

Е.И.Барабанщиков

**ЯПОНСКИЙ МОХНАТОРУКИЙ КРАБ
(*ERIOSCHEIR JAPONICUS* DE HAAN)
ЭСТУАРНО-ПРИБРЕЖНЫХ СИСТЕМ
ПРИМОРСКОГО КРАЯ**

Биология японского мохнаторукого краба, обитающего в эстуарных системах Приморья, в научной литературе описана слабо: имеются отрывочные общие данные в некоторых работах (Виноградов, 1950; Животные и растения ..., 1976; Определитель ..., 1995). Наиболее полная характеристика представлена только в трёх публикациях (Дулькейт, 1937; Барабанщиков, 1999а, 2001а).

Настоящая работа выполнена на основании комплексных мониторинговых исследований, проводившихся лабораторией внутренних водоёмов ТИПРО-центра в эстуариях рек южного Приморья с 1993 по 2001 г. Проанализировано более 1100 экз. крабов и 1150 планктонных проб с использованием стандартных методик (Киселёв, 1969; Руководство ..., 1979). Сбор крабов производился с помощью ставных сетей, закидного невода и вручную. Планктонные пробы отбирались сетью Нансена, изготовленной из газа № 77, с площадью входного отверстия 0,05 м². Сбор проб проводился ежемесячно в течение суток через каждые 4 ч на стандартных точках, выбранных в средней части внутреннего эстуария рек, а также разово в его верхней и нижней части и во внешней зоне. Параллельно на каждой станции измерялись послойно температура и солёность воды.

Экология вида и условия обитания

Японский мохнаторукий краб обитает в эстуарных системах от Восточно-Китайского до Охотского морей (Виноградов, 1950; Определитель ..., 1995; Лабай, 1999). В Приморье, по нашим данным, он встречается от юга Хасанского до южной части Тернейского района.

Наиболее многочислен краб в эстуарно-прибрежных системах зал. Петра Великого и на западной стороне российской части Японского моря до р. Киевка. Севернее его количество значительно ниже. Низкая численность и отсутствие *Er. japonicus* на севере Приморья связаны с холодным термическим режимом рек и прилегающих частей моря, очень короткими внутренними эстуариями большинства водотоков. Хотя часть рек имеет в низовьях разветвлённую сеть солоноватоводных протоков и озёр, идущих вдоль моря, которые образуют эстуарную систему, однако и в них вид также отсутствует. Это происходит потому, что зимой в результате штормов во многие из данных водоёмов попадает большое количество морской воды, что приводит к очень неустойчивому режиму

в них с резкими перепадами солёности. Мы наблюдали, например, в системе р. Самарга после подобных явлений массовую гибель пресноводной ихтиофауны (гольянов Лаговского *Phoxinus lagowskii* и девятииглых колюшек *Pungitius sinensis*), а также миног (р. *Lethenteron*), краснопёркок (р. *Tribolodon*), кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и молоди сахалинского тайменя (*Parahucho perryi*). Кроме того, многие реки впадают прямо в море, так как бухт, во всяком случае крупных, нет, береговая полоса довольно ровная, что также играет немалую роль в отсутствии в этих водоёмах краба. Следовательно, все вышеназванные факторы ограничивают обитание вида на севере Приморья до эстуариев рек Джигитовка и Серебрянка, расположенных в Тернейском районе.

Основная масса крабов в течение всего года держится в средней и нижней части внутренней эстуарной зоны реки. Такое их распределение вполне вписывается в тип каждого эстуария (Барабанщиков, 1997). На дне в местах обитания чаще всего отмечается слой ила различной толщины, имеются каменистые выходы, на которых образуются устричные банки, нередко в нижней части эстуария встречаются скопления водорослей, песок. В качестве убежищ взрослые *Er. japonicus* используют любые естественные укрытия и, по нашим наблюдениям, норы не роют (Kobayashi, Matsuura, 1994; Барабанщиков, 1999а), хотя Г.Д. Дулькейт (1937) отмечал, что они в них прячутся во время линьки. Линяющие крабы очень часто попадались в районе мостов на сваях либо на каких-нибудь возвышающихся над дном предметах. Отсутствие нор у *Er. japonicus*, вероятно, связано с активными перемещениями, особенно самцов и самок без яиц, по всей эстуарной системе. Молодь также использует естественные укрытия — устричные банки, заросли водорослей и другие подходящие убежища.

Солёность воды в поверхностном слое в местах, где чаще всего встречается краб, колеблется обычно в пределах 0–10 ‰, а в придонном 10–20, реже до 30 ‰ и более. Данный показатель сильно изменчив как в течение года из-за колебаний стока пресной воды и сгонно-нагонных явлений, так и в течение суток главным образом из-за приливов и отливов.

Температура воды также претерпевает сильные изменения. В зимний период её значения наиболее низки и колеблются около 0 °С. Весной после таяния и схода льда происходит постепенное увеличение температуры воды и к середине мая данный показатель составляет в различных реках от 7 до 10 °С и выше. Диапазон летних значений велик и различается в разные годы и в реках с эстуариями разного типа. Он зависит от тех же факторов, что мы отмечали и для солёности, а также прогрева воды в реке и побережье за счёт солнечного тепла. Благодаря этому значение температуры воды уже в июне колеблется в различных водоёмах и в разные годы от 13 до 25 °С. Максимум данный показатель достигает во второй половине июля — второй половине августа при 20–28 °С, после чего наблюдается постепенное либо резкое его снижение. Перепад значений температуры воды в течение суток может составлять 1–7 °С, а между поверхностным и придонным слоем — 0–3 °С. Наибольшие изменения в термическом режиме рек отмечаются в период прохождения обильных дождей, после которых чаще всего наблюдается похолодание водного потока. Обычно к концу сентября — первой половине октября значение температуры воды понижается до 10–15 °С, а минимум (около 0 °С) отмечается в январе—феврале.

Er. japonicus свойствен половой диморфизм. Самцы, в отличие от самок, имеют узкий abdomen и мощные обильно покрытые густыми волосками клешни (рис. 1–6), но у неполовозрелых самцов этот “вторичный половой признак” не выражен (см. рис. 5, а; 7–9). У молодых особей с шириной карапакса менее 40 мм отсутствуют лобные лопасти, величина которых у взрослых может достигать 0,5–2,5 мм (Барабанщиков, 1999а).

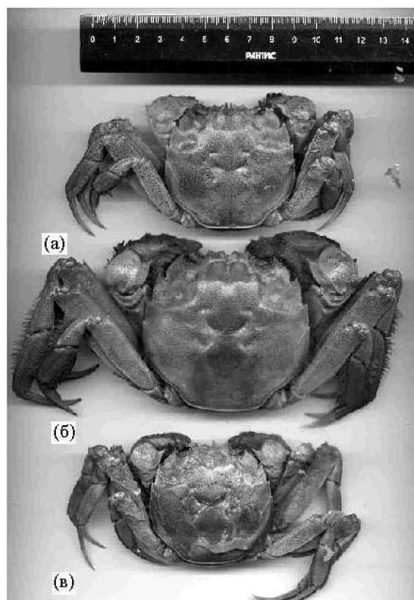


Рис. 1. Взрослые самцы японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид со спины: **а** — особь с видоизменённым абдоменом; **б, в** — нормальные особи

Fig. 1. Adult males of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from back side: **a** — specimen with transitional form of abdomen; **б, в** — normal specimens

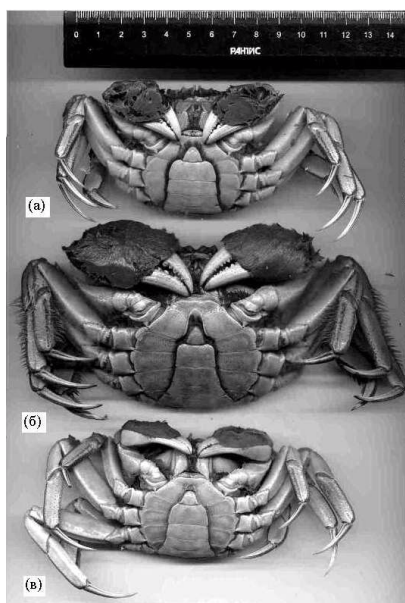


Рис. 2. Взрослые самцы японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид с брюшной стороны: **а** — особь с видоизменённым абдоменом; **б, в** — нормальные особи

Fig. 2. Adult males of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from abdominal side: **a** — specimen with transitional form of abdomen; **б, в** — normal specimens

Крабы имеют различные варианты окраски верхней части карапакса, связанной как с грунтами в местах обитания, так и с моментом последней линьки. Цвет её изменяется от тёмно-зелёного до чёрного, обычно он зелёно-коричневый. Нижняя часть карапакса светлая, но у особей, обитающих на илах, появляется чёрный оттенок.

Нередко на крабах поселяются разные представители флоры и фауны. Если особи давно не линяли, то на верхней стороне карапакса могут появляться энтероморфа, устрицы, баянусы, мшанки, в зависимости от времени года и мест обитания. Взрослых линяющих самцов чаще всего находили в реках во второй половине июля — августе (Барабанщиков, 1999а). Однако в отдельные годы первые линяющие самцы встречались

в конце мая — начале июня. Процесс линьки отмечался нами обычно только один раз в год. Самки скорее всего линяют после вынашивания яиц в августе.

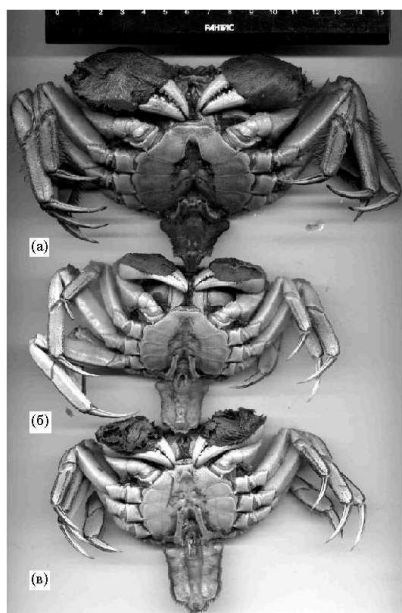


Рис. 3. Взрослые самцы японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид с внутренней стороны абдомена: **а, б** — нормальные особи; **в** — особь с видоизменённым абдоменом

Fig. 3. Adult males of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from internal side of abdomen: **a, б** — normal specimens; **в** — specimen with transitional form of abdomen

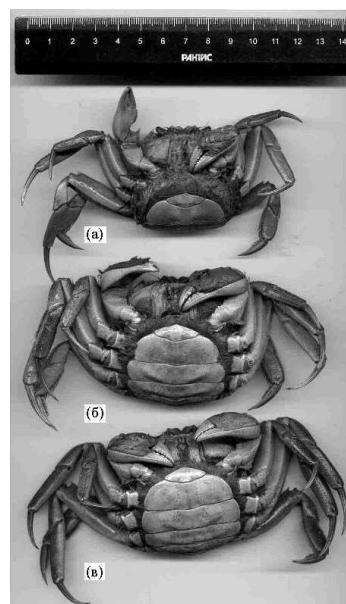


Рис. 4. Взрослые самки японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид с брюшной стороны: **а** — самка с яйцами; **б, в** — самки без яиц

Fig. 4. Adult females of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from abdominal side: **a** — ovigerous female; **б, в** — females without eggs

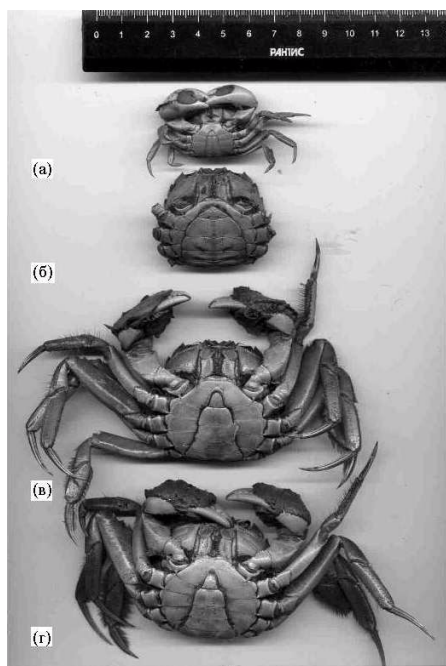


Рис. 5. Разноразмерные особи японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид с брюшной стороны: **а** — неполовозрелый самец; **б** — особь с видоизменённым абдоменом; **в, г** — взрослые самцы

Fig. 5. Different size specimens of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from abdominal side: **a** — impuberal male; **б** — specimen with transitional form of abdomen; **в, г** — adult males



Рис. 6. Взрослая особь японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*) с видоизменённым абдоменом. Вид с внутренней стороны абдомена

Fig. 6. Adult specimen of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*) with transitional form of abdomen. View from internal side of abdomen

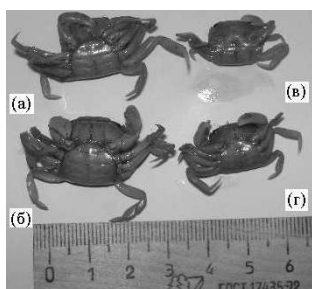


Рис. 8. Молодь японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид с брюшной стороны: **а, б** — самки; **в** — особь с видоизменённым абдоменом; **г** — самец

Fig. 8. Juvenile of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from abdominal side: **a, б** — females; **в** — specimen with transitional form of abdomen; **г** — male

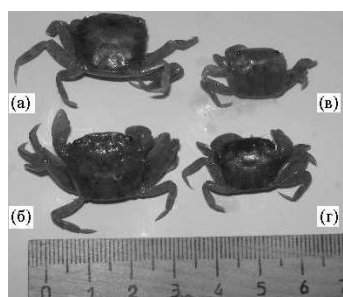


Рис. 7. Молодь японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид со спинной стороны: **а, б** — самки; **в** — особь с видоизменённым абдоменом; **г** — самец

Fig. 7. Juvenile of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from back side: **a, б** — females; **в** — specimen with transitional form of abdomen; **г** — male



Рис. 9. Молодь японского мохнаторукого краба (*Er. japonicus*). Вид с брюшной стороны (два верхних ряда — самцы, два нижних ряда — самки)

Fig. 9. Juvenile of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*). View from abdominal side (two upper line — males; two lower line — females)

Часто нам попадались особи с регенерирующими конечностями, которые вырастали после того, как им их отрывали рыбаки, когда крабы запутывались в сетях. В поведении при защитной реакции у взрослых *Er. japonicus* мы отмечали три момента: они при возникновении опасности либо затаивались, либо убегали, либо принимали угрожающую позу. Редко половозрелые особи при защите жертвовали клешней и скрывались, что отмечено ещё Г.Д.Дулькейтом (1937). Такое поведение, по нашему мнению, больше свойственно молодежи, которая чаще линяет и быстрее восстанавливает утраченное, взрослые же обычно стараются либо убегать, либо пугать нападающего.

Наиболее активны крабы в ночное время суток, а в пасмурную погоду круглосуточно. Днём они стараются прятаться, используя различные естественные убежища, и перемещения их ограничены. Нередко раз-

личного рода передвижения связаны с суточными и более долговременными изменениями границ эстуарной системы, так как *Er. japonicus* малочислен как в чисто пресной, так и в чисто морской воде.

Обычно среди взрослых крабов встречаются особи, имеющие ширину карапакса от 50,0 до 65,0 мм, максимальные значения данного показателя, отмеченные нами, у самцов достигали 89,5 мм, у самок — 81,0 мм (Барабанщиков, 1999а), а масса соответственно 350 и 210 г.

Максимальный возраст китайского мохнаторукого краба (*Er. sinensis*) составляет от 6 до 10 лет (Жизнь животных, 1988). Нет оснований считать, что *Er. japonicus* живёт меньше. Он может достигать такого же возраста, а может быть даже большего благодаря тому, что в его жизненном цикле, в отличие от предыдущего вида, имеется продолжительная диапауза, связанная с периодом зимовки.

Питается японский мохнаторукий краб разнообразной пищей как животного, так и растительного происхождения (Дулькейт, 1937; Барабанщиков, 1999а). С одной стороны, он выполняет санитарную функцию, потребляя полуразложившиеся останки, а с другой — наносит вред, уничтожая икру фитофильных рыб и поедая попавшую в рыболовные снасти рыбу. Двойственность такого характера питания *Er. japonicus* играет положительную роль для экосистемы при его низкой численности, а при высокой — отрицательную. Молодь крабов потребляет большей частью полуразложившиеся водоросли. Как пишет Г.Д.Дулькейт (1937), *Er. japonicus* отбирает пищу у более слабых особей, а также уничтожает линяющих пресноводных раков р. *Cambaroides*, забираясь в ритральную зону (зона реки горного характера с быстрым течением и каменистым дном) рек. Учитывая это, можно предположить, что наличие японского мохнаторукого краба в водоёме определяет нижнюю границу распространения дальневосточных речных раков, которая зачастую совпадает с верхней границей проникновения его в ритраль водотока. Однако в низовьях ручья Ключ (в пределах верхней части его внутреннего эстуария), впадающего в приустьевую зону р. Артёмовка, в начале июня 2002 г. мы находили в одних и тех же местах взрослых и линяющих самцов и молодь японского мохнаторукого краба совместно с пресноводной креветкой *Palaemonetes sinensis* и разноразмерными особями рака Шренка (*Cambaroides schrenki*), включая только что покинувших самок маленьких рачков. И те, и другие были довольно многочисленны, и каких-либо признаков конкуренции не было заметно. Следовательно, питание японского мохнаторукого краба раками возможно при отсутствии другой доступной пищи и специально, как конкурента, он их не уничтожает.

В период нахождения в планктоне личинками *Er. japonicus* могут питаться многочисленные планктофаги, как рыбы, так и беспозвоночные. Особую роль в регуляции численности вида, возможно, играют медузы, в частности *Aurelia aurita* и корнеротая — *Rhopilema esculenta*. Они скапливаются в конце лета в больших количествах в эстуарной зоне рек, в основном во внешней части, и, без сомнения, зоа японского мохнаторукого краба можно обнаружить в составе их пищевого комка.

Взрослые особи *Er. japonicus* в пределах эстуариев Приморского края, по-видимому, не имеют врагов. Молодь с шириной карапакса 10–30 мм часто встречается в желудках рыб семейства Cottidae (Барабанщиков, 1999а), главным образом *Muohoscephalus stelleri*, *M. jaok* и *M. brandti*. Среди потенциальных врагов можно назвать представителей семейства Pleuronectidae, гольцов (р. *Salvelinus*) и сахалинского тайменя (*Parahucho perryi*), а в пределах ареала — мелких акул (*Squalus acanthias* и др.) и осетровых (*Huso dauricus* и *Acipenser medirostris*).

На *Er. japonicus*, как и на других видах крабов, паразитирует усоногий корнеголовый рачок р. *Sacculina*. Под его воздействием в организме происходят сильные изменения. У молодых самцов крабов подавляется развитие половой системы, и с каждой линькой они становятся всё больше и больше похожими на самок. Взрослые особи из-за влияния паразита не изменяются, но у них происходит паразитарная кастрация. Японскими исследователями описан случай, когда под воздействием саккулины самец *Er. japonicus* стал откладывать нормальные яйца (Жизнь животных, 1988). В период проведения наших работ особи, поражённые паразитом, во всяком случае, имеющие экстерну, не попадались. В Японии отмечены находки *Er. japonicus*, на которых поселялась саккулина (Kobayashi et al., 1997).

Нам встречались крабы с видоизменённой формой абдомена двух типов, и общее количество таких животных в среднем достигало немного больше 1 %, а в отдельные периоды — до 15 %. Особи с абдоменом первого типа (см. рис. 5, б, 6, 8, в) имели округлую форму брюшка, почти такую же, как у самок, но чуть уже. У некоторых из них имелся только совокупительный орган, как у самца, а у других он был вместе с плеоподами, как у самок. Клешни этих крабов были такими же, как у особей женского пола. Особи с абдоменом второго типа более всего походили на самцов (см. рис. 2, а, 3, в), только форма брюшка отличалась большей шириной. Вполне возможно, что такие изменения у *Er. japonicus* могут быть связаны с влиянием паразитического рачка из р. *Sacculina*, а может быть и с внутривидовыми процессами, определяющими инверсию пола и отвечающими за регуляцию численности вида (Барабанщиков, 1999а).

Жизненный цикл

Зимуют мохнаторукие крабы в нижней и средней части эстуарной зоны. Они скапливаются на зимовальных ямах, где ведут малоподвижный образ жизни.

Весной, после схода льда, начинаются перемещения взрослой части популяции для размножения в участки, где солёность воды составляет не менее 10 ‰. Молодь и не участвующие по каким-либо причинам в процессе спаривания половозрелые особи постепенно распределяются в основном по внутренней эстуарной зоне. Все перемещения крабов по различным частям эстуария целиком зависят от значений солёности воды. Доля особей, встречающихся в чисто пресной или чисто морской воде, обычно не превышает 10 % общего количества. Мы отмечали единично взрослых крабов в ритральной зоне реки на расстоянии до 10 км и даже значительно дальше от границы эстуария. В р. Артёмовка они проникают через невысокую водоспускную плотину электростанции АртёмГРЭСа и поднимаются вверх до плотин Артёмовского и Кучелиновского водохранилищ. Сотрудникам лаборатории внутренних водоёмов и континентальной НИС ТИНРО-центра, а также местным жителям неоднократно встречался в сетных уловах японский мохнаторукий краб в оз. Ханка и его бассейне. Попал он в водоём в результате несанкционированного выпуска нашими рыбаками скорее всего из р. Раздольной, однако размножаться в нём вид не сможет, так как для этого ему необходима солёная вода.

Спаривание у крабов в Приморье происходит в апреле—мае и начинается при температуре воды около 7 °С. Предкопулятивное поведение, как пишет Кобаяси (Kobayashi, 1999а, б), отсутствует. Самец, если самка его не отвергает, захватывает её, после чего происходит процесс

спаривания, который по времени занимает менее часа. Закончив копуляцию, самец удерживает самку, пока она не отложит яйца, и только потом отпускает её. После спаривания большая часть особей мужского пола разбредается по всей эстуарной зоне, а женского — остаётся преимущественно в нижней части реки и приустьевых пространствах моря. Откладка яиц, соединённых в длинные нити тяжами, выделяемыми цементными железами, происходит на плеоподы, расположенные на внутренней стороне абдомена, и начинается при температуре не менее 7 °С.

Яйценосные самки нам попадались в различных водоёмах Приморья начиная со второй половины апреля до конца сентября, однако наибольшее их количество отмечалось в июне — первой половине июля, и уже к августу они практически не встречались. Температура воды в начале периода откладки яиц составляла 7–10 °С, максимум — 15–25 °С, а в конце — около 15 °С (Барабанщиков, 2001б). Солёность воды в местах, где самки вынашивают яйца, колеблется в пределах 10–35 ‰ как в течение всего сезона, так и в течение суток. Следует заметить, что нам попала одна погибшая яйценосная самка японского мохнаторукого краба в пресной воде ирригационных каналов, соединяющихся с оз. Орловским, расположенным в эстуарной зоне бассейна р. Артёмовка и удалённым от её устья на 10 км. Кроме неё в этом же месте отмечались живые самцы этого вида, а также многочисленные креветки р. *Palaemon*, мелкие серебряные караси (*Carassius auratus gibelio*), озёрные гольяны (*Phoxinus phoxinus*) и горчаки (подсемейство *Acheilognathinae*). Вода в это время была пресной. Таким образом, либо зрелые самки после оплодотворения могут откладывать яйца даже в пресной воде, но выживаемость их самих при этом минимальна, либо в водоёме были благоприятные условия для откладки до прошедших сильных дождей. Очевидно, в период размножения особи женского пола очень чувствительны к попаданию в пресную воду, которая вызывает у них шоковое состояние или смерть. В нижней части рек встречались полуживые малоподвижные яйценосные самки после прохождения дождей, когда наступало распреснение до нулевой солёности.

Гибель разноразмерных крабов обоих полов с шириной карапакса 20–50 мм неоднократно отмечалась во внутренней эстуарной зоне различных водотоков в летнее время, в большей степени в июле—августе. Однако с чем может быть это связано, пока неизвестно. Вполне возможно, что причина кроется в комплексе гидрологических факторов, резкое изменение которых приводит к массовой гибели *Er. japonicus*.

За сезон размножения крабы способны несколько раз откладывать яйца. Это подтверждается не только растянутостью данного периода, но и тем, что в аквариальных опытах, проводившихся в океанариуме ТИНРО-центра, самки сразу после выхода зоеа первой кладки откладывали вторую (Федосеев и др., 2001). Японскими исследователями (Kobayashi, Matsuura, 1995a) также проводились работы по изучению репродуктивного цикла краба. Они отмечают, что самки до трёх раз могут откладывать яйца в течение периода размножения, но плодовитость с каждой кладкой становится меньше.

Размерный состав яйценосных особей данного пола сильно варьирует. Как правило, они начинают откладывать яйца на третий год при ширине карапакса около 40 мм. Однако часть их созревает к началу следующего цикла размножения в возрасте неполного года, либо 1+, что отмечено ещё Г.Д. Дулькейтом (1937). Нам встречались такие самки с шириной карапакса 24,0–29,5 мм (Барабанщиков, 1999а) и даже ещё мень-

ших размеров — 16,5–22,5 мм. В связи с этим плодовитость японского мохнаторукого краба, по нашим данным, в водоёмах Приморского края колеблется от 3–5 до 800 тыс. яиц, но чаще всего — 200–500 тыс. (рис. 10). Яйца очень мелкие, их диаметр составляет 375–475 мкм. По данным других исследователей, это значение равно от 100–200 мкм (Дулькейт, 1937) до 292–434 мкм (Kobayashi, Matsuura, 1995b). Учитывая сказанное выше, можно сделать вывод о том, что самки в течение сезона размножения могут откладывать по две—три порции яиц, максимальная индивидуальная плодовитость при этом, возможно, достигает 1,5–2,0 млн.

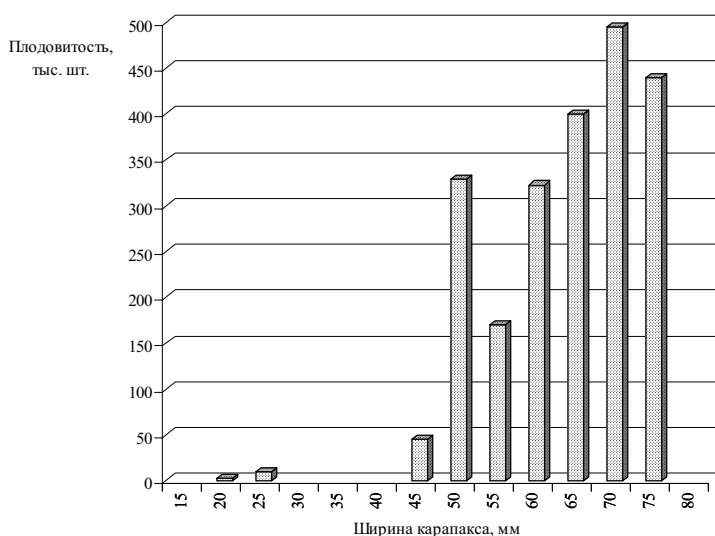


Рис. 10. Изменение средней плодовитости *Er. japonicus* в зависимости от ширины карапакса

Fig. 10. Variation of average fertility of *Er. japonicus* at the dependence from width of carapace

В водоёмах Японии личинки японского мохнаторукого краба на стадии зоэа появляются, в зависимости от значений температуры воды во время развития, по прошествии от 2 нед до 3 мес с момента откладки яиц (Kobayashi, Matsuura, 1995b; Kobayashi, 1999a). По нашим наблюдениям, в эстуариях рек Приморского края этот срок обычно составляет от двух недель до полутора месяцев. Общий вид зоэа, полученных в аквариальных условиях, представлен на рис. 11.

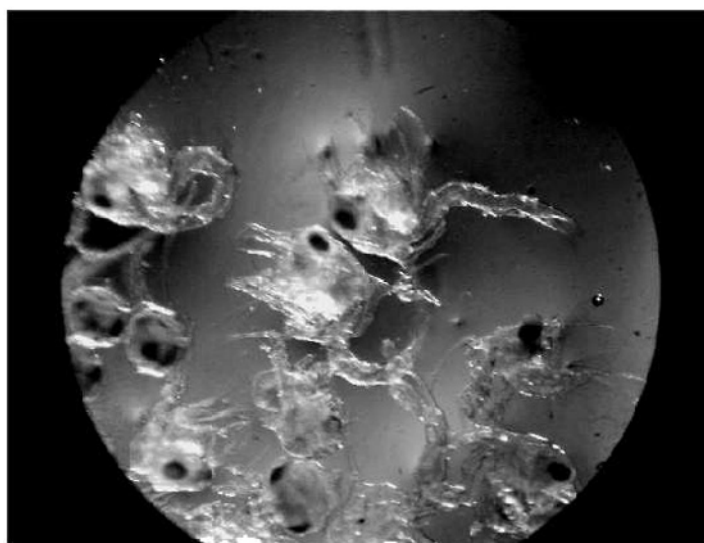


Рис. 11. Зоэа японского мохнаторукого краба *Er. japonicus* (фото предоставлено В.Я.Федосеевым, И.А.Корнейчуком)

Fig. 11. Zoea of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*) (from: V.Ya.Fedoseev, I.A.Korneichuk)

Личинки японского мохнаторукого краба *Er. japonicus* появляются в водоёмах, расположенных в бассейне зал. Петра Великого, начиная с середины июня до конца августа. Севернее мыса Поворотного, как, например, в эстуарии р. Киевка, они встречаются несколько позже — с конца июня до конца сентября. Их так же, как и самок с яйцами, отмечали в нижних частях рек и приустьевых пространствах в море. Зоёя японского мохнаторукого краба, кроме этих участков, часто попадались в бухтах, прилегающих к водотокам, куда их выносило течением. Личинки *Er. japonicus* предпочитают держаться в слабосолёной зоне эстуария и избегают пресной воды, в отличие от взрослых особей, поэтому высоко вверх по реке они практически не отмечаются. Исключением был маловодный 1997 г., когда в р. Раздольной, имеющей протяжённую эстуарную зону, в пробах, взятых в 17 км от устья, встречались зоёя крабов. Следует сказать, что в тот год сток пресной воды был минимальным и основное влияние на формирование водного баланса во внутренней эстуарии оказывало море (Барabanщиков, 1999б). В летние месяцы солёность воды на реперных разрезах, расположенных в средней части эстуарной зоны, минимум на 10 ‰ превышала обычный уровень и достигала 20 ‰ и более. Данный факт ещё раз подтверждает предположение о том, что личинки японского мохнаторукого краба предпочитают воды с более высокой солёностью, избегая пресных. Во время тайфунов, основной период действия которых приходится на август, когда выпадает большое количество осадков, очень много зоёя выносятся далеко в море, и скорее всего практически все они в дальнейшем погибают. Поэтому многоводные годы с повышенным пресным стоком неблагоприятны для воспроизводства вида, в то время как маловодные, наоборот, благоприятны.

Во время выполнения сборов планктонных проб выяснилось, что зоёя японского мохнаторукого краба отмечались не на всех станциях. Численность их во внутренних эстуариях в обычные годы составляла в различных точках от 0 до 20 экз./м³, а в среднем — 0,2–1,0 экз./м³. В маловодный 1997 г. количество личинок краба в тех же местах колебалось от 10 до 600 экз./м³. Это во много раз превышает, например, данные, полученные по камчатскому крабу (*Paralithodes camtschatica*) другими исследователями (Федосеев, Григорьева, 1999). Следует заметить, что суточной динамики в численности зоёя, связанной со сменой дня и ночи, не наблюдалось. Также не было закономерностей в их встречаемости на мелководье и в глубоких местах внутренней эстуарной зоны. Зоёя встречались в различных частях эстуария в любое время. Однако отмечалось, хоть и не всегда сильное, влияние приливов, когда личинки крабов из морского побережья попадали во внутреннюю часть эстуарной зоны, а также из низовьев реки выше по течению. Количество зоёя в бухтах выше, чем во внутренней эстуарии благодаря постоянному выносу из водотоков. Их численность во внешней эстуарной зоне в период вылупления из яиц чаще всего составляет от 2 до 100 экз./м³, а в среднем 8–20 экз./м³, что почти на порядок больше, чем в реках. Внутри бухт они распределены неравномерно: в побережье их обычно больше, чем в центральной части, но основное влияние на количество зоёя в различных участках оказывают местные течения, которыми личинки разносятся. У других видов крабов также отмечается неравномерность в распределении зоёя. Так, для камчатского краба отмечена способность личинок концентрироваться в местах, благоприятных для оседания (Федосеев, Григорьева, 1999). По всей видимости, и у японского мохнаторукого краба имеются подобные поведенческие механизмы.

Размеры зоэа *Er. japonicus* в течение всего периода, когда их можно обнаружить в планктоне, постоянно изменяются. В это время их длина колеблется в пределах от 0,6 до 1,7 мм, но средние значения составляют около 1 мм. На размеры и темп роста зоэа оказывает сильное влияние термический режим в водоёме (рис. 12). Подобное воздействие на развитие личинок отмечается и у камчатского краба (Федосеев, Родин, 1986). Изменение же солёности чаще всего влияет на смертность зоэа *Paralithodes camtschatica*, а не на их размеры. По всей видимости, существует предел оптимальных температурных условий, при которых длина появляющихся личинок японского мохнаторукого краба наибольшая. При отклонении температуры в сторону повышения либо понижения отмечается уменьшение размеров зоэа. Судя по графикам, такие оптимальные значения температуры воды лежат между 17 и 23 °С. Чем выше значения температуры воды в течение периода развития, тем меньше средняя длина личинок во время их вылупления из яиц (рис. 12, в). При оптимальных параметрах среды размеры появляющихся зоэа больше (рис. 12, а). Дальнейшее развитие также зависит от температурных условий в водоёме. Максимальных размеров личинки крабов достигают при оптимальных значениях температуры воды.

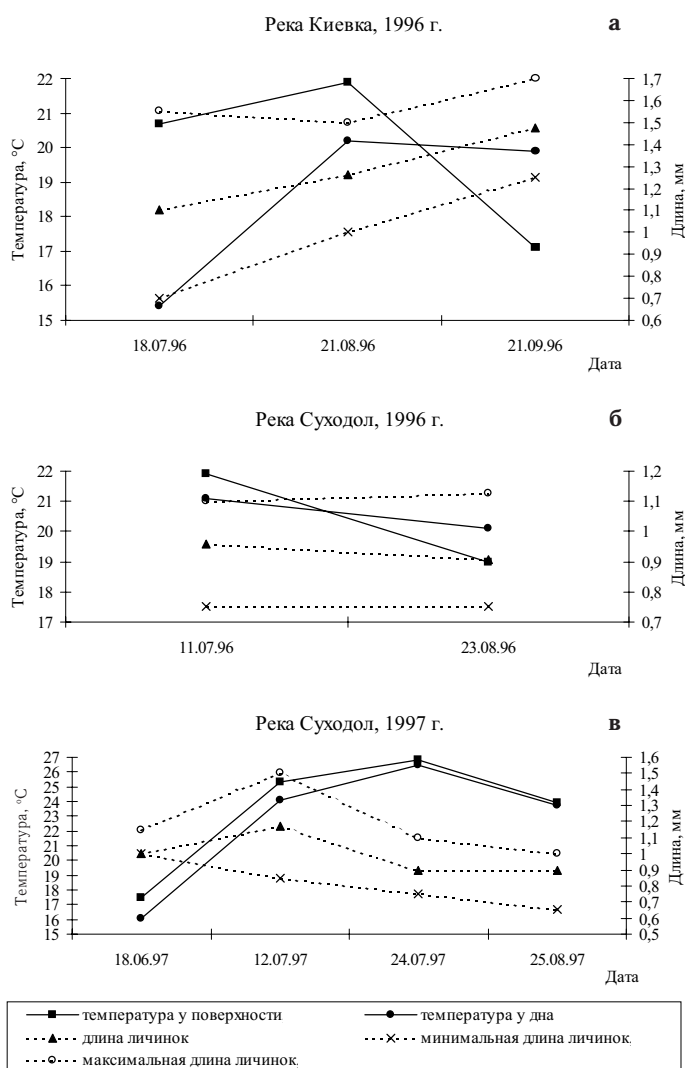


Рис. 12. Изменение средних размеров личинок *Er. japonicus* в зависимости от температуры воды

Fig. 12. Variation of average sizes of larva's of *Er. japonicus* at the dependence from temperature of water

Очень важно для воспроизводства *Er. japonicus* наличие в составе внешней зоны эстуарно-прибрежной системы бухт и мелководных заливов. Это позволяет полнее использовать репродуктивный потенциал вида. Зоэа, которые выносятся за пределы этой системы, погибают, за исключением тех, которые успели к моменту осаднения попасть в другую подобную систему. В маловодные годы, когда морская вода проникает высоко по внутреннему эстуарию, также полнее используется воспроизводительный потенциал вида, так как больше личинок остаётся в реке и оседает в ней, а не выносится за её пределы. По данным Кобаяси (Kobayashi, 1999a), переход зоэа японского мохнаторукого краба на стадию мегалопы и осаднение на подходящий субстрат совершаются в течение 2 нед — 3 мес после вылупления из яиц в зависимости от температурных условий. Поэтому шансы на выживание у личинок напрямую зависят от термического режима полностью во всей эстуарно-прибрежной системе, системы течений в ней, а также размеров бухт или заливов во внешней зоне распреснения, их глубины, открытости и влияния речного стока. Следовательно, чем дольше зоэа могут задерживаться в благоприятных условиях, чем быстрее происходит их развитие, тем выше доля выжившей молоди.

Благодаря высокой дисперсии вида, расселение краба между различными эстуариями частично возможно за счёт планктонной стадии. Годы с повышенным стоком пресной воды, играющие негативную роль для местного воспроизводства *Er. japonicus*, благоприятны для попадания зоэа в другие эстуарно-прибрежные системы и заселения их при отсутствии в данных районах вида либо обмена генофондом между ними, если краб там водится. Также вероятно проникновение вида на планктонной стадии в другие части света вместе с балластными водами и расширение за счёт этого своего ареала.

По окончании планктонной стадии развития у личинок краба происходит переход на стадию мегалопы, при которой они оседают на субстрат. В водоёмах Приморья этот процесс проходит в течение июля—сентября. Наиболее подходящим субстратом для них являются устричные банки, каменистые россыпи, скопления водорослей и другие места с большим количеством укрытий вблизи устьев рек и во внутренней эстуарной зоне. На них и происходит дальнейшее развитие молоди *Er. japonicus* до особей с шириной карапакса около 2 мм (Kobayashi, 1998). Подрастая, они скапливаются в приустьевой зоне реки, если находились далеко от неё, и в нижней части внутреннего эстуария. На этих участках при наличии в них ям молодые крабы зимуют вместе со взрослыми.

Самки и самцы по окончании периода размножения распределяются по всей эстуарной системе, а некоторые, о чём говорилось выше, и вне неё. С наступлением холодов крабы собираются на зимовку в ямах в средней и нижней частях эстуария.

Динамика численности и размерно-половой состав

Изменения размерных характеристик у японского мохнаторукого краба обоих полов в течение первых двух лет жизни по достижении ширины карапакса около 40 мм примерно одинаковы, с небольшим превышением массы у самцов (рис. 13). Это соотношение сохраняется до величины 56 мм, после чего различие значительно возрастает за счёт увеличения размеров клешней у особей мужского пола. Самцы, по всей видимости, растут быстрее, чем самки, благодаря чему достигают большей ширины карапакса.

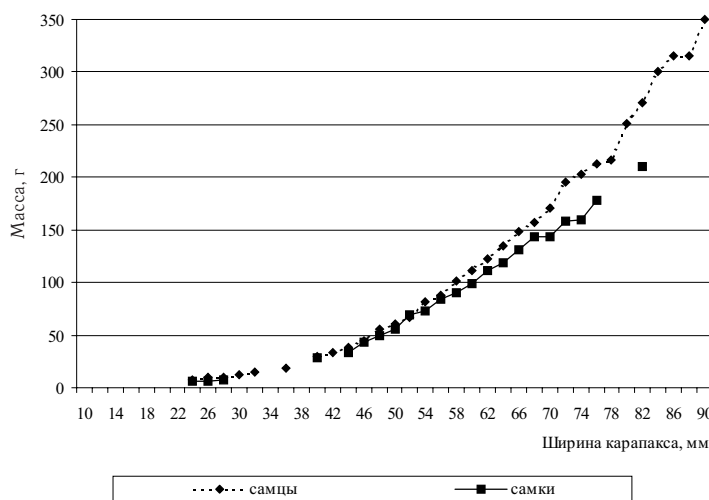


Рис. 13. Зависимость массы от ширины карапакса у японского мохнаторукого краба *Er. japonicus* в водоёмах Приморья

Fig. 13. Dependence of weight from width of carapace of Japanese mitten crab (*Er. japonicus*) in Primorsky Region reservoirs

Соотношение полов у молоди *Er. japonicus* в течение первого года жизни составляет примерно 1: 1 (Барабанщиков, 1999а) (рис. 14). С наступлением половозрелости оно изменяется в зависимости от того, в какой период и в каких местах эстуария встречаются крабы (рис. 15–23). В нижней и частично средней частях эстуарной зоны соотношение самок и самцов чаще всего составляет 2: 3. Оно обычно сохраняется в течение зимовки и начала периода размножения. Доля самок среди взрослых особей ниже, что в первую очередь связано с гибелью их при паводках во время вынашивания яиц, которая может являться своеобразным регулятором численности вида. Следует отметить, что в июне—июле яйценосные самки составляют до 100 % общего количества особей данного пола (см. рис. 15, в, 16, в, 19, в, 20, в, 21, в). Во второй половине августа их доля снижается почти до 50 % (см. рис. 22, в), а в остальное время их, как правило, нет. По окончании периода размножения самок в нижней части эстуария может быть практически столько же либо несколько больше, чем самцов, так как последние в данное время или распределяются для нагула по всему эстуарию, или линяют (см. рис. 20, в, 21, в). Чуть позднее, с понижением температуры воды, эта картина резко меняется и количество особей мужского пола, собирающихся для зимовки в ямы, резко возрастает (рис. 23, б). Количество самцов в верхней части эстуарной зоны в 3–5 раз больше, чем особей противоположного пола. Как правило, данная группировка представлена молодыми половозрелыми самцами с шириной карапакса 40–55 мм и частично до 65 мм. Это связано с поведенческими особенностями вида. Взрослые крупные самцы очень агрессивны в период размножения, и обычно молодые половозрелые особи мужского пола не допускаются ими для участия в спаривании и вынуждены покидать нижние участки эстуария. В пресной воде ритральной зоны рек также чаще всего отмечаются особи из этой размерной группы (Барабанщиков, 1999а). Молодые крабы не участвуют в процессе размножения и почти равномерно распределяются по всей эстуарной зоне для нагула. Однако в нижней и средней части эстуария их доля выше, чем в верхней, что, вероятно, связано с ещё неустойчивым солевым обменом у них. Из-за этой причины, видимо, во время паводков погибает большое количество разноразмерной молоди. По окончании периода размножения и линьки многие взрослые самцы поднимаются в верхнюю часть эстуария.

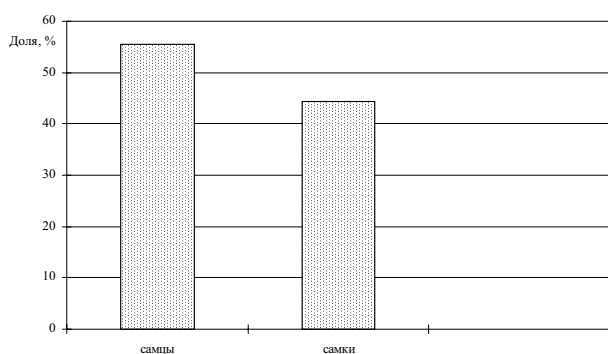


Рис. 14. Половой состав молоди *Er. japonicus*. 1998 г., р. Шкотовка

Fig. 14. Sexual composition of juvenile of *Er. japonicus*. 1998, Shkotovka River

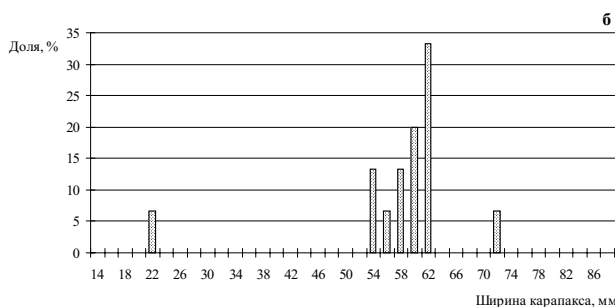
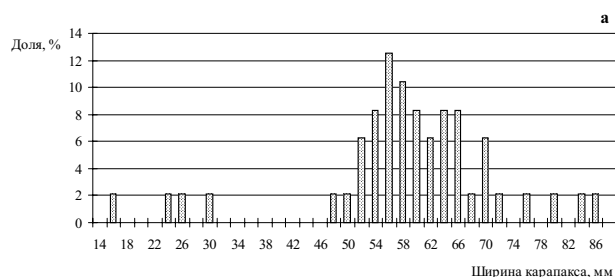
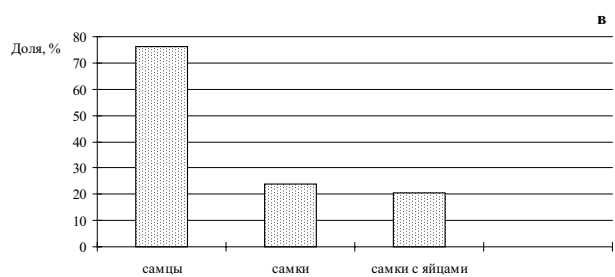


Рис. 15. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (6.06.96 г.), р. Суходол

Fig. 15. Size composition of males (а), females (б) and sexual composition (в) of *Er. japonicus* (6.06.96), Sukhodol River



Молодь в сетных уловах попадалась в незначительных количествах, так как обычно проскальзывала сквозь ячею и очень редко запутывалась, поэтому при анализе размерной структуры учитывалась не полностью. По этой причине, хотя особи с шириной карапакса 20–30 мм часто составляли довольно значительную долю, их количество должно было быть намного выше. При рассмотрении размерной структуры половозрелых особей (см. рис. 15, а, б – 22, а, б; 23, а), встречающихся в средней и нижней части внутреннего эстуария, выделяются несколько групп самцов и самок, имеющих близкие значения ширины карапакса. Они сохраняются как в течение сезона, так и в смежные годы и могут соответствовать определённым классам, которые активно участвуют в размножении. Изменение доли различных размерных групп в течение

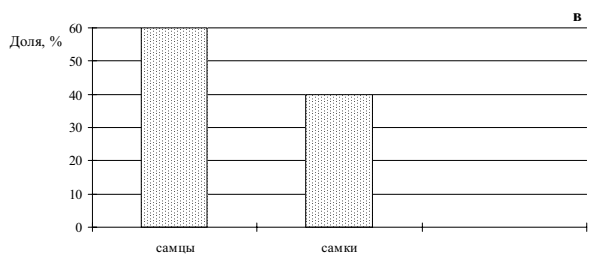
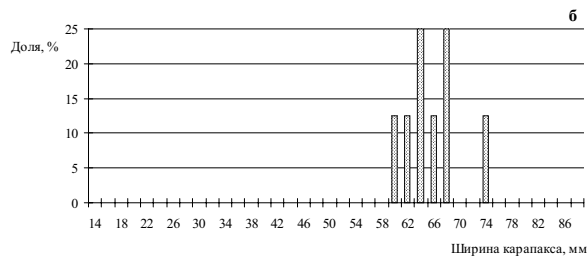
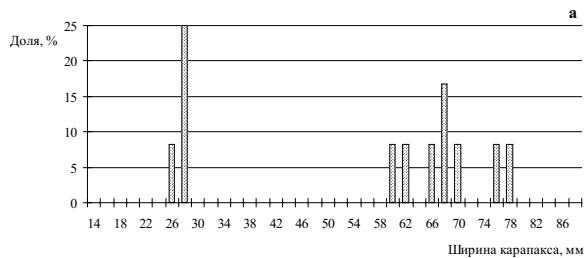
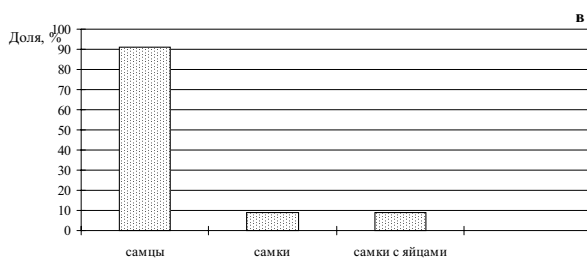
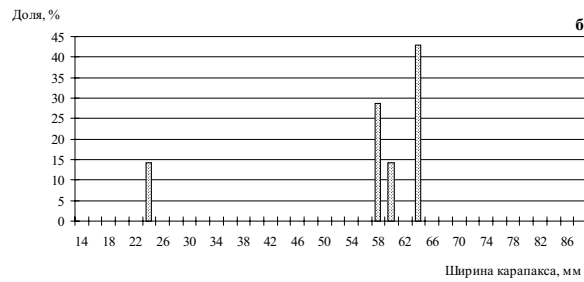
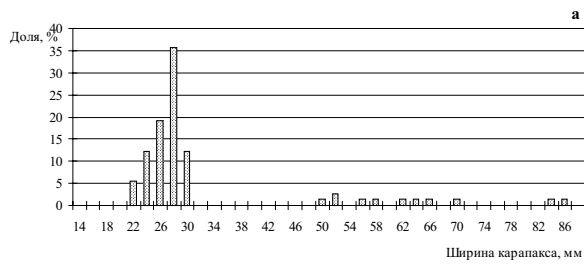


Рис. 16. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (12.07.96 г.), р. Суходол

Fig. 16. Size composition of males (а), females (б) and sexual composition (в) of *Er. japonicus* (12.07.96), Sukhodol River

Рис. 17. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (6.11.96 г.), р. Суходол

Fig. 17. Size composition of males (а), females (б) and sexual composition (в) of *Er. japonicus* (6.11.96), Sukhodol River

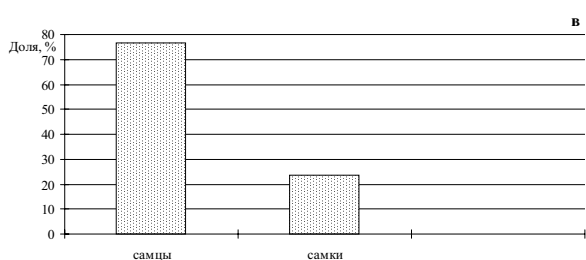
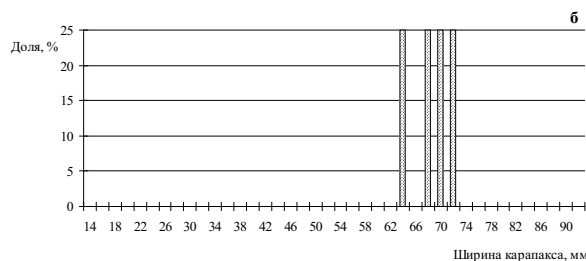
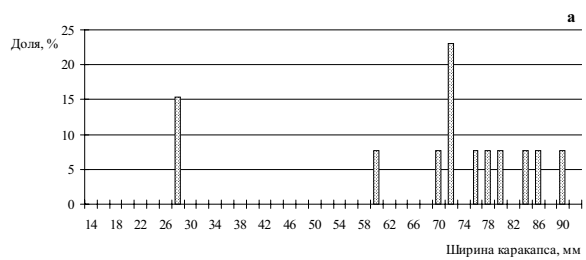


Рис. 18. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (18.05.97 г.), р. Суходол

Fig. 18. Size composition of males (a), females (б) and sexual composition (в) of *Er. japonicus* (18.05.97), Sukhodol River

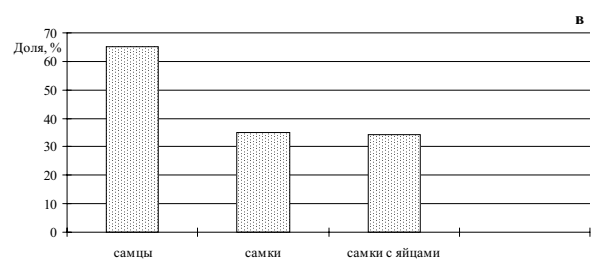
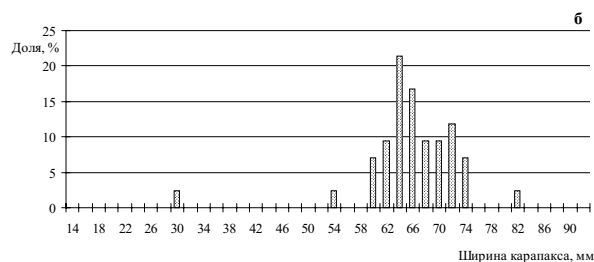
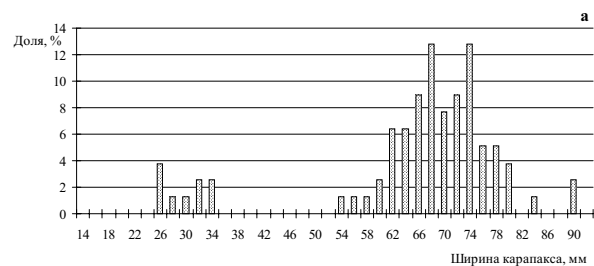


Рис. 19. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (19.06.97 г.), р. Суходол

Fig. 19. Size composition of males (a), females (б) and sexual composition (в) of *Er. japonicus* (19.06.97), Sukhodol River

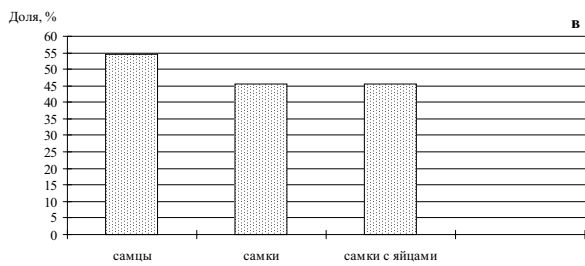
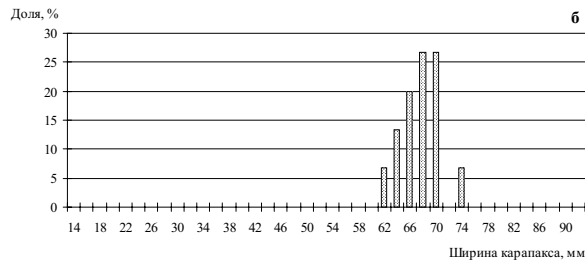
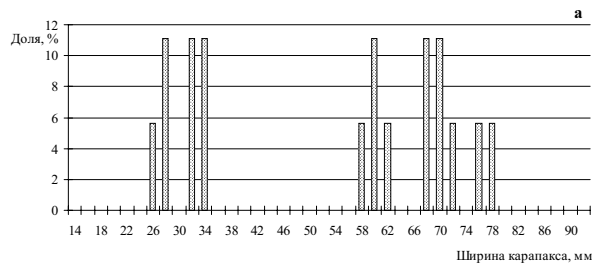


Рис. 20. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (13.07.97 г.), р. Суходол

Fig. 20. Size composition of males (а), females (б) and sexual composition (в) of *Er. japonicus* (13.07.97), Sukhodol River

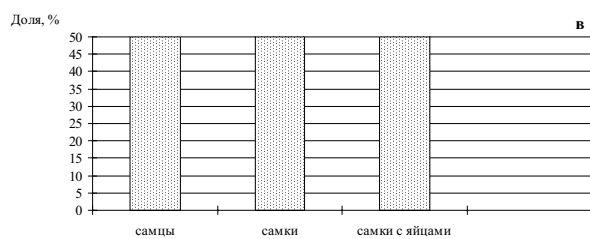
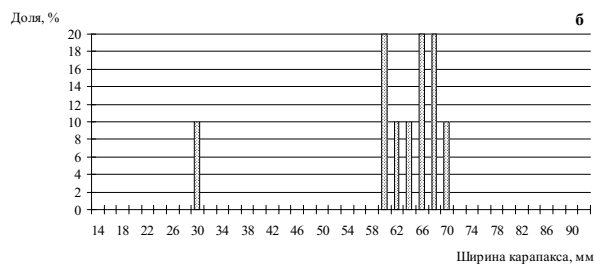
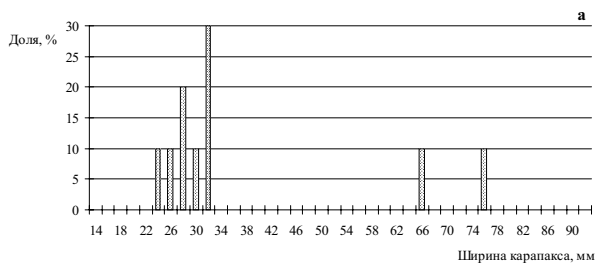


Рис. 21. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (25.07.97 г.), р. Суходол

Fig. 21. Size composition of males (а), females (б) and sexual composition (в) of *Er. japonicus* (25.07.97), Sukhodol River

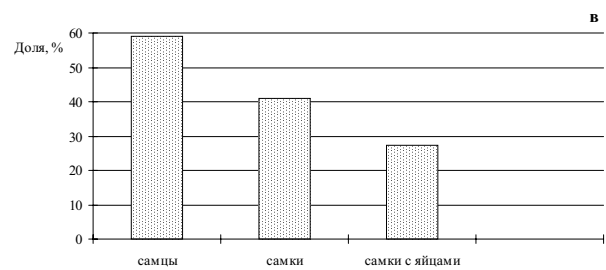
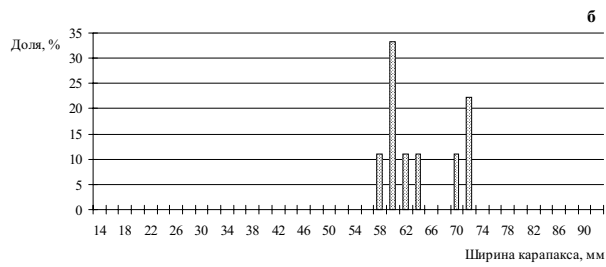
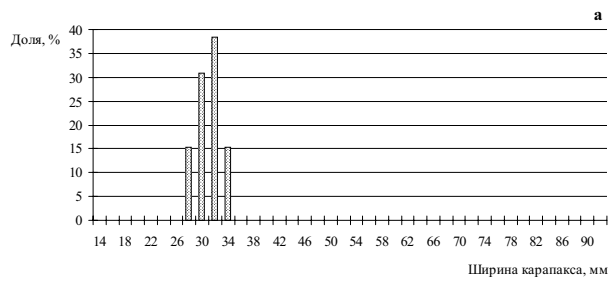


Рис. 22. Размерный состав самцов (а), самок (б) и половой состав (в) *Er. japonicus* (26.08.97 г.), р. Суходол

Fig. 22. Size composition of males (a), females (b) and sexual composition (v) of *Er. japonicus* (26.08.97), Sukhodol River

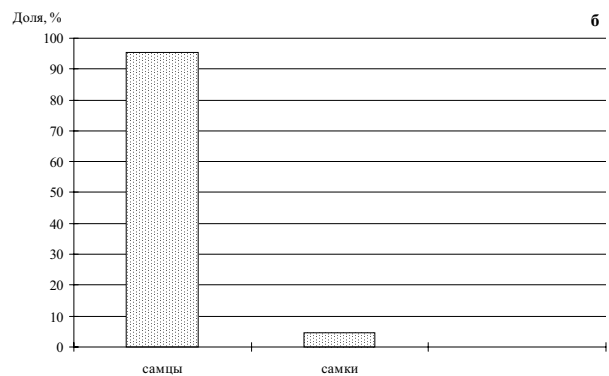
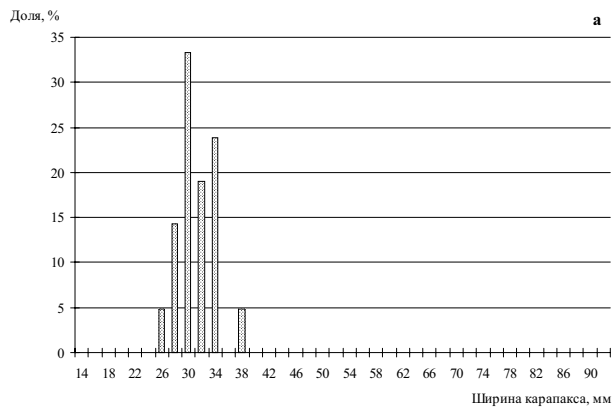


Рис. 23. Размерный состав самцов (а) и половой состав (б) *Er. japonicus* (19.09.97 г.), р. Суходол

Fig. 23. Size composition of males (a) and sexual composition (b) of *Er. japonicus* (19.09.97), Sukhodol River

сезона происходит в результате миграций, связанных с размножением, нагулом, зимовкой, перемещением границ эстуарной зоны либо снижением активности из-за линьки. Однако ярко выраженные миграции могут быть только в эстуариях первого типа (Барабанщиков, 1997), потому что они имеют большие по протяжённости площади, на которых сезонная смена гидрологического режима и сопряжённых с ним параметров среды проявляется чётче, чем в эстуариях второго и третьего типа.

Заключение

Японский мохнаторукий краб, обитающий в эстуарно-прибрежных системах Приморского края, является одной из составных частей этих экосистем. По образу жизни *Er. japonicus* — блуждающий элемент эстуарного сообщества, посещающий в своих перемещениях пресноводные и морские биотопы.

Эстуарий (не географический, а истинный) не является чем-то постоянным. Он, как живая система, всё время меняет свои границы, перемещается под воздействием внешних факторов среды. Распределение краба по эстуарной системе целиком зависит от изменений границ этой зоны.

Краб, как и все виды организмов, обитающих в зоне распреснения, приспособлен к экстремальным воздействиям среды: постоянной перемене солёности и температуры воды. Однако и у *Er. japonicus* на определённых жизненных этапах выживаемость лимитируется экстремальными изменениями условий существования. Планктонная личиночная стадия выступает одним из таких этапов, когда происходит регуляция численности вида. Лимитирующим фактором в этот период является комплекс гидрологических составляющих условий среды, большей частью таких, как направление и скорость местных течений, увеличение пресного стока после прохождения продолжительных обильных дождей, а также отсутствие больших мелководных бухт и заливов в системе внешнего эстуария реки. Кроме этого, на снижение численности зооа может оказывать влияние высокая численность сцифоидных медуз в приустьевых участках водотоков и побережье. При составлении прогнозов необходимо учитывать негативное влияние настоящих факторов, которые отразятся на промысловом запасе *Er. japonicus* уже через два года. Вторым периодом, когда повышена смертность среди молодых и взрослых крабов, является летнее время. Самки могут погибать при вынашивании яиц из-за сильного распреснения эстуарных вод после прохождения дождей, так как на этом этапе очень чувствительны к уменьшению солёности. Причина, из-за которой отмечается большая смертность среди разновозрастных особей обоего пола в летний период, пока не известна. Ею может быть комплекс гидрологических факторов, резкое изменение которых негативно сказывается на жизнеспособности крабов. Третий период, при котором повышена смертность *Er. japonicus*, — время зимовки вида. Крабы уязвимы из-за малоподвижности при залповых сбросах загрязняющих веществ органического и неорганического происхождения из очистных сооружений и коллекторов. Также негативно может сказаться и промысел вида в зимний период, так как большинство эстуариев приморских рек имеют малую протяжённость и *Er. japonicus* скапливается на довольно ограниченном пространстве. При нерациональном подходе к запасам краба возможен перелов.

К интересным особенностям биологии вида следует отнести двойственность его места в экосистеме эстуария. При низкой численности

он играет роль санитара, а при высокой — может наносить вред рыбам, обитающим в водоеме и рыбакам.

Наиболее высокий уровень дисперсии *Er. japonicus* возможен на планктонной стадии при больших паводках. В такие периоды происходит интенсивный обмен генофондом между группировками различных эстуарных систем и заселение новых жизненных пространств. Существует вероятность расширения ареала вида при заносе его зоо с балластными водами в эстуарии других частей света.

Таким образом, несмотря на высокую плодовитость и адаптивную пластичность японского мохнаторукого краба, в отдельные периоды он довольно уязвим при воздействии абиотических и антропогенных факторов. В связи с этим промысел *Er. japonicus* требует рационального подхода.

Автор благодарит сотрудника лаборатории промысловых беспозвоночных И.А.Корнейчука за изготовление фотографий крабов.

Литература

Барабанщиков Е.И. Зоопланктон и типизация внутренних эстуариев рек южного Приморья // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов: Тез. докл. конф. молодых учёных. — Владивосток: ТИПРО-центр, 1997. — С. 87–88.

Барабанщиков Е.И. Некоторые черты биологии японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus* de Naan) // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов: Тез. докл. конф. молодых учёных. — Владивосток: ТИПРО-центр, 1999а. — С. 14–16.

Барабанщиков Е.И. Особенности состава ихтиофауны внутренней эстуарной зоны рек Раздольной, Артёмовка и Суходол во время маловодного 1997 года // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов: Тез. докл. конф. молодых учёных. — Владивосток: ТИПРО-центр, 1999б. — С. 121–123.

Барабанщиков Е.И. Биология японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus* de Naan), обитающего в эстуариях Приморского края / ТИПРО-центр. — Владивосток, 2001а. — 41 с. — Деп. во ВНИЭРХ, № 1374-рх 2002.

Барабанщиков Е.И. Биологическая характеристика планктонных личинок японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus* de Naan) в эстуарно-прибрежных системах Приморья // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем: Тез. докл. междунар. конф. — Мурманск, 25–28 апреля 2001 г. — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001б. — С. 20–22.

Виноградов Л.Г. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИПРО. — 1950. — Т. 33. — С. 180–356.

Дулькейт Г.Д. К экологии пресноводного краба (*Eriocheir japonicus* De Naan) в р. Суйфуне // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та при Томском государственном университете. Т. 4, прил.: Бюл. № 1 зоологической секции Томского об-ва испытателей природы. — Томск, 1937. — С. 306–309.

Животные и растения залива Петра Великого. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. — 363 с.

Жизнь животных / Под ред. Р.К.Пастернак. 2-е изд., перераб. Т. 2. — М.: Просвещение, 1988. — 447 с.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. — Л.: Наука, 1969. — 658 с.

Лабай В.С. Атлас-определитель высших ракообразных (Crustacea Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. — Южно-Сахалинск: Сах. кн. изд-во, 1999. — Т. 2. — С. 59–73.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Под ред. С.Я.Цалолихина. Т. 2. — СПб.: ЗИН РАН, 1995. — 629 с.

Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО, 1979. — 59 с.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И. Разведение камчатского краба *Paralithodes camtschatica* (Tilesius, 1815) (Decapoda: Lithodidae) на подвесных плантациях / ТИНРО-центр. — Владивосток, 1999. — 12 с. — Деп. во ВНИЭРХ, №1351-рх 99.

Федосеев В.Я., Григорьева Н.И., Корнейчук И.А., Балакирев Е.С. Усовершенствовать биотехнику разведения камчатского и других видов крабов на искусственных сооружениях (садки, коллекторы, рифы) и в заводских условиях осуществить эколого-генетический мониторинг по искусственному восстановлению численности камчатского и других видов крабов методом перевозки и нитродукции животных: Отчет о НИР / ТИНРО-центр. Арх. № 24135. — Владивосток, 2001.

Федосеев В.Я., Родин В.Е. Воспроизводство и формирование популяционной структуры камчатского краба // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО, 1986. — С. 35–46.

Kobayashi S. Settlement and upstream migration of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) // Ecology and Civil Engineering. — 1998. — Vol. 1. — P. 21–31 (на яп. яз. с англ. аннот.).

Kobayashi S. Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan): a review // Japanese Journal of Benthology. — 1999a. — Vol. 54. — P. 24–35 (на яп. яз. с англ. аннот.).

Kobayashi S. Mating behavior of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Updated Progress in Aquatic Invertebrate Zoology / T.Okutani, S.Ohta and R.Ueshima (ed.). — Tokyo: Tokai University Press, 1999b. — P. 231–247 (на яп. яз. с англ. аннот.).

Kobayashi S., Kagehira M., Yoneji T. and Matsuura S. Questionnaire research on the ecology and fishery of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) // Scientific Bulletin of Faculty of Agriculture, Kyushu University. — 1997. — Vol. 52. — P. 89–104 (на яп. яз. с англ. аннот.).

Kobayashi S., Matsuura S. Occurrence pattern and behavior of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* De Haan in the marine environment // Benthos Research. — 1994. — Vol. 46. — P. 49–58 (на яп. яз. с англ. аннот.).

Kobayashi S., Matsuura S. Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in the marine phase // Benthos Research. — 1995a. — Vol. 49. — P. 15–28 (на яп. яз. с англ. аннот.).

Kobayashi S., Matsuura S. Egg development and variation of egg size in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) // Benthos Research. — 1995b. — Vol. 48. — P. 29–39 (на яп. яз. с англ. аннот.).

Поступила в редакцию 6.08.02 г.