости видов на станциях. Увеличение обилия ряда видов, в особенности такого массового вида, как *S. tyrricus*, демонстрирует снижение пресса камчатского краба и усиление межвидовой конкуренции за доступные ресурсы. Потепление, продолжающееся в Баренцевом море, положительно сказывается на обилии ряда видов. Индексы биоразнообразия и выровненности говорят об отсутствии резких и катастрофических изменений в поселениях многощетинковых червей Варангер-фьорда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны рецензентам за положительную оценку нашей работы и критические замечания. Публикация выполнена в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00004-23-00 и госзадания ЗИН РАН № 122031100275-4.

ЛИТЕРАТУРА

- Alimov A.F. and Bogutskaya N.G. 2004. Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. Partnership of Scientific Publications KMK, Moscow, 436 p. [In Russian].
- Anisimova N.A. and Manushin I.E. 2003. Nutrition of red king crab in the Barents Sea. In: V.A. Bizikov, A.V. Stesko, D.O. Alexeev, A.I. Bujanovsky, A.V. Dolgov, M.A. Novikov, M.V. Pereladov, E.V. Sentyabov and K.M. Sokolov (Eds). Red king crab in the Barents Sea. PINRO, Murmansk: 170–189. [In Russian].
- Averintsev V.G. and Sikorsky A.V. 1986. Zoobenthos. Type Annelida – annelids, class Polychaeta – polychaetes. In: G.G. Matishov, V.G. Averintsev and K.V. Galaktionov (Eds). Life and living conditions in the benthos of the Barents Sea. Publishing House of KF AS USSR, Apatity: 99–102. [In Russian].
- Bakanev S.V., Matyushkin V.B., Sennikov A.M. and Stesko A.V. 2022. Dynamics of stocks and use of the raw material base of commercial invertebrates in the Barents and White Seas in 2000–2020. *Bulletin of the Murmansk State Technical University*, 25(3): 270–284. [In Russian]. <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2022-25-3-270-284>
- Deart Yu.V. and Britaev T.A. 2014. “New” bottom community dominated by owenids (Polychaeta, Oweniidae) off the coast of Murman: structure and reasons for its appearance. *Reports of the Academy of Sciences*, 454(2): 232–232. [In Russian]. <https://doi.org/10.7868/s0869565214020261>
- Denisenko S.G. 2007. Zoobenthos of the Barents Sea under conditions of changing climate and anthropogenic influence. In: V.G. Tarasov (Ed.). Dynamics of marine ecosystems and modern problems of the conservation of biodiversity in the seas of Russia. Dal’nauka, Vladivostok: 418–511. [In Russian].
- Denisenko S.G. and Titov O.V. 2003. Distribution of zoobenthos and primary production of plankton in the Barents Sea. *Oceanology*, 43(1): 78–88. [In Russian].
- Denisenko S.G., Barbashova M.A., Skvortsov V.V., Belyakov V.P. and Kurashov E.A. 2013. The results of an assessment of the ecological state of zoobenthos communities according to the difference of evenness index (D_E). *Inland Water Biology*, 6: 39–47. <https://doi.org/10.1134/S1995082912040062>
- Frolova E.A. 2008. Fauna and ecology of polychaete worms (Polychaeta) of the Kara Sea. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Murmansk: 30 p. [In Russian].
- Gagaev S.Yu., Denisenko S.G., Sikorsky A.V., Strelkova N.A. and Frolova E.A. 2021. Pechora Sea polychaete worms: biodiversity and spatial distribution. *Theoretical and Applied Ecology*, 2: 208–214. [In Russian]. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2021-2-208-214>

- Galkin Yu.I. 1989.** Long-term changes in the bottom fauna of transitional biogeographical areas using the example of the Barents Sea. In: O.A. Scarlato and G.G. Matishov (Eds). Life and environment of the polar seas. Nauka, Moscow: 157–164. [In Russian].
- Hammer O., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001.** PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1–9.
- ICES. 2022.** Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). ICES Scientific Reports. Copenhagen: 235 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.20051438.v1>
- Leibson R.G. 1939.** Quantitative accounting of the bottom fauna of Motovsky Bay. *Proceedings of VNIRO*, 1: 127–192. [In Russian].
- Manushin I.E. 2008.** The average mass of an individual as an indicator of the rate of turnover of matter in populations of aquatic ectothermic animals. Materials of the X Readings in memory of K.M. Deryugin (7 Desember 2007, Saint Petersburg). Saint Petersburg University, Saint Petersburg: 29–34. [In Russian].
- Manushin I.E. 2021a.** Nutrition of the King crab in the southern part of the Barents Sea. In: V.A. Bizikov, A.V. Stesko, D.O. Alexeev, A.I. Bujanovsky, A.V. Dolgov, M.A. Novikov, M.V. Pereladov, E.V. Sentyabov and K.M. Sokolov (Eds). King crab in the Barents Sea. VNIRO, Moscow: 283–337. [In Russian].
- Manushin I.E. 2021b.** Food consumption of King crab. In: V.A. Bizikov, A.V. Stesko, D.O. Alexeev, A.I. Bujanovsky, A.V. Dolgov, M.A. Novikov, M.V. Pereladov, E.V. Sentyabov and K.M. Sokolov (Eds). King crab in the Barents Sea. VNIRO, Moscow: 337–342. [In Russian].
- Manushin I.E., Zakharov D.V., Strelkova N.A., Lyubin P.A., Zhuravleva N.E., Vyaznikova V., Nosova T.B., Blinova D.Yu. and Khacheturova K.S. 2021.** Assessment of the impact of the red king crab on the benthos of the Eastern Murman regions. In: V.A. Bizikov, A.V. Stesko, D.O. Alexeev, A.I. Bujanovsky, A.V. Dolgov, M.A. Novikov, M.V. Pereladov, E.V. Sentyabov and K.M. Sokolov (Eds). King crab in the Barents Sea. VNIRO, Moscow: 651–660. [In Russian].
- Norway sets crab quotas for 2024.** Available from: <https://weareaquaculture.com/news/fisheries/norway-sets-crab-quotas-for-2024> (last accessed 15 March 2023)
- Pielou E.C. 1966.** The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131–144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Shannon C.E. 1948.** A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3): 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Sørensen T.A. 1948.** A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Skrifter*, 5(4): 1–34.
- Strelkova N.A. 2016.** On the acclimatization of the snow crab opilio in the waters of the Barents and Kara seas. In: N.A. Strelkova, I.E. Manushin and A.M. Sennikov (Eds). Snow crab *Chionoecetes opilio* in the Barents and Kara seas. PINRO, Murmansk: 17–34. [In Russian].
- Strelkova N.A., Manushin I.E., Zakharov D.V. and Vyaznikova V.S. 2021.** Assessment of the impact of the King crab on the benthos of the regions of Western Murman. In: V.A. Bizikov, A.V. Stesko, D.O. Alexeev, A.I. Bujanovsky, A.V. Dolgov, M.A. Novikov, M.V. Pereladov, E.V. Sentyabov and K.M. Sokolov (Eds). King crab in the Barents Sea. VNIRO, Moscow: 600–650. [In Russian].
- Tancyura A.I. 1973.** On seasonal changes in currents in the Barents Sea. *Proceedings of PINRO*, 34: 108–112. [In Russian].
- Trofimov A.G. 2021.** Current trends in oceanographic conditions of the Barents Sea. *Proceedings of VNIRO*, 186(4): 101–118. [In Russian]. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-186-101-118>
- Trofimov A.G., Karsakov A.L. and Ivshin V.A. 2018.** Climate changes in the Barents Sea over the last half century. *Proceedings of VNIRO*, 173: 79–91. [In Russian]. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2018-173-79-91>
- Vyaznikova V.S., Manushin I.E. and Frolova E.A. 2015.** Two strategies for the existence of polychaetes in the Barents Sea based on *Spiochaetopterus typicus* and species of the family Maldanidae. Materials of the XVII Readings in memory of K.M. Deryugin (5 December 2014, Saint Petersburg). Saint Petersburg University, Saint Petersburg: 52–68. [In Russian].
- WoRMS 2023.** World Register of Marine Species (WoRMS). Available from: <http://www.marinespecies.org/index.php> (last accessed 15 December 2023)
- Zaika V.E. 1983.** Comparative productivity of hydrobiota. Naukova Dumka, Kiev, 208 p. [In Russian].
- Zakharov D.V., Manushin I.E., Jorgensen L.L. and Strelkova N.A. 2024.** The influence of the red king crab and snow crab on megabenthos communities of the Barents Sea. *Marine Biological Journal*, 9(1): 32–50. [In Russian]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2024.09.1.03>
- Zakharov D.V., Manushin I.E., Nosova T.B., Strelkova N.A. and Pavlov V.A. 2021.** Diet of snow crab in the Barents Sea and macrozoobenthic communities in its area of distribution. *ICES Journal of Marine Science*, 78(2): 545–556. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa132>
- Zakharov D.V., Manushin I.E., Strelkova N.A., Khacheturova K.S., Blinova D.Yu. and Kudryasho-**

- va A.S. 2022.** Changes in benthic communities in the Kola Peninsula bays in the 21st century. Proceedings of the XI International Scientific and Practical Conference. Vol. III (IV) (24–28 October 2022, Moscow). Institute of Oceanology named after P.P. Shirshov RAS, Moscow: 102–105. [In Russian].
- Zenkevich L.A. and Brotskaya V.A. 1937.** Materials on the ecology of the leading forms of benthos of the Barents Sea. *Uchenye zapiski Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta*, 13: 203–236. [In Russian].
- Zhirkov I.A. 2001.** Polychaetes of the Arctic Ocean. Janus-K, Moscow, 631 p. [In Russian].
- Zolotarev P.N. 2013.** Zoobenthos of the Varanger fjord (the Barents Sea) in Sigsbee trawl catches. *Zoological Journal*, 92(8): 981–981. [In Russian]. <https://doi.org/10.7868/S0044513413080163>