

Федеральное агентство по рыболовству
Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр
(ФГУП «ТИНРО-Центр»)

Н.В. Колпаков, Е.Г. Семенькова

**ЯПОНСКИЙ МОХНАТОРУКИЙ КРАБ
ПРИМОРЬЯ**



Владивосток
2012

УДК 595.384.2(265.54)

ББК 28.691.8(9)

К60

Колпаков Н.В.

Японский мохнаторукий краб Приморья : монография / Н.В. Колпаков, Е.Г. Семенькова ; Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2012. — 160 с.

ISBN 978-5-89131-108-4

В книге обобщены результаты первого этапа изучения биологии японского мохнаторукого краба в Приморье. Приведены данные по его распределению и миграциям, биологической структуре (размерный, весовой и половой состав), половому созреванию, линьке, репродуктивной биологии, продолжительности жизни и темпам роста, питанию и биоценотическим связям, внутривидовой дифференциации, численности и промыслу. Выявлены особенности жизненного цикла японского мохнаторукого краба в Приморье, по сравнению с центром ареала (Японские острова). Даны рекомендации по рациональному использованию запасов этого вида.

Книга предназначена для гидробиологов, экологов, специалистов в области аквакультуры, предпринимателей, занимающихся прибрежным промыслом, а также для студентов и аспирантов соответствующих специальностей.

Рецензент: канд. биол. наук А.Г. Слизкин

Научный редактор: д-р биол. наук, профессор В.П. Шунтов

Kolpakov N.V., Semenkova E.G. Japanese mitten crab of Primorye. — Vladivostok : TINRO-Centre, 2012. — 160 p.

The results of first staging post of Japanese mitten crab biology's studying in waters of Primorye integrated and analyzed in this book. Data about its distribution and migrations, biological structure (size, weight and sex composition), maturation, molting, reproductive biology, longevity and growth rates, feeding habits and biocoenotic relations, interspecies differentiation, number and fishery discussed. The features of life history of Japanese mitten crab in waters of Primorye, in comparing with its areal centre (Japanese Archipelago), detected. Recommendations on rational using of its resources are given.

The book is mean for hydrobiologists, ecologists, aquaculturists, coastal fishers, and for students and graduate students of relevant specialities.

Reviewer: Ph. D. A.G. Slizkin

Scientific editor: D.Sc., professor V.P. Shuntov

Печатается по решению Ученого совета ТИНРО-Центра.

ISBN 978-5-89131-108-4

© ТИНРО-Центр, 2012

© Колпаков Н.В., Семенькова Е.Г., 2012

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время на Дальнем Востоке России заметно вырос интерес к прибрежному рыболовству (Гаврилов, 1998; Олифиренко, 2007; Ким, 2009; Борисовец, Седова, 2010), а также к искусственному разведению двустворчатых моллюсков, трепанга, ламинарии и др. гидробионтов (Радченко, 2002). Все большее внимание уделяется освоению слабо используемых биологических ресурсов прибрежных мелководий, которые слагает большое количество видов рыб, макрофитов и беспозвоночных. Коммерческий интерес к этим небольшим по объему ресурсам во многом обусловлен тем, что при стабильном спросе и сравнительно высокой их стоимости на рынках наших ближайших соседей (Китай, Республика Южная Корея, Корейская Народная Демократическая Республика, Япония) организация промысла этих объектов относительно проста и не требует крупных капиталовложений. Одним из таких видов является японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica*, обитающий в водоемах Приморья. Интерес к этому крабу как к перспективному объекту прибрежного промысла появился в конце 1990-х гг. Небольшой лов его здесь ведется с 1998 г., а выловленный краб экспортируется в страны Юго-Восточной Азии (в основном, в Китай). Недавно специалисты ТИПРО-Центра приступили к разработке технологии культивирования японского мохнаторукого краба (Соколов, 2008). Кроме того, этот вид в последнее время используется как индикаторный при комплексной оценке качества среды эстуариев Приморья (Лукьянова и др., 2008, 2009).

Биология островных популяций японского мохнаторукого краба довольно хорошо изучена, результаты этих работ представлены в многочисленных публикациях Кобаяси с соавторами (Kobayashi, Matsuura, 1991, 1992, 1993, 1994a, b, 1995a–d, 1996, 1997, 2003; Kobayashi et al., 1997; Kobayashi, 1998, 1999a–c, 2001, 2002, 2003, 2006, 2009). У северной границы ареала (в водах Приморья) биология этого субтропического вида до последнего времени была изучена весьма слабо (Дулькейт, 1937; Барабанщиков, 2002*). Однако без данных о распределении, миграциях, внутривидовой структуре, биологических характеристиках, особенностях жизненного цикла, условиях воспроизводства и биоценологических связях невозможны как организация рационального использования ресурсов японского мохнаторукого краба, так и отработка методов его искусственного разведения. Кроме того, знание биологии японского мохнаторукого краба необходимо для понимания особенностей функционирования континентально-прибрежных биоценозов Приморья.

В предлагаемой вниманию читателей книге авторами предпринята попытка обобщения и анализа имеющихся на сегодняшний день данных (как оригинальных, так и литературных) по биологии японского мохнаторукого краба в водах Приморья. В процессе работы решались следующие задачи:

- уточнить таксономический статус и распространение обитающего в Приморье мохнаторукого краба;
- выявить особенности пространственно-временной изменчивости количественного распределения японского мохнаторукого краба в водоемах Приморья, изучить его сезонные миграции, а также условия обитания в различных биотопах;
- изучить биологическую структуру (размерный, весовой и половой состав) приморских группировок вида;

* Судя по тому, что в этой работе на ряде фотографий (Барабанщиков, 2002: рис. 5 (а) и 9 (два верхних ряда, соответственно с. 231 и 232) вместо японского мохнаторукого краба изображены особи какого-то представителя рода *Nemigrapsus* (по-видимому, обитающего с ним симпатрично в эстуариях Приморья *N. penicillatus*), данные этого автора основаны на смешанном материале, что не позволяет однозначно отнести их к конкретному виду.

- выявить закономерности процессов линьки, полового созревания и роста;
- изучить репродуктивную биологию;
- исследовать трофические связи японского мохнаторукого краба (количественный и качественный состав пищевого спектра, его суточную, онтогенетическую, сезонную и биотопическую изменчивость);
- определить популяционный статус японского мохнаторукого краба в водоемах Приморья;
- оценить современное состояние его ресурсов и предложить рекомендации по их рациональному использованию.

Благодарности. Авторы выражают глубокую благодарность своему учителю д.б.н., проф. В.П. Шунтову, всесторонняя помощь и напутствия которого сделали возможным появление этой книги. Мы искренне признательны коллегам: к.б.н. Е.И. Барабаницикову, к.б.н. Е.Э. Борисову, к.б.н. Г.И. Викторовской, к.б.н. И.С. Гусаровой, к.б.н. М.В. Калининой, к.б.н. В.А. Надточему, к.б.н. А.Б. Олифиренко, Н.А. Черных, д.б.н. В.И. Чучукало, Н.Г. Чупышевой, к.б.н. М.Е. Шаповалову (ФГУП «ТИНРО-Центр»), к.б.н. Ю.А. Гальшевой, Н.А. Винниковой (ДВГУ), д.б.н. В.С. Левину, к.б.н. А.В. Рыбакову, к.б.н. О.М. Корн (ИБМ ДВО РАН им. А.В. Жирмунского) — и генеральному директору ООО «Дальневосточник» В.Н. Киселеву, принимавшим участие в организации экспедиций, сборе и обработке материалов, а также в обсуждении полученных результатов. Благодарим П.Г. Милованкина (ФГУП «ТИНРО-Центр») за большую работу, сделанную им при подготовке иллюстраций для книги. Особая благодарность нашему коллеге из Японии доктору Сатоши Кобаяси (Kobayashi Satoshi, Ph. D.) за предоставление необходимой литературы, многочисленные консультации, советы и конструктивную критику, позволившую существенно улучшить работу.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы, собранные Е.Г. Семеньковой в 2002–2005 гг. в процессе подготовки кандидатской диссертации в лаборатории ресурсов прибрежных беспозвоночных ТИНРО-Центра. Впоследствии (2006–2010 гг.) исследования биологии японского мохнаторукого краба были существенно расширены и дополнены при комплексном изучении эстуарных сообществ гидробионтов, проводимых лабораторией экосистемных исследований биоресурсов прибрежных вод ТИНРО-Центра.

Исследованиями были охвачены неретические участки, реки и лагунные озера зал. Петра Великого (Южное Приморье), а также Центрального Приморья (*sensu* Шедько, 2001) от протоки Лебединой на юге до р. Зеркальной на севере включительно (рис. 1). Для отлова крабов использовали самые разные орудия лова: специализированные промысловые ловушки (преграждающие путь перемещающимся крабам), креветочные и крабовые круглые ловушки (диаметр нижнего кольца 50–60 см) и др., сачки, ставные сети с ячейей 30–70 мм, драги, закидной невод (длина 15,0 м, высота 2,5 м, ячейя в кутце 3–5 мм), бим-трал и др. В ряде случаев круглые ловушки объединяли в порядки до 15 шт. в каждом. Расстояние между ловушками составляло до 10 м. В протоках, омутах и на узких участках рек использовали одиночные ловушки. Большой частью приманку для привлечения мохнаторукого краба не использовали, но иногда для этих целей применялась свежая рыба. Застой ловушек составлял 1–2 дня. Общий объем собранного материала представлен в табл. 1.

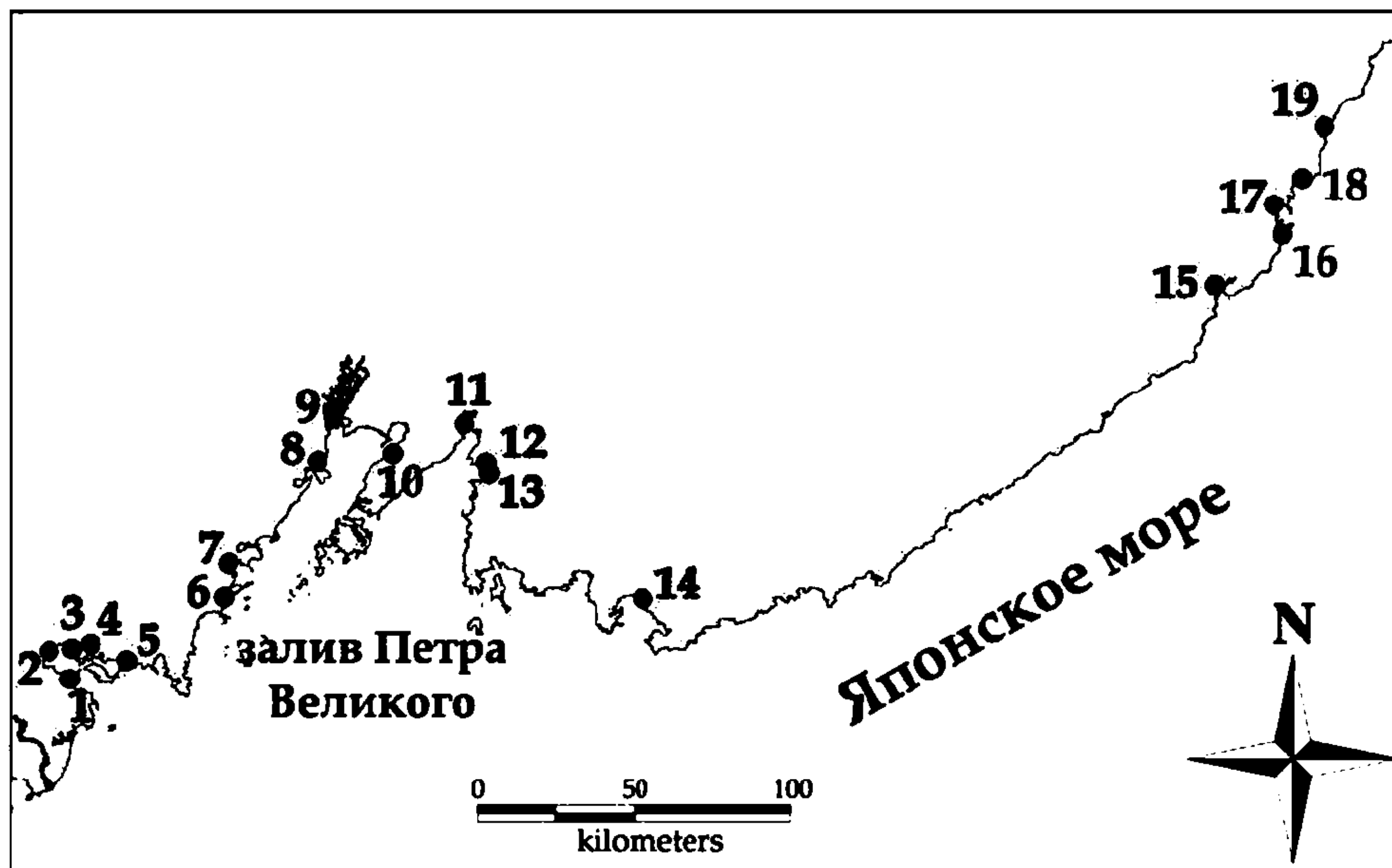


Рис. 1. Карта-схема района работ: 1 — протока Лебединая; 2 — р. Тесная; 3 — р. Гладкая; 4 — р. Цукановка; 5 — оз. Карасье; 6 — р. Пойма; 7 — р. Брусья; 8 — р. Амба; 9 — р. Раздольная; 10 — р. Седанка; 11 — р. Артемовка; 12 — р. Суходол; 13 — р. Петровка; 14 — р. Партизанская; 15 — р. Аввакумовка; 16 — оз. Пресное; 17 — р. Тумановка; 18 — оз. Известняк; 19 — р. Зеркальная

Fig. 1. Map-scheme of investigation region: 1 — Lebedinaya Channel; 2 — Tesnaya River; 3 — Gladkaya River; 4 — Tsukanovka River; 5 — Karas'e Lake; 6 — Poima River; 7 — Brusiya River; 8 — Amba River; 9 — Razdol'naya River; 10 — Sedanka River; 11 — Artemovka River; 12 — Sukhodol River; 13 — Petrovka River; 14 — Partizanskaya River; 15 — Avvakumovka River; 16 — Presnoye Lake; 17 — Tumanovka River; 18 — Izvestnyak Lake; 19 — Zerkal'naya River

Количество материалов, положенных в основу работы, 2002–2009 гг., экз.

Data number that put into the base of the study, 2002–2009, ind.

Вид анализа	Водоем					Итого
	Р. Раздольная	Р. Амба	Р. Артемовка	Оз. Карасье	Прочие	
ПБА	700	414	400	200	369	2083
МП	3675	236	3237	1013	2767	10928
Питание	126	68	—	—	30	224
Определение: плодовитости	53	91	—	—	—	144
размера яиц	53	91	—	—	—	144
размера 50 %-ной половозрелости	2943	—	1832	—	—	4775

Примечание. ПБА — полный биологический анализ, МП — массовые промеры.

При выполнении полного биологического анализа крабов определяли ширину карапакса «*carapace width*» (CW), полную массу тела с клешнями и без клешней, массу гонад, оплодотворенных яиц у самок и личинную стадию. Пол определяли по форме абдомена. Самок по морфологии абдомена разделяли на ювенильных и зрелых: ювенильные самки имеют треугольную форму брюшка, зрелые — округлую (Kobayashi, Matsuura, 1992). У самцов нет наружных структур, по которым можно судить о стадии зрелости, поэтому их половозрелость определяли по наличию сперматофоров в семяпроводах (Paul, 1992). Во время массовых промеров измеряли CW и определяли пол.

При анализе пространственного распределения крабы были разделены на три размерно-функциональные группы. Крабы с CW менее 45 мм в массе своей являются неполовозрелыми, с CW 45–70 мм — среднеразмерными половозрелыми и с $CW > 70$ мм — крупными половозрелыми.

Все сравнения проводили с использованием t -критерия Стьюдента. Для сравнения доли самцов и самок в выборках оценивали разности между выборочной и генеральной долями, используя 5 %-ный уровень значимости. При $t_{\phi} \geq t_{st}$ разность между долями считалась статистически достоверной (Лакин, 1990).

Ошибка разности вычислялась по формуле:

$$Sd_p = \sqrt{p(1-P)/n},$$

где Sd_p — ошибка долей; p — доля самок в выборке; P — доля самок в генеральной совокупности принята равной 0,5; n — объем выборки.

Фактическое значение критерия Стьюдента t_{ϕ} определяли по формуле:

$$t_{\phi} = \frac{P-p}{Sd_p},$$

где $P-p$ — разность между генеральной долей и долей выборки; число степеней свободы (k) равно $n-1$.

Зависимость между размером и массой тела у мохнаторукого краба аппроксимировали степенной функцией вида $W = aCW^b$, где W — масса тела, г; CW — ширина карапакса, мм; a и b — коэффициенты.

Питание. Материал для изучения питания японского мохнаторукого краба собирали в июле–декабре 2005–2006 гг. в водоемах различного типа: в эстуарии р. Раздольной, в прибрежье Амурского залива в районе устья р. Амба, а также в лагунном оз. Пресном (зал. Владимира) (рис. 1). Для определения суточного пищевого рациона в р. Раздольной в 16 км от устья в сентябре выполнена суточная станция специализированной крабовой ловушкой с дискретностью 4 ч, дополнительно здесь же выполнено 3 суточных станции мальковым неводом с дискретностью 2 ч (в июле, августе и октябре). В оз. Пресном и

прибрежье Амурского залива лов крабов осуществлялся ловушками. Для исследования питания отпрепарированные желудки или целых крабов фиксировали в формалине и затем исследовали в лабораторных условиях. Для обработки материалов по питанию использовалась количественно-весовая методика (Методическое пособие ..., 1974; Надточий и др., 1998; Чучукало, 2006). У каждой особи определяли пол, личную стадию, CW с точностью до 1,0 мм, массу тела и содержимого желудка определяли с точностью соответственно до 0,100 и 0,001 г. Учитывалось соотношение в пробе пустых и наполненных пищей желудков. Содержимое желудка помещалось в чашку Петри и просматривалось под биноклем. Всего исследовано содержимое 224 желудков (табл. 1). Индекс наполнения желудка «*stomach fullness index*» (SFI , ‰) рассчитывали, как отношение массы пищи (W_{food}) к массе краба (W_{body}), умноженное на 10000:

$$SFI = \frac{W_{food}}{W_{body}} 10000.$$

Суточный пищевой рацион «*daily ration*» (DR , %) рассчитывался по методам Н.С. Новиковой (1949) и А.В. Коган (1963)*. Реконструированную массу кормовых объектов определяли с учетом стадии их переваренности (Чучукало, Напазаков, 1999; Чучукало, 2006). Степень сходства общего состава пищи определяли при помощи индекса сходства Чекановского-Сьеренсена (I_{CS}) в модификации для количественных данных (форма b) (Песенко, 1982):

$$I_{CS} = \sum_i \min(p_{ij}, p_{ik}),$$

где p — доля i -го вида (таксономической группы) по массе в двух сравниваемых выборках j и k . Для наглядности индекс сходства выражали в процентах.

Ширину пищевой ниши (H) оценивали по формуле Шеннона (Pielou, 1972):

$$H = - \sum_i p_i \log_2 p_i,$$

где p — доля i -го вида (по массе) в пище.

Кластерный анализ выполнен в программе *Statistica*. Дендрограммы строили методом *UPGMA* (невзвешенного парно-группового среднего), мера сходства — I_{CS} , ‰. Следуя Россу (Ross, 1986), перекрытие пищевых спектров считали значимым при $I_{CS} \geq 40$ %.

Репродуктивные характеристики. Плодовитость (F , тыс.) определяли либо прямым подсчетом всех яиц, собранных с плеопод самки, либо весовым методом (Иоганзен, 1955; Анохина, 1969). Для этого взвешивали всю кладку, снятую с плеопод, подсчитывали число яиц в навеске 500 мг и полученный результат экстраполировали на всю кладку. При оценке общей величины плодовитости эмбриональную смертность не учитывали. Диаметр яиц (по 30 шт. в каждой пробе) измеряли с помощью окуляра-микрометра биноклярного микроскопа МБС-10 (увеличение $\times 8$).

Исходя из числа яиц на плеоподах яйценосных самок выделялись три стадии по методике, предложенной японскими исследователями (Kobayashi, Matsuura, 1995a): стадия A — большой, хорошо заметный объем кладки, абдомен сильно изогнут; стадия B — заметна небольшая часть кладки, абдомен изогнут слегка; стадия C — яйца на плеоподах присутствуют, но незаметны снаружи, абдомен практически плоский.

Теоретическое число кладок определяли с помощью уравнения, предложенного Н.Н. Хмелевой (1988), для определения числа пометов у ракообразных:

$$N = 1,35(CW_{max}/CW_{min})^{2,5},$$

где N — число кладок; CW_{max} и CW_{min} — максимальная и минимальная ширина карапакса яйценосных самок.

* Авторы выражают глубокую благодарность д.б.н. В.И. Чучукало за помощь в анализе первичных данных по питанию японского мохнаторукого краба и за расчет его суточного пищевого рациона.

Стадии развития эмбрионов классифицировали по 4 категориям: стадия *a* — нет ясной сегментации или сегментация заметна, но эмбрион не видим; стадия *b* — эмбрион заметен, но без глазной пигментации; стадия *c* — эмбрион с глазной пигментацией, желток занимает половину объема яйца; стадия *d* — яичная оболочка (личинки выпущены) (Kobayashi, Matsuura, 1995b).

Гонадосоматический индекс «*gonadosomatic index*» (*GSI*) рассчитывали как отношение массы гонады к массе животного без клешней, выраженное в процентах. В полевых условиях предварительное определение стадий зрелости яичников осуществляли визуальным методом с помощью таблицы цветов (Kalinina, Semenkova, 2005). Стадии зрелости яичников определяли по следующей классификации: 1-я — стадия пролиферации оогониев, 2-я — стадия роста ооцитов (превителлогенез), 3-я — начало трофоплазматического роста (первичный вителлогенез), 4-я — активного трофоплазматического роста (вторичный вителлогенез), 5-я — преднерестовая, 6-я — посленерестовая (Kobayashi, 2003). Постоянные гистологические препараты яичников приготовлены, описаны и проанализированы к.б.н. М.В. Калининой (ТИНРО-Центр) и Н.А. Винниковой (ДВГУ) (Калинина, Винникова, 2007; Калинина и др., 2008).

Размер 50 %-ной половозрелости крабов определяли по доле половозрелых особей в каждом размерном классе. Размерные классы выбирались с различными интервалами, при этом значения среднего размера были одинаковыми. Поэтому для р. Артемовка интервал составляет 3 мм, а для р. Раздольной — 5 мм. Полученные данные аппроксимировались логистической функцией, коэффициенты которой находились по уравнению Ферхюльста (Лакин, 1990):

$$P_{ad_fem} = \frac{100}{1 + 10^{(a+bCW)}} ,$$

где P_{ad_fem} — доля морфологически зрелых самок, %; CW — ширина карапакса, мм; a и b — коэффициенты. Размеры проанализированных самок из р. Артемовка варьировали в пределах 18–84 мм, а из р. Раздольной — 29–89 мм. Логистические кривые строились в интервале размеров 31–70 мм (р. Артемовка) и 27–82 мм (р. Раздольная).

Линочную стадию определяли по пятибалльной шкале, применяемой для большинства видов промысловых крабов, с некоторыми модификациями: 0 — предлиночные и линяющие крабы, 1 — особи с мягким неокрепшим панцирем после линьки, 2 — особи с тонким, хрупким панцирем, 3 — особи с твердым панцирем, 4 — особи со старым панцирем (Слизкин, Сафронов, 2000).

Мечение осуществлялось с помощью пластиковых меток розового цвета, на которых указаны организация и номер. Метки с помощью резинки одевались на тело краба сверху карапакса, чтобы они были хорошо заметны (рис. 2). Кроме того, в некоторых

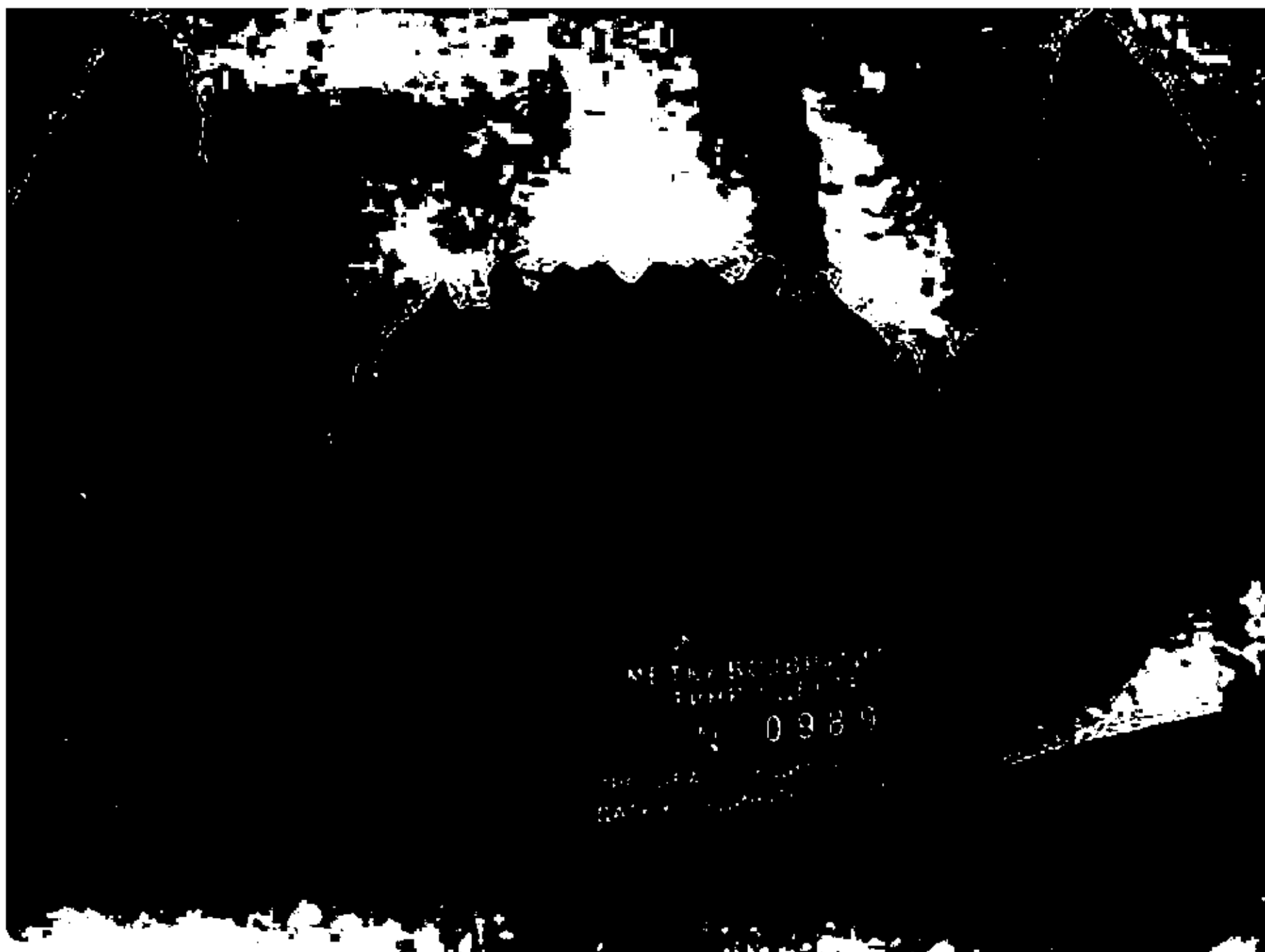


Рис. 2. Японский мохнаторукий краб с пластиковой меткой
Fig. 2. The Japanese mitten crab tagged by plastic tag

случаях крабов метили краской, которая наносилась на поверхность карапакса с наружной стороны. Всего был помечен 1681 экз., повторно поймано 134 экз. (табл. 2).

Таблица 2

Объем материала по мечению японского мохнаторукого краба, экз.

Table 2

Quantity of materials about tagging of Japanese mitten crab, ind.

Район мечения	Сроки мечения	Помечено, экз.	Тип метки	Количество возвратов, экз.	
Р. Раздольная	2005 г.	20–22 апреля	200	Зеленая краска	5
		28–30 апреля	100	Белая краска	4
		21 июня — 1 июля	29	Пластик	2
		2–7 сентября	505	«	73
		25 октября	118	«	9
	2006 г.	3–21 мая	459	«	10
25 августа		39	«	3	
Оз. Карасье	2006 г.	7–14 мая	231	«	28

Морфология. Материалом для морфологического анализа послужили сборы японского мохнаторукого краба в основном из ловушечных уловов в 2004–2005 гг. Все измерения проводились вторым автором с точностью до 1 мм на живых крабах, которые помещались на листок бумаги брюшной стороной вверх и точками (в проекции) обрисовывались форма карапакса, ходильных ног и клешни с правой стороны.

Измерения 30 пластических признаков проводили по следующей схеме (рис. 3)*: 1 — ширина карапакса, 2 — ширина фронтальных зубцов, 3 — расстояние от срединной выемки между фронтальными зубцами до первого бокового зубца, 4 — расстояние от срединной выемки между фронтальными зубцами до второго бокового зубца, 5 — расстояние от срединной выемки между фронтальными зубцами до третьего бокового зубца, 6 — расстояние от срединной выемки между фронтальными зубцами до четвертого бокового зубца, 7 — расстояние от срединной выемки между фронтальными зубцами до максимальной точки на карапаксе, 8 — расстояние от срединной выемки между фронтальными зубцами до нижней стороны карапакса, 9 — длина карапакса, 10 — расстояние от срединной выемки между фронтальными зубцами до второго фронтального зубца, 11 — расстояние от второго фронтального зубца до первого бокового зубца, 12 — расстояние от первого до второго бокового зубца, 13 — расстояние от второго до третьего бокового зубца, 14 — расстояние от третьего до четвертого бокового зубца, 15 — расстояние от четвертого зубца до максимальной точки на карапаксе, 16 — расстояние от максимальной точки до нижней стороны карапакса, 17 — ширина нижней стороны карапакса, 18 — высота клешни, 19 — длина меруса первой ходильной ноги, 20 — длина карпуса первой ходильной ноги, 21 — длина проподуса первой ходильной ноги, 22 — длина меруса второй ходильной ноги, 23 — длина карпуса второй ходильной ноги, 24 — длина проподуса второй ходильной ноги, 25 — длина меруса третьей ходильной ноги, 26 — длина карпуса третьей ходильной ноги, 27 — длина проподуса третьей ходильной ноги, 28 — длина меруса четвертой ходильной ноги, 29 — длина карпуса четвертой ходильной ноги, 30 — длина проподуса четвертой ходильной ноги. Всего выполнен морфологический анализ 1075 особей (602 самки и 473 самца) из 8 водоемов (табл. 3).

Абсолютные величины всех морфологических признаков у крабов обычно сильно скоррелированы с размерами животного (Слизкин и др., 2001). Поэтому при дальнейшем анализе использованы индексы отношения абсолютных промеров к SW

* Схема промеров мохнаторукого краба разработана под руководством и при непосредственном участии к.б.н. Е.Э. Борисовца.

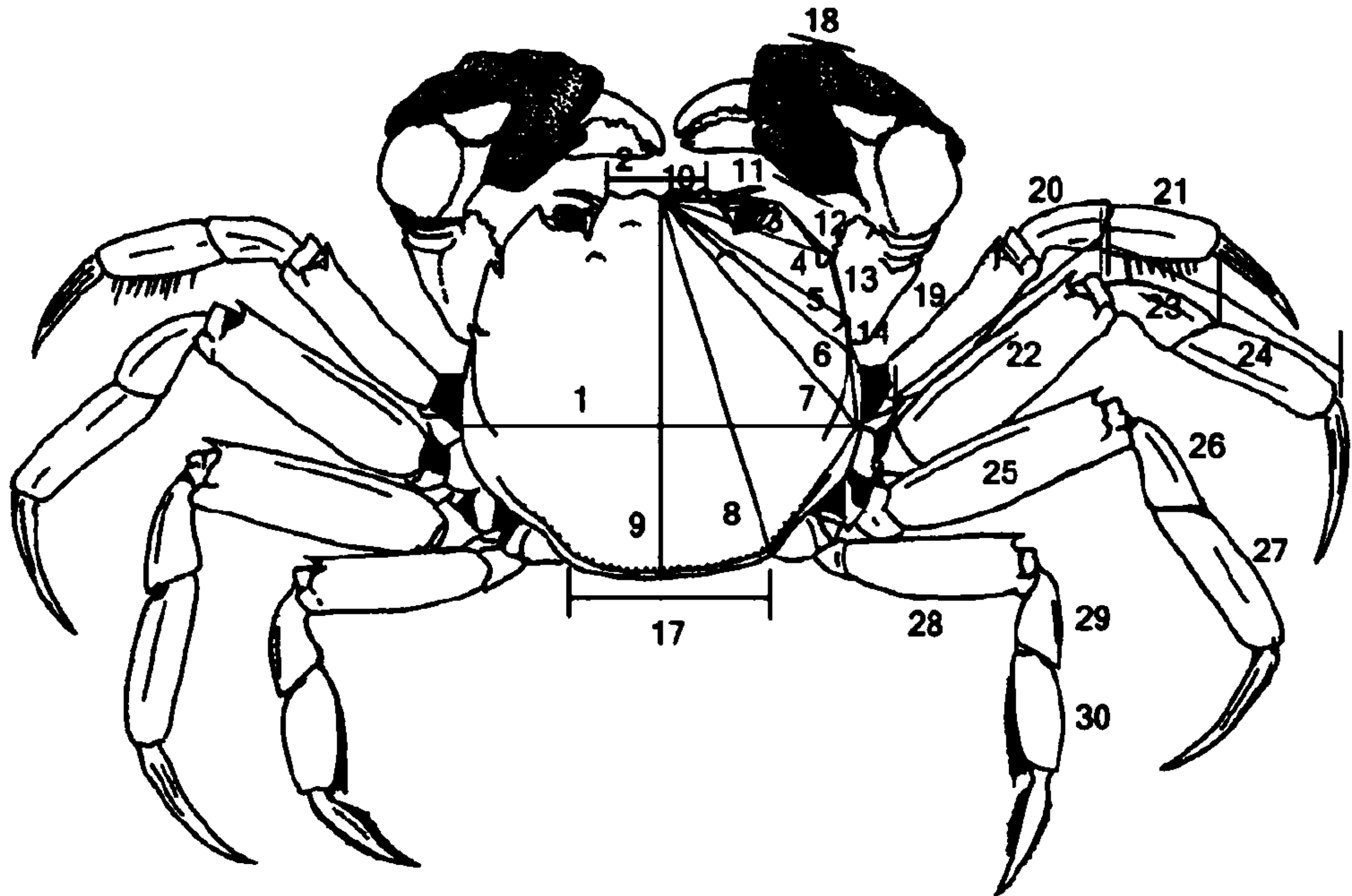


Рис. 3. Схема морфологических промеров японского мохнаторукого краба
 Fig. 3. Scheme of morphological measurements of Japanese mitten crab

Таблица 3
 Объем материалов по морфологии японского мохнаторукого краба, использованных в работе,
 экз.

Table 3

Number of used data on morphology of Japanese mitten crab, ind.

Водоем	Период	Промер		
		Самки	Самцы	Оба пола
Р. Тесная	4–13.06.05	50	50	100
Оз. Карасье	19–26.05.05	50	50	100
Р. Амба	24.07–12.08.04	125	44	169
Р. Раздольная	22.11.04, 1–3.09.05	106	59	165
Тавричанский лиман	8–23.06.04	65	107	172
Р. Артемовка	1–27.10.04	101	100	201
Р. Петровка	19.11.04	56	13	69
Оз. Пресное	18–21.10.05	49	50	99
Всего	–	602	473	1075

(в процентах) (Андреев, Решетников, 1977). Для выявления полового диморфизма использовали парный критерий Стьюдента. Кроме того, для выявления степени и характера внутривидовой дифференциации японского мохнаторукого краба в водах Приморья использован пошаговый дискриминантный анализ (Афифи, Эйзен, 1982). Сравнение выполнено отдельно для самцов и самок. В ходе анализа вычислены квадраты расстояния Махаланобиса между центроидами выборок (количественная оценка различий морфотипов крабов из разных выборок), величина F -статистики (для оценки достоверности выявленных различий), сформированы матрицы классификации, выполненной на основе полученной модели.

Возраст. Определение возраста крабов в природных популяциях представляет значительные трудности в силу отсутствия у них регистрирующих возраст структур.

Поэтому для определения возраста этих животных используют различные методы анализа размерного состава (например, графический метод «вероятностной бумаги», метод Сунда — слежение за смещением мод во времени, группа математических методов расщепления смеси нормальных распределений) (Брегман, 1971; Букин, 2003; Лысенко, Гайдаев, 2005). В основе этих методов лежит представление об унимодальном, близком к нормальному, распределении размеров в пределах возрастного класса. Для всех этих методов в той или иной степени характерны повышенная требовательность к качеству исходного материала, сравнительно низкая точность и субъективизм в выделении возрастных классов, а также слабая чувствительность в областях крайних размеров.

Для определения возраста японского мохнаторукого краба по размерному составу использовали подход А.И. Буяновского (2004). Исходным материалом послужили 19 выборок (объемом от 44 до 877 особей), полученных в мае-августе 1996–2008 гг. (т.е. в сроки, близкие ко времени выпуска личинок (Семенькова, Калинина, 2006)). Строили гистограммы размерного распределения с шагом 1 мм. Поскольку однозначно выявить модальные классы на такой гистограмме не представляется возможным (рис. 4, а), ее сглаживали с помощью треугольников Паскаля:

$$f_{is} = (f_{i-2} + 4f_{i-1} + 6f_i + 4f_{i+1} + f_{i+2})/16,$$

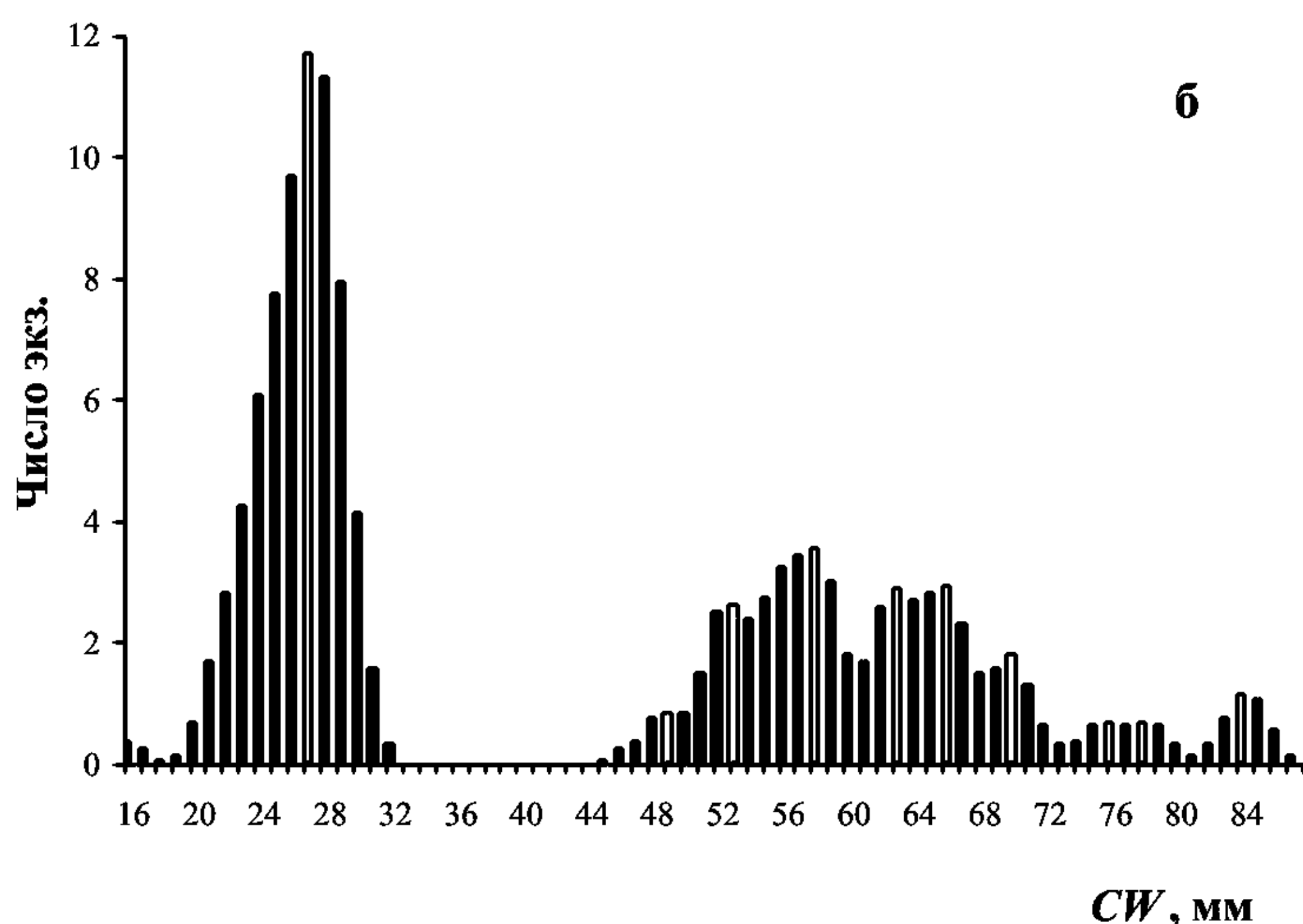
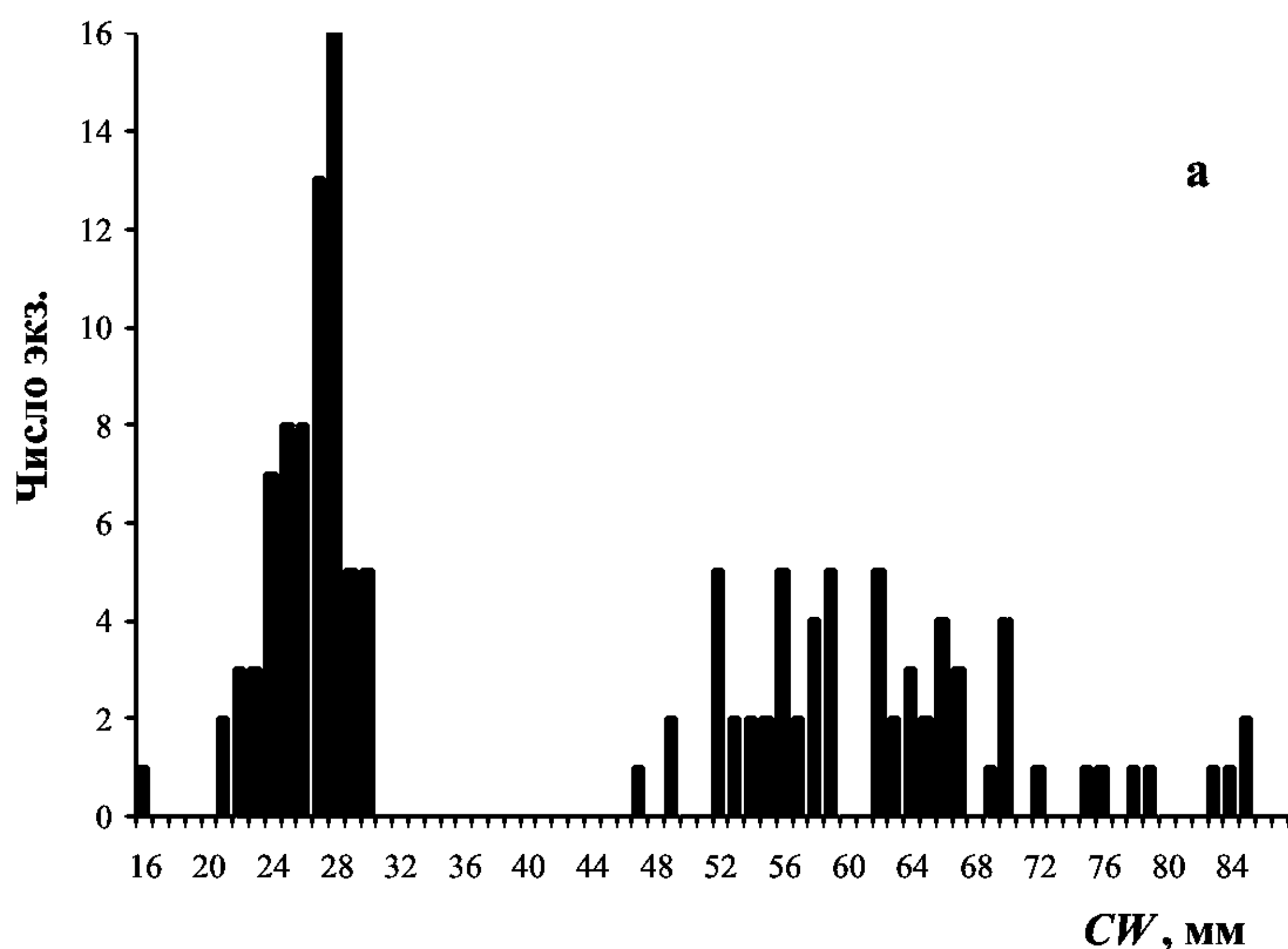


Рис. 4. Размерный состав самцов японского мохнаторукого краба (р. Суходол, июнь 1997 г., $n = 134$): **а** — исходные данные; **б** — преобразованные данные. Выделены модальные группы

Fig. 4. Size composition of Japanese mitten crab's males (Sukhodol River, June 1997, $n = 134$): **a** — empirical data; **b** — transformed data. Modal size groups are marked

где f_{is} — сглаженная частота; $f_{i-2} - f_{i+2}$ — эмпирические частоты; i — номер размерного класса. После такого преобразования модальные классы выявляются более отчетливо (рис. 4, б). В соответствующем разделе методика определения возраста краба описана более подробно.

Аналитическое описание группового линейного роста японского мохнаторукого краба выполнили с помощью уравнения Бергаланфи, часто используемого для описания роста ракообразных (Narita et al., 2007; Ueda et al., 2007; Doi et al., 2008):

$$CW = CW_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}],$$

где CW — ширина карапакса (мм) в возрасте t (годы); CW_{∞} — «физиологически возможная» предельная ширина карапакса, получаемая расчетным путем; k — коэффициент, характеризующий скорость затухания процесса роста; t_0 — возраст, в котором ширина карапакса краба равна нулю.

Уравнение весового роста получили из уравнения Бергаланфи и линейно-весовой зависимости $W = aCW^b$ (Царин, 1994):

$$W = W_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b.$$

Среднюю удельную скорость линейного роста оценивали по формуле (Алимов, 1989):

$$q_l = \frac{\ln CW_{n+1} - \ln CW_n}{t_{n+1} - t_n},$$

где CW_{n+1} и CW_n — средняя ширина карапакса крабов соответственно в возрасте t_{n+1} и t_n (в годах или сутках). Среднюю удельную скорость весового роста вычисляли по аналогичной формуле (Заика, 1983):

$$q_w = \frac{\ln W_{n+1} - \ln W_n}{t_{n+1} - t_n},$$

где W_{n+1} и W_n — средняя масса крабов в возрасте t_{n+1} и t_n .

В дальнейшем данные массовых промеров переводили на возраст при помощи размерно-возрастного ключа.

Численность. Для оценки численности японского мохнаторукого краба и особенностей его распределения в нижнем течении рек выполнялись съемки с помощью ловушек и малькового невода (длина 15,0 м, высота 2,5 м, ячея в мотне 3–5 мм, 545 ловов). Площадь облова неводом изменялась в пределах 30–250 м², все уловы приведены к площади 100 м². Коэффициент уловистости (КУ) принят равным единице. При расчетах численности исходные данные были подвергнуты логарифмическому преобразованию $y = \lg(x + 1)$, где x — исходные, y — преобразованные данные (Дулепов, 1995; Волвенко, 1998). Численность краба определяли как произведение средней плотности (экз./км²) на обследованную площадь (км²). Площадь исследованного района определяли по карте в программе MapInfo без учета глубины.

Численность (N) по результатам мечения определяли по формуле (Рикер, 1979):

$$\frac{1}{N} = \frac{R}{M_c C},$$

где R — число возвратов; M_c — число меченых крабов; C — число выловленных крабов. В районах проведения работ измеряли температуру, соленость воды и отмечали характер грунта. В устьевых и прибрежных зонах велись наблюдения за выносами мертвых крабов.

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ЯПОНСКОГО МОХНАТОРУКОГО КРАБА В ПРИМОРЬЕ

Общая характеристика условий обитания

Японское море является окраинным морем Тихого океана. Море находится в зоне муссонного климата в двух климатических зонах: субтропической и умеренной (Хидака, 1974). Вся российская часть моря находится к северу от субарктического фронта (Истошин, 1959; Леонов, 1960). Тепловой баланс в Японском море отрицательный (Радзиховская, 1961), а основным источником поступления теплых вод является теплое Цусимское течение, которое является ветвью Куроисио. Поэтому для южной части Японского моря характерны направленные на север и северо-восток потоки вод, тогда как для северной части моря характерно циклоническое движение вод (Юрасов, Яричин, 1991; Шунтов, 2001). Побережье Приморья с севера до зал. Петра Великого находится в зоне холодного Приморского течения (Леонов, 1960).

В северо-западной части Японского моря находится обширный, но не глубокий зал. Петра Великого. Полуостровом Муравьев-Амурский и группой островов, расположенных к юго-западу от полуострова, зал. Петра Великого разделяется на два больших залива — Амурский и Уссурийский (рис. 5). Кроме того, в пределах зал. Петра Великого вдаются четыре внутренних залива второго порядка: Посъета, Стрелок, Восток и Находка. Береговая линия сильно изрезана, протяженность ее, включая острова, около 1500 км (Лоция ..., 1972).

Режим вод зал. Петра Великого определяется главным образом сезонными и годовыми колебаниями температуры воды, связанными с общими климатическими условиями района; свободным водообменном с открытой частью Японского моря; влиянием стока рек (причем в Амурский залив пресной воды поступает значительно больше, чем в Уссурийский); ветровыми нагонами и стогами, повышающими или понижающими уровень вод залива, что влияет на характер и интенсивность гори-

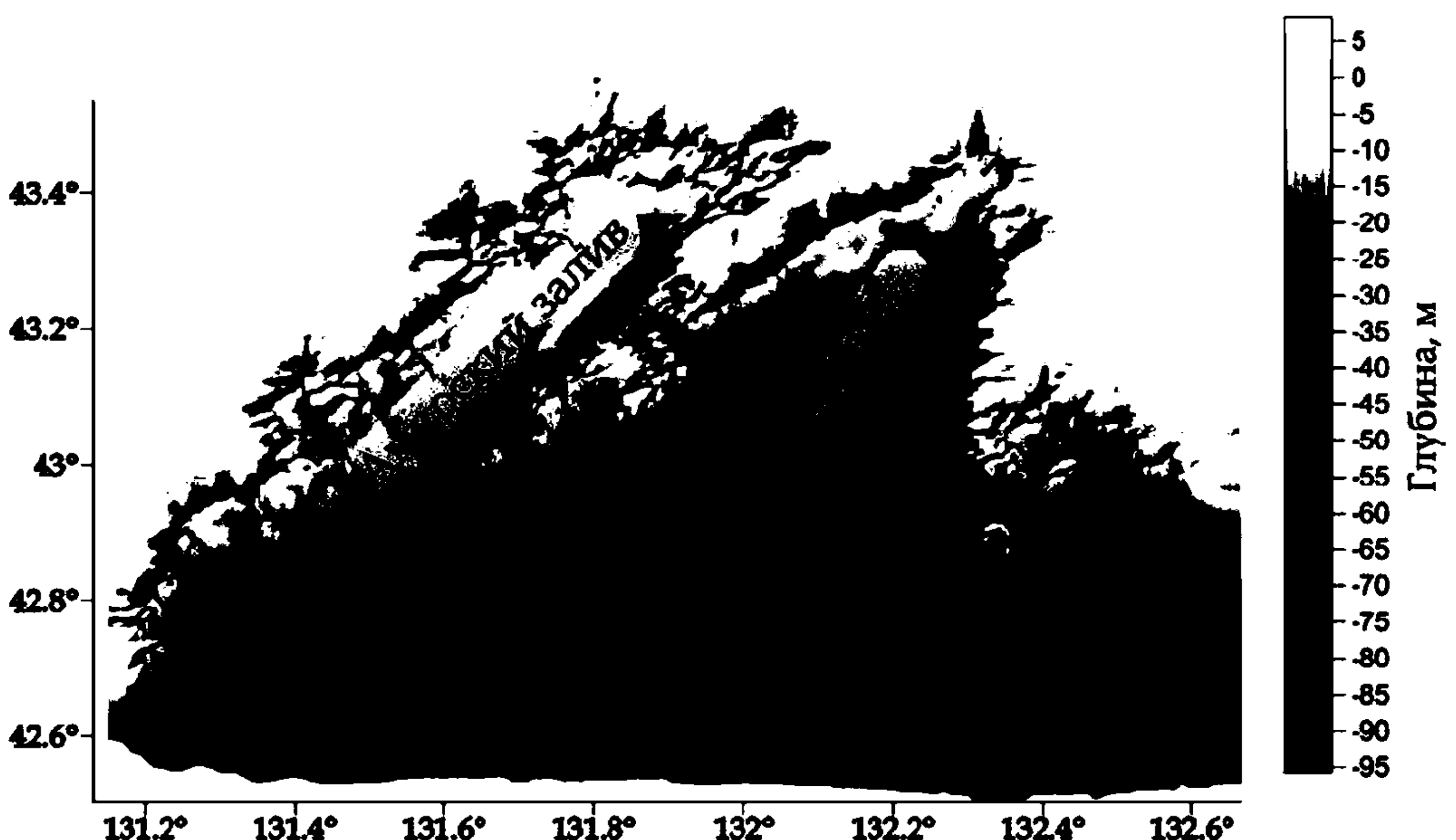


Рис. 5. Рельеф дна Амурского и Уссурийского заливов
Fig. 5. Bottom relief of Amurskii and Ussuriiskii Bays

зонтального движения вод; приливными явлениями, которые в этой части Японского моря хотя и слабо развиты, но все же имеют место; орографией берегов и степенью изолированности вторичных бухт и заливов (Лучин и др., 2005).

В теплый период года в прибрежье формируется прибрежная поверхностная водная масса, для которой характерны относительно высокая температура, низкая соленость, высокое содержание биогенов, высокая сезонная изменчивость (Зуенко, 1998). Сезонный термоклин, а следовательно, и верхний бентический фронт, летом залегает на глубине 10–30 м (Зуенко, 1998).

Прибрежной зоне свойственна сложная трехмерная циркуляция вод с преобладанием неустойчивых ветровых, приливных и стоковых течений, различающихся в разных слоях. В открытом море циркуляция в этом слое не отличается от циркуляции на поверхности моря, но в прибрежье приповерхностный слой может быть охвачен стоковыми течениями шлейфов эстуарных вод с направлениями и скоростями, отличными от направлений и скоростей подповерхностных потоков. В открытых бухтах северного Приморья в подповерхностном слое преобладает антициклоническая циркуляция вод (Зуенко, Рачков, 2003; Колпаков, 2004), при этом шлейф эстуарных вод распространяется в направлении открытого моря, поперек этого потока. В Амурском заливе, куда впадает крупная р. Раздольная, циркуляция вод в подповерхностном слое еще более радикально отличается от поверхностной циркуляции (рис. 6).

Напротив, в бухте Суходол (Уссурийский залив), менее подверженной влиянию материкового стока, циркуляция вод в поверхностном и подповерхностном слоях мало различается: судя по особенностям распределения температуры и солености на поверхности моря, в бухте наблюдается циклоническая циркуляция вод (Афейчук и др., 2004; Будаева и др., 2006) (рис. 7). Правда, по данным прямых измерений (Рогачев, Горячев, 2008), средние течения в бухте в теплое время года определяются южным или юго-восточным ветром и речным стоком. В результате формируется подветренная антициклоническая циркуляция (рис. 8). Вместе с тем следует отметить, что структура

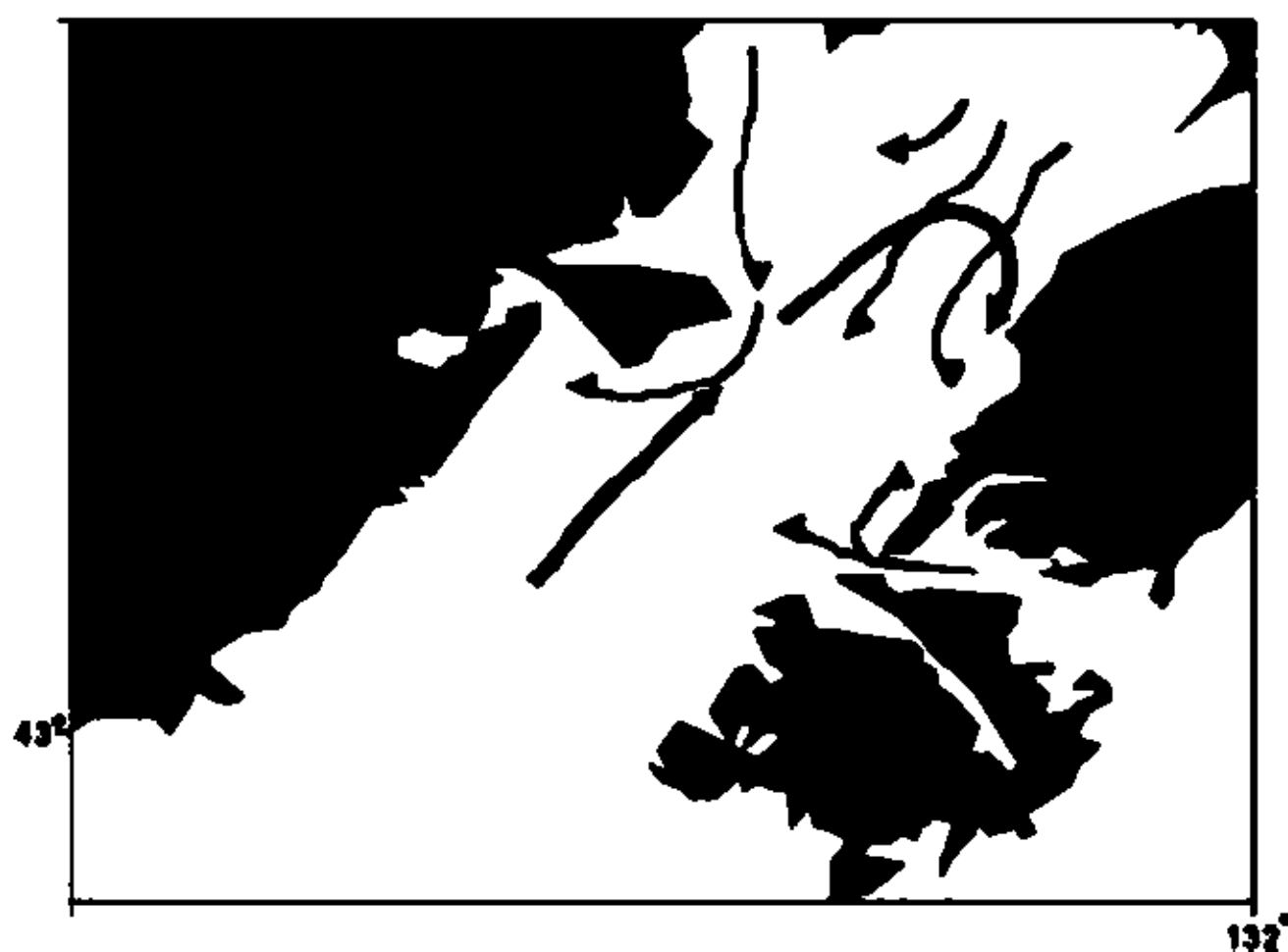


Рис. 6. Схема циркуляции вод в Амурском заливе 25.07.2006 г. на поверхности (черные стрелки) и в подповерхностном (в среднем 6,5 м) слое (серые стрелки) (Зуенко, 2008)

Fig. 6. Scheme of water circulation in Amurskii Bay 25.07.2006 on surface (black arrows) and into subsurface layer (average value 6.5 m) (grey arrows) (Зуенко, 2008)

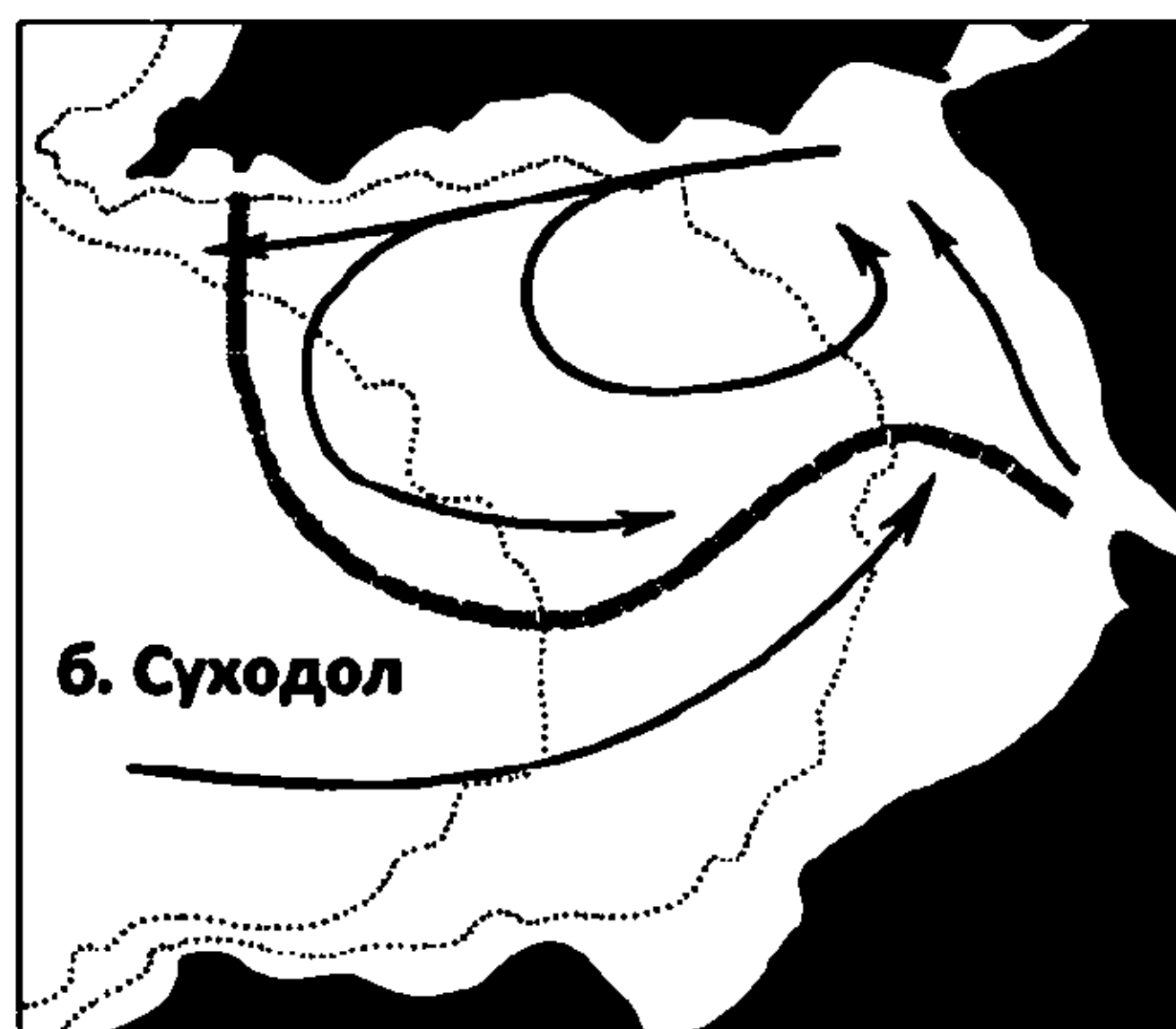
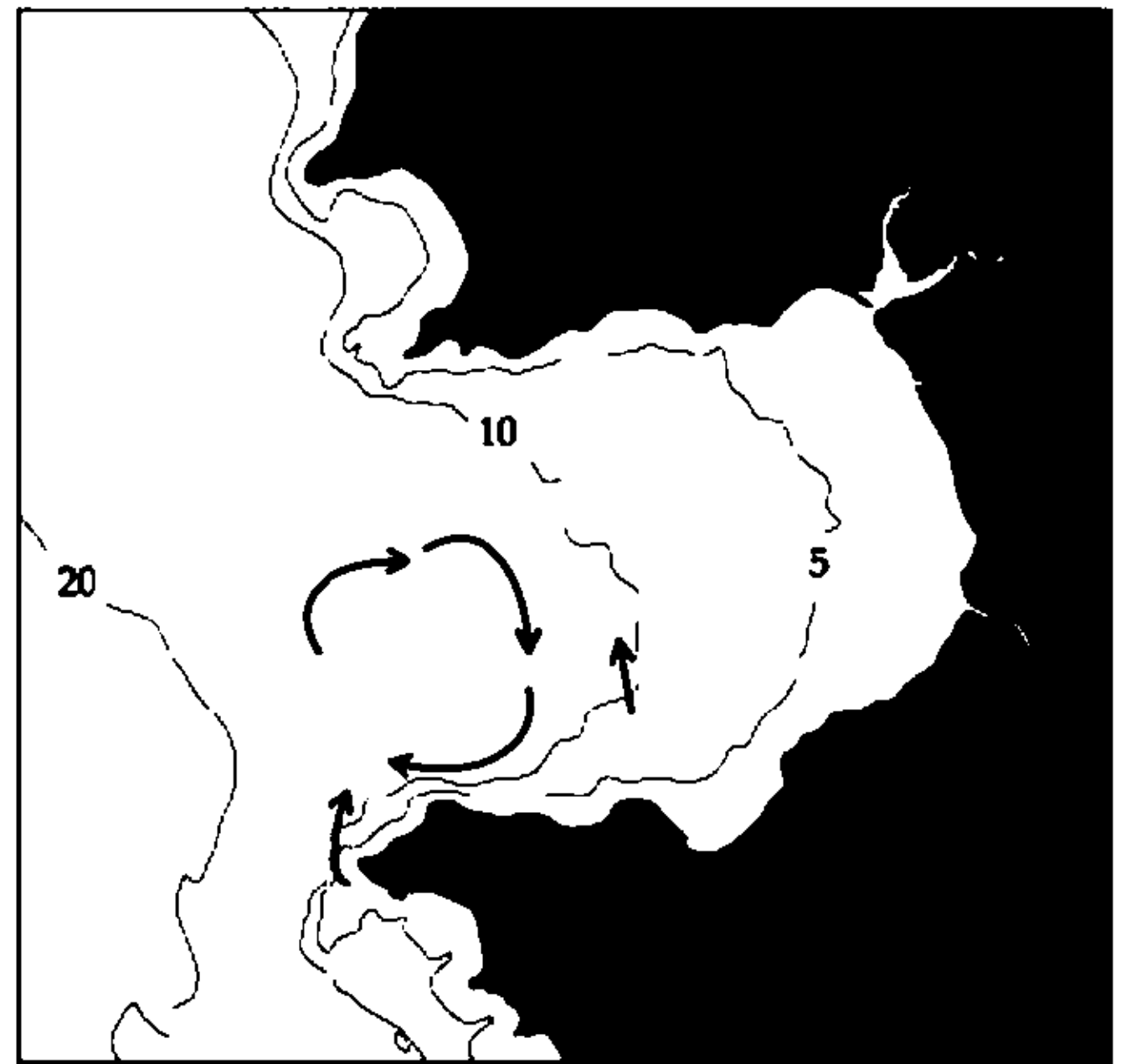


Рис. 7. Схема циркуляции вод на поверхности бухты Суходол. Пунктиром показано положение эстуарного фронта на поверхности моря 11.09.2002 г. (по: Афейчук и др., 2004)

Fig. 7. Scheme of water circulation at the surface layer of Sukhodol Bay. Arrangement of surface estuarine front 11.09.2002 is shown by dotted line (by: Афейчук и др., 2004)

Рис. 8. Схема течений в бухте Суходол в придонном слое по данным измерений (по: Рогачев, Горячев, 2008)

Fig. 8. Scheme of currents in near-bottom layer in Sukhodol Bay by measured data (by: Рогачев, Горячев, 2008)



вод в прибрежье весьма изменчива и может кардинально изменяться в течение суток (Колпаков, 2004; Рогачев, 2010).

Амурский залив представляет собой северо-западную часть зал. Петра Великого. В северную часть залива впадает одна из наиболее крупных рек северо-западной части побережья Японского моря — Раздольная, которая оказывает сильное влияние на гидрологию Амурского залива. Кроме р. Раздольной, на гидрохимические показатели залива влияют реки Амба, Барабашевка, Нарва и др. В северной части залива имеется обширное мелководье с глубинами менее 7–10 м, а также бухты и лагуны с глубинами, не превышающими 1–3 м (Лоция ..., 1984; Лучин, Сагалаев, 2005). В кутовых частях Амурского и Уссурийского заливов из-за слабой активности вод дно сложено алевритовыми и алевритопелитовыми илами, выносимыми реками и ливневыми стоками (рис. 9).

Значительная, а во время паводков бóльшая, часть Амурского залива находится под действием стока р. Раздольной. При переходе от речных к морским условиям образуется несколько относительно однородных зон с резкими изменениями на их границах. Всего в пределах русла реки, эстуария и прибрежного моря выделяется 5 таких зон*, различающихся в основном соленостью воды (рис. 10):

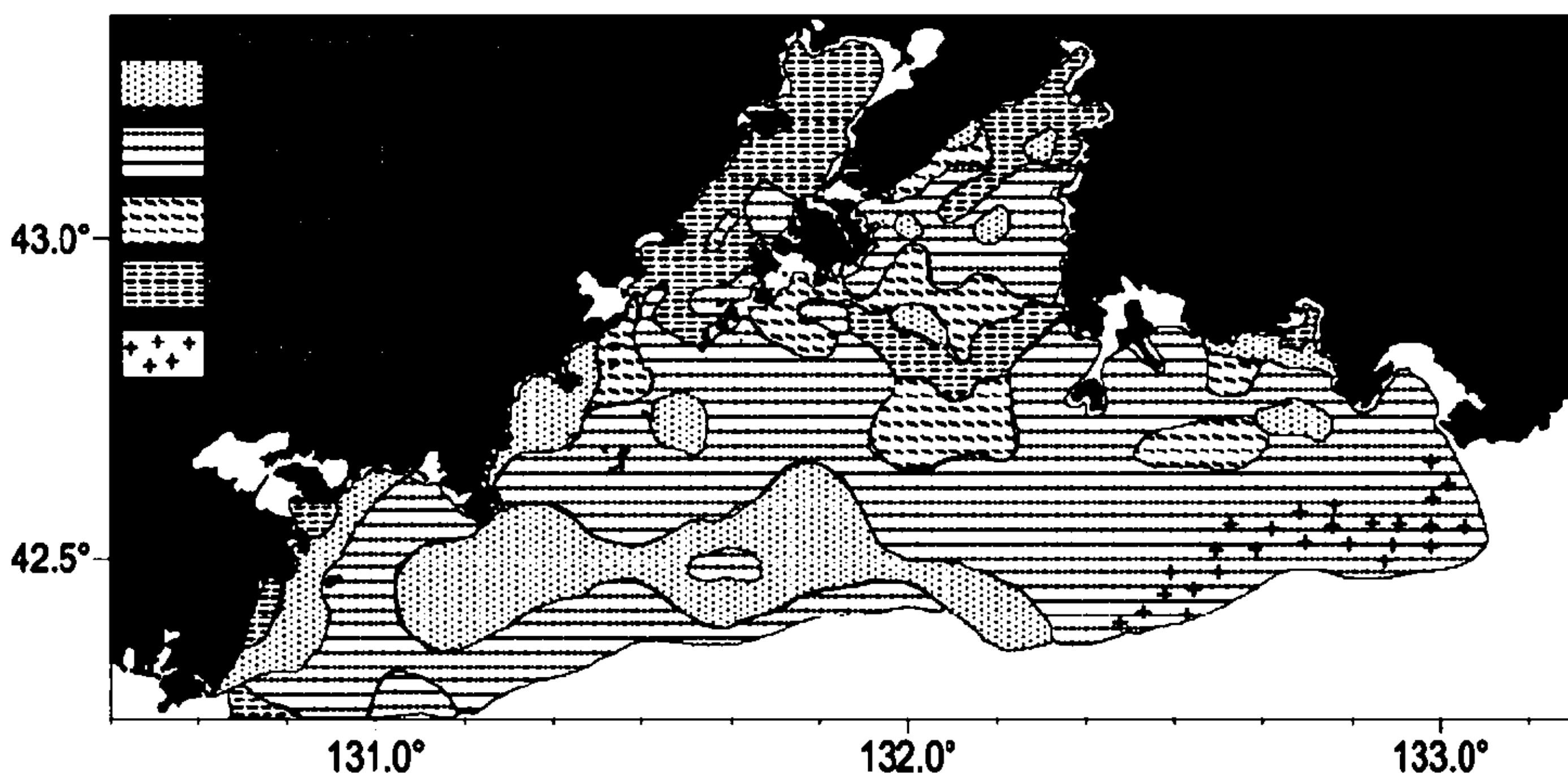


Рис. 9. Карта-схема распределения донных осадков в зал. Петра Великого (Надточий и др., 2005)

Fig. 9. Map-scheme of bottom sediments arrangement in Peter the Great Bay (Надточий и др., 2005)

* Под воздействием ветровых сгонов-нагонов, приливных течений и флюктуаций расхода р. Раздольной размеры этих 5 зон весьма существенно меняются.



Рис. 10. Схема расположения водных масс и типов вертикальной структуры вод на условном разрезе через эстуарий р. Раздольной и прилегающую акваторию моря (Зуенко, 2008)

Fig. 10. Scheme of arrangement of water masses and types of vertical water structure along the conditional slit that situated across the estuary of Razdol'naya River and adjacent sea waters (Зуенко, 2008)

1. Собственно речные воды, имеющие нулевую соленость во всей своей толще.
2. В нижнем течении реки наблюдается зона внутреннего эстуария, где речные воды с условно нулевой соленостью (не более 3 ‰) занимают верхний 1–5-метровый слой и подстилаются солоноватыми водами с соленостью 10–30 ‰, распространяющимися в виде придонного клина.

3. На участке Амурского залива, расположенном непосредственно вблизи устья — внешнем эстуарии, солоноватые воды занимают поверхностный слой толщиной 3–5 м и распространяются от устья вглубь залива в виде шлейфа, соленость в котором увеличивается по мере удаления от устья, а подповерхностный слой занят соленой морской водой.

4. За пределами шлейфа существует некоторая пограничная зона пониженной солености в поверхностном слое толщиной 10–15 м — приэстуарная зона.

5. На остальной части Амурского залива наблюдается типичная для зал. Петра Великого прибрежная структура вод (Состояние морских экосистем ..., 2005).

Сток р. Раздольной сравнительно невелик (в среднем 2,2 км³/год), но она определяет гидрологический режим северной части полузакрытого Амурского залива на расстоянии до 25 миль от устья.

Таким образом, в летний период для прибрежной зоны характерна резко выраженная двухслойная стратификация. Зимой она разрушается конвекцией, но формируется особый зимний тип стратификации, обусловленный распространением высокосоленых вод у дна. В переходные сезоны стратификация не вполне развита — она слабая и неустойчивая весной и разрушается штормовым перемешиванием осенью.

В пределах залива в подповерхностном слое влияние речного стока практически не проявляется, и распределение солености у дна обусловлено в основном глубиной места. Распространение шлейфа эстуарных вод в Амурском заливе обычно ограничено его кутовой частью. Направление распространения и протяженность шлейфа эстуарных вод определяется преобладающим направлением ветра и величиной речного стока (Григорьев, Зуенко, 2005; Состояние морских экосистем ..., 2005).

По характеру термической структуры вод на шельфе Приморья выделяется 4 основных гидрологических сезона: зима (январь-февраль), весна (март-апрель), лето (июнь-сентябрь), осень (ноябрь-декабрь). Май и октябрь являются переходными месяцами (Зуенко, 1994).

Температурный режим в заливе в основном определяется годовым циклом прогрева и охлаждения вод (рис. 11). В период интенсивного прогрева в мае-июле общим для температуры является уменьшение ее значений от вершины залива в направлении мористой части. Приращение температуры в этот период в разных районах составляет от 5 до 7 °С. Осенью в распределении температуры наблюдается обратная картина: более низкие ее значения характерны для вод кутовой части. Эти различия температуры вызваны тем, что прогрев и охлаждение вод в кутовой части вследствие ее мелководности происходят значительно быстрее, чем в мористой. Годовой максимум температуры наблюдается в конце июля — начале августа и составляет 20–21 °С (Зуенко, 2002; Рачков, 2002) (рис. 11). Сток, как и осадки, имеет высокую сезонную изменчивость, характерную для муссонного климата, с явно выраженным максимумом во второй половине лета и продолжительным минимумом зимой (рис. 11). Кроме того, на изменчивость температуры (и солености) заметное влияние оказывает и циклоническая деятельность со своим синоптическим сроком (около недели) и постоянным изменением направления ветра.

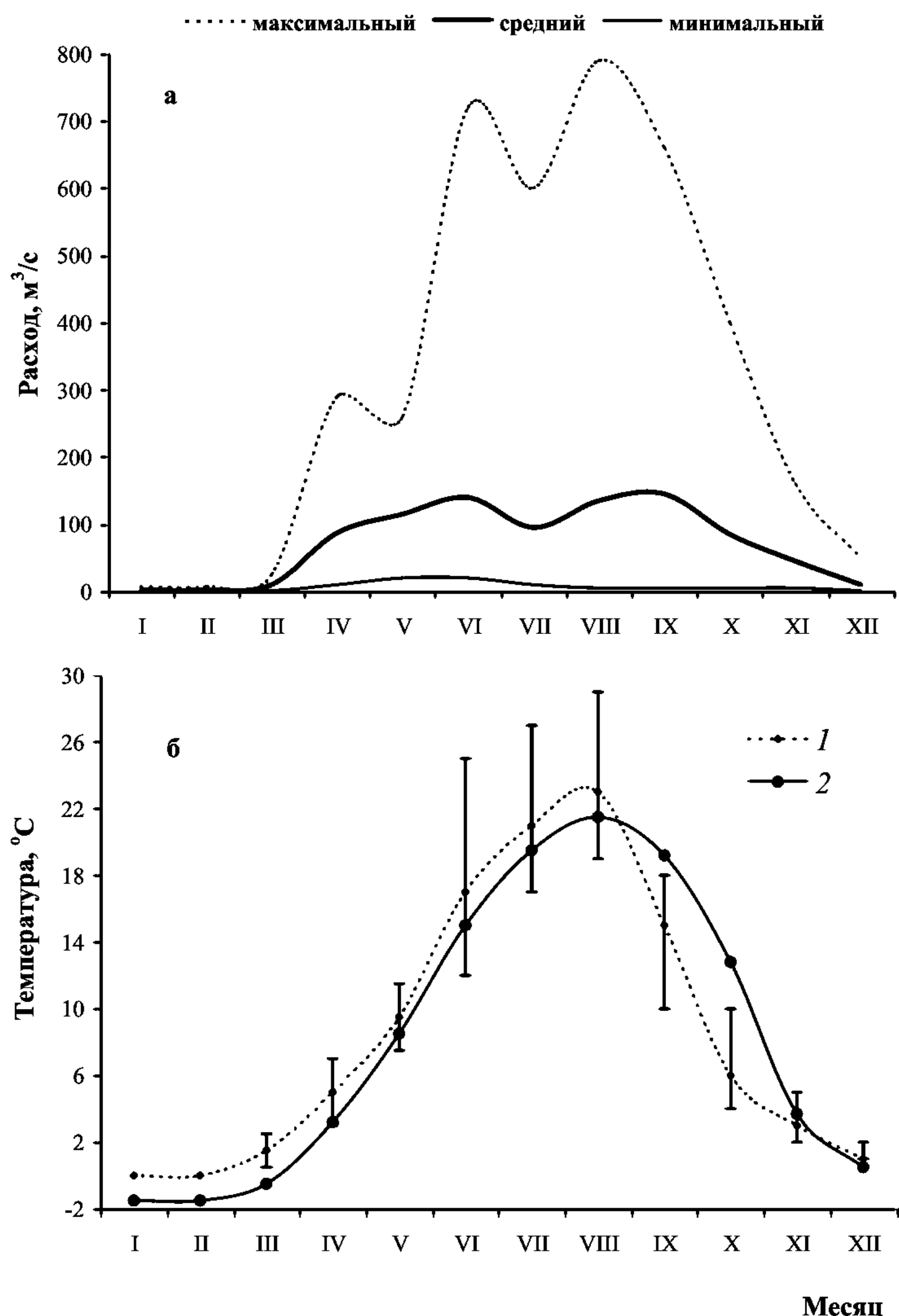


Рис. 11. Средние месячные расходы ($\text{м}^3/\text{с}$) (а) и температура ($^{\circ}\text{C}$) (б) поверхностных вод: а — р. Раздольная (Состояние морских экосистем ..., 2005); б — нижнее течение р. Раздольной (оригинальные данные) (1) и побережье Амурского залива (Зуенко, 2002) (2)

Fig. 11. Average month volumes of water discharge (m^3/s) (а) and surface water temperature ($^{\circ}\text{C}$) (б): а — Razdol'naya River (Состояние морских экосистем ..., 2005); б — downstream of Razdol'naya River (original data) (1) and coastal waters of Amurskii Bay (Зуенко, 2002) (2)

Сезонные изменения солености в прибрежных водах противоположны изменениям температуры: соленость максимальна зимой и минимальна летом, что связано как с муссонным циклом осадков и стока, так и с образованием-таянием льда; быстрый рост солености осенью обусловлен также апвеллингами и сильным ветровым перемешиванием. В придонном слое залива распределение температуры и солености обусловлено в основном глубиной места: с глубиной температура понижается, а соленость возрастает (Григорьев, Зуенко, 2005).

Уссурийский залив занимает северо-восточную часть зал. Петра Великого. В залив впадает довольно большое количество водотоков, но в основном это небольшие речки, ручьи и временные водотоки. Восточные берега отличаются большой изрезанностью. Здесь расположены бухты Суходол, Андреева, Ильмовая и др. Бухты относительно мелководны, глубины не превышают 10–15 м. В бухту Суходол впадают небольшие реки Суходол и Петровка. Западные берега от п-ова Басаргина до бухты Муравьиной отличаются значительной выровненностью с чередованием открытых бухт. В бухту Муравьиную впадают реки Артемовка и Шкотовка.

Эстуарные зоны в Уссурийском заливе выражены в гораздо меньшей степени, чем в Амурском, поэтому летом большая его часть занята поверхностной прибрежной водной массой с равномерным убыванием температуры воды с глубиной. Резкие скачки температуры не наблюдаются, но придонные воды холоднее и солонее поверхностных вод, в особенности в глубоководной части залива. На мелководье отмечаются наиболее высокие значения температуры воды. В целом летние термические условия в Уссурийском заливе во многом определяются погодными факторами: температурой воздуха, ветровым режимом, облачностью, которые вносят существенный вклад в сезонные процессы (Зуенко, 1993; Ким и др., 2006).

Уссурийский залив открыт господствующим в летнее время южным и юго-восточным ветрам, вызывающим большое волнение. Течения в заливе в целом незначительные. В тихую погоду вдоль северо-западного берега проходит течение, направленное на юг (Ким и др., 2006).

Особенности рельефа дна и распределения осадочных пород позволяют выделить в заливе три области: кутовую — с пологим рельефом дна, покрытого алевритопелитовыми илами; центральную — покрытую алевритовыми илами и южную — с песчаными грунтами (Мануйлов, 1990).

Имеющиеся в литературе данные по макрофитобентосу зал. Петра Великого довольно отрывочны (см. обзор: Шунтов, 2001). Это связано с тем, что здесь отсутствуют плотные заросли промысловых бурых водорослей (в первую очередь ламинарии). Фитобентос российской части Японского моря носит в основном низкобореальный характер (Гусарова и др., 2000). Одними из наиболее распространенных в сублиторали зал. Петра Великого являются сообщества *Phyllospadix iwatensis* + *Costaria costata*, а также сообщества саргассов и цистозиры (Гульбин и др., 1987; Гусарова, 1990).

Наиболее широко в кутовой части Амурского залива представлены растения родов *Cladophora*, *Zostera*, *Ulva*, *Sargassum* (Гусарова, 2008; Коженкова, Христофорова, 2009). Водоросли и травы неравномерно распределяются вдоль берегов, часто отсутствуют на протяженных участках дна (рис. 12).

Ширина зарослей изменяется от 1–3 м до 250 м на некоторых участках у п-ова Де-Фриза. Биомасса растений не превышает 3–5 кг/м². Водоросли растут на твердых грунтах, раковинах моллюсков и антропогенных субстратах, на мягких грунтах растут травы рода *Zostera* с эпифитами.

В Уссурийском заливе наиболее широко представлено сообщество морской травы зостеры. Представление о распространении зостеры в заливе дает схема нерестилищ тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (рис. 13), которая, как известно, откладывает икру преимущественно на зостеру (Посадова, 1985).

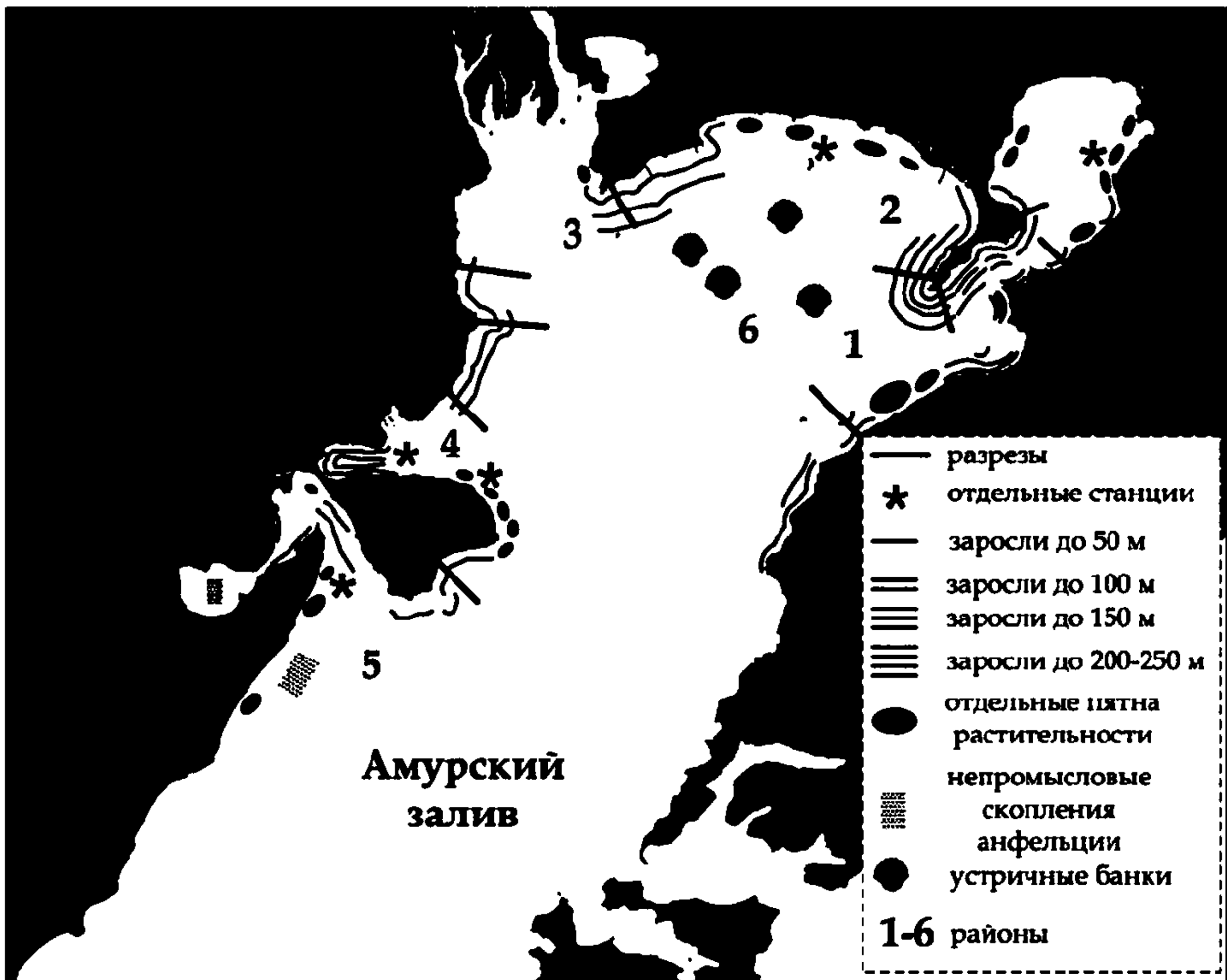


Рис. 12. Схема расположения зарослей макрофитобентоса в кутовой части Амурского залива (Гусарова, 2008)

Fig. 12. Scheme of macrophytobenthos settlement's distribution in closed part of Amurskii Bay (Гусарова, 2008)



Рис. 13. Схема размещения нерестилищ сельди в восточной части зал. Петра Великого: 1 — бухта Тавайза; 2 — бухта Суходол; 3 — бухта Андреева; 4 — бухта Ильмовая; 5 — бухта Подъяпольского; 6 — бухта Безымянная; 7 — бухта Сысоева; 8 — зал. Стрелок (Посадова, 1985)

Fig. 13. Scheme of distribution of Pacific herring's spawning grounds in eastern part of Peter the Great Bay: 1 — Tavaiza Bay; 2 — Sukhodol Bay; 3 — Andreeva Bay; 4 — P'movaya Bay; 5 — Podyapol'skogo Bay; 6 — Bezmyannaya Bay; 7 — Sysoeva Bay; 8 — Strelok Bay (Посадова, 1985)

Краткая характеристика некоторых рек и озер, населенных японским мохнаторукиим крабом

По территории Приморского края протекает около 6000 рек длиной более 10 км. К наиболее крупным рекам относятся: Раздольная, Артемовка, Партизанская, Киевка. Именно в бассейнах этих рек преимущественно и происходит нагул японского мохнаторукиого краба.

В верховьях японский мохнаторукий краб отсутствует или редок, поскольку условия для него здесь неблагоприятны (узкое русло с высоким уклоном, каменистым дном и быстрым течением), кроме того, для таких участков водотоков характерно наличие водопадов и перекатов (Богатов, 1994). Основными местообитаниями мохнаторукиого краба являются среднее и особенно нижнее течения реки. В среднем течении русло реки расширяется, течение замедляется, появляются излучины (меандры) и протоки. В нижнем течении ширина реки обычно максимальная, а скорость течения минимальна. Дно здесь часто песчаное или заиленное. Многие реки при впадении в озера или море образуют дельту, разбитую на многочисленные рукава. В предустьевой зоне рек, впадающих в море, сказывается влияние приливов или периодическое повышение солености. Здесь образуется солоноватоводная зона (Богатов, 1994), необходимая для созревания, спаривания и нереста мохнаторукиого краба.

В реке, по мере удаления от истока, нарастает сезонный размах колебаний температуры воды, определяющий ее плотность, количество растворенного в воде кислорода, скорость химических реакций и т.д. (Богатов, 1994). Реки Приморья имеют преимущественно дождевое питание. Снежный покров, формирующийся за зиму, невелик, а питание грунтовыми водами относительно слабое. Неравномерное распределение осадков по времени и по территории в значительной степени влияет на их водный режим. Для рек характерными являются паводки в теплый период года и крайняя неравномерность и неустойчивость стока в холодный период (Богатов, 1994; Бакланов и др., 2000). Краб при разливах попадает в озера и отшнуровавшиеся протоки, озерки и каналы, где может прожить несколько лет.

Озера в Приморском крае распространены преимущественно в пределах низменностей. Особенно много их в долине р. Раздольной, где озера встречаются в нижнем течении. Они в основном образовались в результате блуждания реки по долине и затопления низинных участков в период наводнений. Наиболее значительные озера — Сазанье и Утиное. В пределах береговой полосы Японского моря сосредоточено большое количество неглубоких лагунных озер с солоноватой или соленой водой, отделенных от моря узкими песчаными косами либо сообщающихся с ним протоками (Бакланов и др., 2000). Основные лагунные водоемы, заселенные крабом: лагуна Лебязья, озера Рязановское, Карасье, Лебединое, Волчанец, Известняк. Условия в этих водоемах (гидрологический режим, глубины, грунты, водная растительность, хорошая кормовая база и др.) являются благоприятными для нагула мохнаторукиого краба.

Река Раздольная (до 1972 г. Суйфун) — вторая по величине (после р. Туманной) река южного Приморья. Общая длина реки — 245 км, по территории Приморского края она протекает на протяжении 191 км. Площадь бассейна 16 830 км² (в пределах Приморского края — 6 820 км²) (Ресурсы ..., 1972) (табл. 4). На территории РФ р. Раздольная представляет собой реку равнинного типа. В верхнем и среднем течении, где эродируются обладающие высокой противозрозийной устойчивостью осадочно-метаморфические комплексы пород, долина реки сужается до нескольких сотен метров. В пределах заболоченной раздольнинской депрессии, т.е. нижней части водосбора, она, наоборот, расширяется до 10–15 км, а русло делится на ряд рукавов, значительная часть которых находится в стадии заиленных стариц. Преимущественно крутые и обрывистые берега сложены легко размываемыми олиго-плиоценовыми песчаниками и алевролитами (Павлюткин, Рынков, 1982).

Таблица 4

Некоторые характеристики обследованных рек

Table 4

Some characteristics of studied rivers

Река	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Макс. ширина, м	Ср. глубина, м	Преобладающий тип грунта	Растения	Длина внутр. эстуария, км
Амба	63	330	70	1,5	Песок, ил	Пп, в	2
Раздольная	191	6820	200	2,0	Ил, песок, ракуша	Пп	Более 20
Суходол	50	617	100	1,3	Ил, песок, галька	Пп, в	2
Артемовка	73	1460	200	1,0	Ил	Пп	8

Примечание. Пп — преимущественно полупогруженная и прибрежная растительность (тростник, осоки и т.п.); в — водная растительность (зостера, кладофора, руппия, энтероморфа и т.п.).

Преобладающая ширина реки 150–200 м, глубина от 1–2 м в верховьях и до 3–6 м в нижнем течении. Скорость течения меняется от 0 (между приливом и отливом) до 1,5 м/с (в среднем 0,2–0,3 м/с) (Ресурсы ..., 1972; Карасев, Лобанова, 1981). Водный режим реки характеризуется относительно низким весенним половодьем и летне-осенними дождевыми паводками, максимальные расходы наблюдаются в июне и августе-сентябре (по среднемноголетним данным) (см. рис. 11, а) (Состояние морских экосистем ..., 2005). Воды реки отличаются большой мутностью (прозрачность по диску Секки менее 1 м) (Гомоюнов, 1927), особенно в периоды паводков. Суммарный твердый сток составляет в среднем 462 тыс. т, сезонный ход распределения совпадает с изменениями расходов воды (Состояние морских экосистем ..., 2005). Осадки в нижнем течении представлены пелитами и алевритами. В теплое время года воды р. Раздольной прогреваются быстрее, чем воды Амурского залива (рис. 11, б). Наиболее высокая температура воды в нижнем течении реки (28–32 °С) наблюдается в июле или августе. Замерзает река обычно в первой половине ноября, полное очищение ото льда обычно происходит в конце первой — начале второй декады апреля.

Внутренним эстуарием является участок реки ниже с. Раздольного, на котором отсутствует уклон, наблюдаются приливы, поверхностный слой воды — почти пресный, у дна распространяются солоноватые воды. Соленость вод внутреннего эстуария уменьшается вверх по течению, вначале быстро, потом все более медленно (рис. 14). В зависимости от изменения абиотических (в первую очередь солености) и биотических (структура и обилие сообществ зоопланктона и др.) параметров среды (Задонская, 1986; Nadtochy et al., 2003; Состояние морских экосистем ..., 2005) во внутреннем эстуарии р. Раздольной было выделено три участка осреднения информации (рис. 14).

Приустьевая область р. Раздольной является типичным эстуарием долинного залива с двухслойной циркуляцией и умеренно перемешанными водами с хорошо выраженными вертикальными градиентами солености (Полонский и др., 1992; Дударев, 1996). Граница между внутренним и внешним эстуариями проходит по гребню устьевых бара, пространственно совпадающего с траверзом входных мысов из Амурского залива в преддельтовый Тавричанский лиман (нулевая километровая отметка). Гребень бара определяет расположение географического устья и переход к приемному бассейну речного стока (Состояние морских экосистем ..., 2005).

Внутренний эстуарий. Граница речной части эстуария находится примерно в 22 км от нулевой отметки вверх по течению, которой при минимальном водном стоке достигают колебания уровня морского происхождения (волны сизигийных приливов и нагонов). На протяжении 17 км от вершины эстуария течение реки проходит в одном русле, в которое впадают низкопорядковые притоки. В 5 км перед выходом в преддельтовый лиман русло разветвляется, образуя двухрукавную дельту площадью

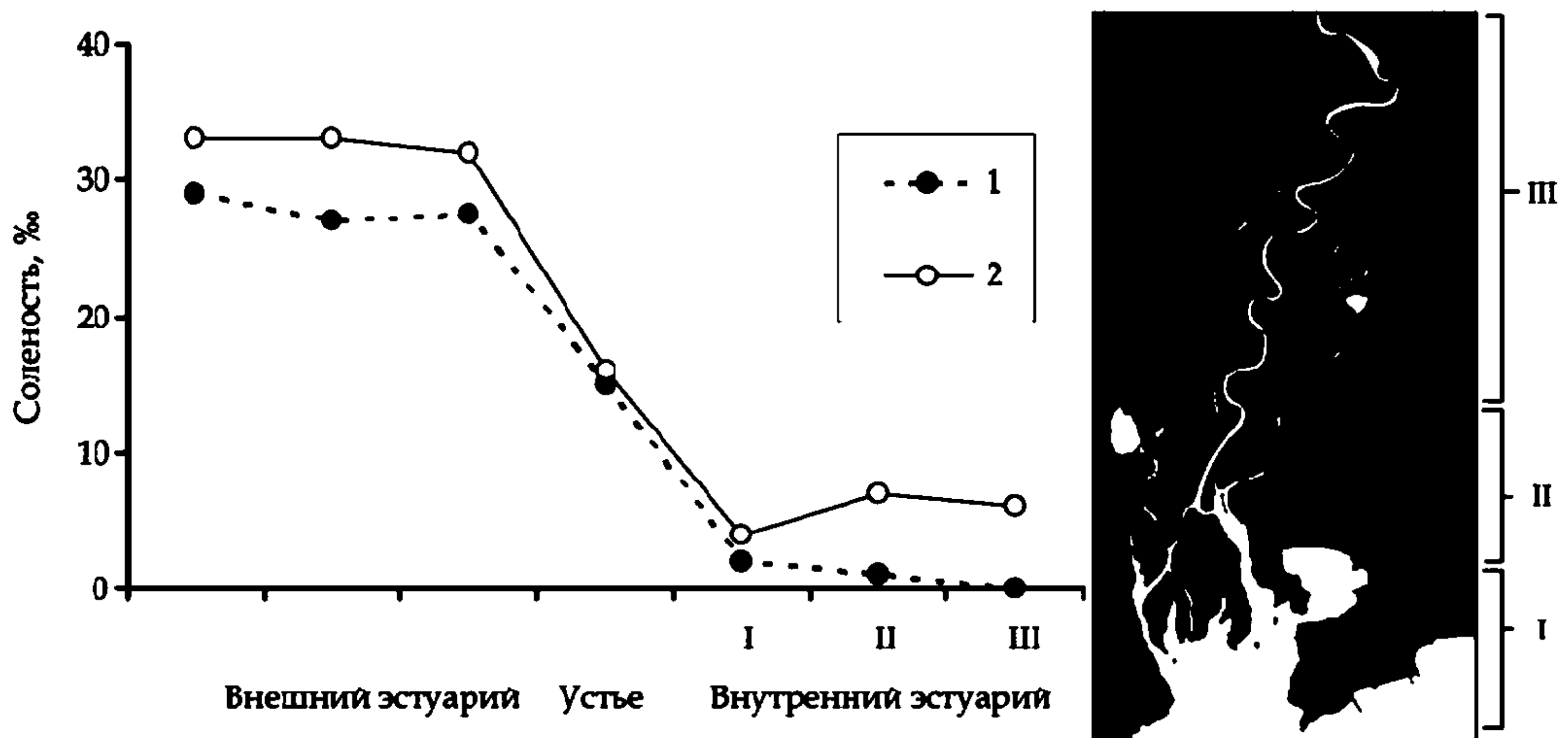


Рис. 14. Изменение солености поверхностных и придонных вод в эстуарии р. Раздольной вдоль направления море-река в теплый период года: 1 — поверхностные воды; 2 — придонные воды (Состояние морских экосистем ..., 2005, с изменениями)

Fig. 14. Variability of surface and near-bottom water salinity along the sea-river direction during warm part of the year in the estuary of Razdol'naya River: 1 — surface water; 2 — near-bottom water (Состояние морских экосистем ..., 2005, with changes)

около 7 км² и сеть небольших проток. Отсюда доминирующий объем водного стока реки распределяется в море по левобережному самому крупному и глубокому рукаву Большая Раздольная шириной до 500 м и глубинами 2,0–4,5 м. Рукав от правобережного ответвления Малая Раздольная отделен рядом вытянувшихся вдоль течения островов. Сюда уже в самом лимане к дельте примыкают мелководные участки с осушками. Они указывают на положение верхней границы механического седиментационного барьера, возникающего при подпоре речных вод морскими, в периоды паводков и половодий. Нижняя граница барьера выражена в гребне устьевого бара с минимальными глубинами 0,5–1,0 м, с мористой стороны которого расположен свал глубин.

Внешний эстуарий. Свал глубин от устьевого бара приурочен к изобатам 1–3 м, ниже он переходит в полого наклоненную к югу аккумулятивно-абразионную поверхность дна внутренней части Амурского залива с глубинами до 20 м. Внешняя граница эстуария ограничивается положением изогалины 30 ‰ при максимальном объеме жидкого стока (Михайлов и др., 1986). В Амурском заливе, вдающемся в сушу на 70 км, эта граница опускается до внешней части залива. Поэтому общую протяженность эстуария р. Раздольной можно принять равной 90 км (Состояние морских экосистем ..., 2005).

Основным источником поступления автохтонного органического вещества в эстуарии р. Раздольной служат прибрежные заросли сосудистых растений, которые располагаются вдоль берегов реки сплошным равномерным поясом высокой плотности (Шунтов и др., 2010). Доминируют виды родов *Phragmites*, *Carex*, *Calamagrostis*, *Zizania* и *Thypha*. В основном русле доминируют монодоминантные сообщества тростника *Phragmites australis* и водяного риса *Zizania latifolia*, в придаточной системе преобладают тростник и осоки *Carex* spp. (рис. 15). Средняя биомасса доминирующего вида — *Ph. australis* — достигает максимума ($5,3 \pm 0,4$ кг/м²) в июне, площадь поселений — 214 тыс. м² (Гусарова и др., 2010).

Река Суходол (Кангауз) берет начало на восточных склонах горы Туманной (1230 м) — отрога хребта Большой Воробей. Впадает в бухту Суходол Уссурийского залива Японского моря. Длина реки 49,7 км, площадь водосбора 617 км², средняя высота его 280 м, общее падение реки 640 м, средний уклон 12,9 ‰. Протяженность внутреннего

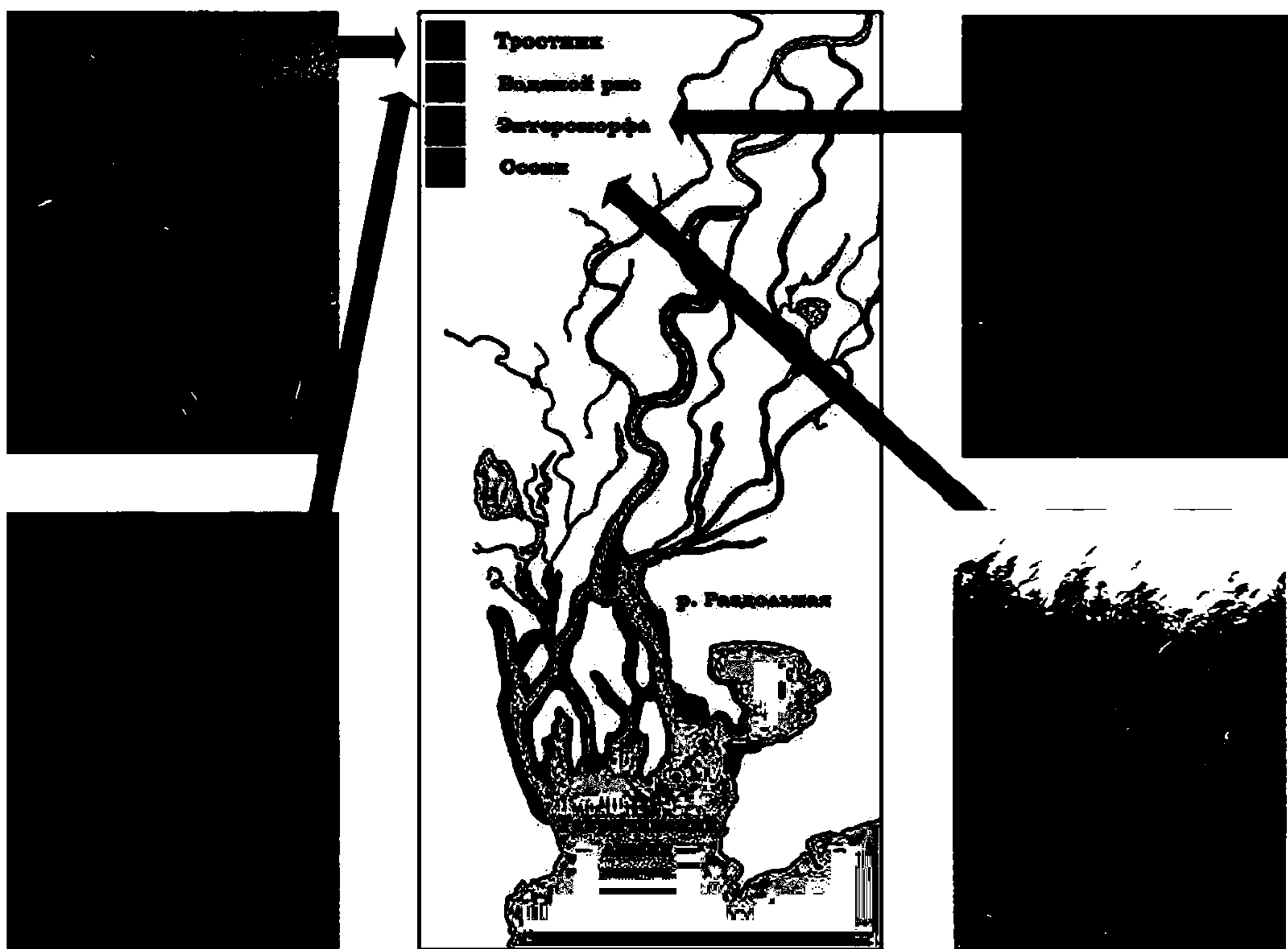


Рис. 15. Состав и распределение растительности в эстуарии р. Раздольной в 2009 г.
 Fig. 15. Composition and distribution of vegetation in the estuary of Razdol'naya River, 2009

эстуария около 2 км. Максимальная ширина реки на приустьевом участке — 100 м, средняя глубина — 1,3 м.

Водный режим реки характеризуется относительно низким весенним половодьем и летне-осенними дождевыми паводками. За апрель-май проходит 35–40 % годового стока, а в годы с незначительными дождевыми осадками — не более 20–22 %. Паводки наблюдаются в течение всего теплого периода (с апреля по октябрь; в отдельные годы — в первой половине ноября). Летне-осенняя межень наблюдается преимущественно в виде кратковременных периодов низкого стока между отдельными паводками. Суммарная их продолжительность составляет в среднем около 25 дней, наибольшая (в маловодные годы) — 55–60 дней. Зимняя межень устойчива. В теплую часть года проходит 95 % годового стока. Прозрачность воды по диску Секки во время межени достигает 1,5 м, в период паводков не превышает 0,5 м. Ледоход наблюдается в конце марта — начале апреля. Становление льда на реке происходит во второй половине ноября. По данным 2008–2009 гг. температура воды начинает повышаться в апреле, достигая максимума в июле-августе (рис. 16). В сентябре начинается охлаждение воды. Соленость воды в эстуарии, наоборот, летом снижается в связи с увеличением пресного стока в результате дождевых паводков.

В эстуарии на основании различий абиотических и биотических условий среды выделено 4 биотопа (табл. 5): биотоп 1 — внешняя, мористая, часть эстуария; биотоп 2 — приустьевая лагуна (нижняя часть внутреннего эстуария); биотоп 3 — средний участок внутреннего эстуария; биотоп 4 — верхняя часть эстуария (рис. 17).

Биотоп 1 (далее «море»). Глубина до 1 м. По результатам измерений в мае-октябре 2008–2009 гг. температура составляла 9,8–26,2 °С, соленость изменялась от 5,3 до 29,6 ‰, в поверхностном слое соленость была в среднем несколько ниже из-за влияния речного стока. В составе грунта преобладали средний и крупный песок, а так-

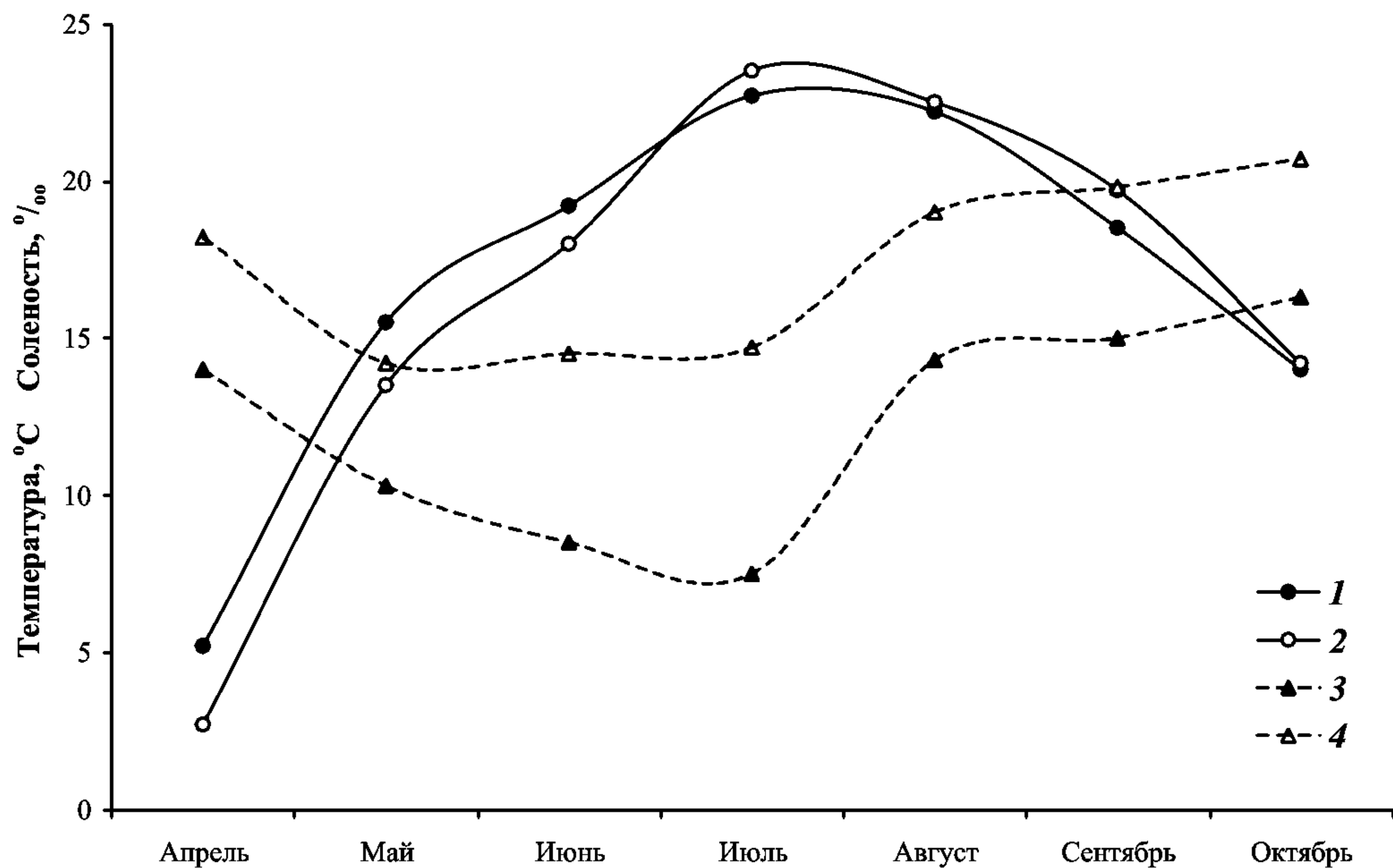


Рис. 16. Сезонный ход температуры и солености воды в эстуарии р. Суходол в 2008–2009 гг.: 1 — температура поверхностного слоя воды, °С; 2 — температура придонного слоя воды, °С; 3 — соленость поверхностного слоя, ‰; 4 — соленость придонного слоя, ‰

Fig. 16. Seasonal changes of water temperature and salinity in the estuary of Sukhodol River, 2008–2009: 1 — surface water temperature, °C; 2 — near-bottom water temperature, °C; 3 — surface water salinity, ‰; 4 — near-bottom water salinity, ‰

же гравий. Здесь отмечены минимальные концентрации органического углерода $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях — 0,4–0,6 % (Надточий и др., 2010). В составе гумуса преобладали гуминовые кислоты, наиболее устойчивые при захоронении (Нестерова, 2005). Растительность представлена разреженными поселениями морской zostеры *Zostera marina*.

Биотоп 2 (далее «лагуна»). Глубина до 1,5 м. Температура составляла 10,6–24,7 °С, соленость — 3,8–28,1 ‰, в поверхностном слое соленость была в среднем несколько ниже. В составе грунта преобладал гравий. Растительность здесь была представлена смешанными зарослями (до 3 кг/м²) японской zostеры *Zostera japonica*, приморской руппии *Ruppia maritima*, энтероморфы *Enteromorpha (=Ulva) prolifera** и плавающими матами кладофоры *Cladophora glomerata* (Гусарова и др., 2009а, б; Шунтов и др., 2010). Гумус здесь относился к фульватному типу (Надточий и др., 2010), что обусловлено развитием растительности, являющейся источником постоянного поступления свежей органики в виде таких неустойчивых соединений, как фульвокислоты (Нестерова, 2005). Содержание $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях, благодаря наличию растений, было в 2 раза выше — 0,9–1,1 ‰.

Биотоп 3 (далее «средний участок»). Глубина до 4 м. Температура составляла 11,6–25,0 °С, соленость — 0,6–26,8 ‰, поверхностный слой был заметно более опресненным по сравнению с придонным — средняя соленость была равна соответственно 6,3 и 15,5 ‰. В составе грунта преобладали пески. В прибрежной полосе располагались разреженные поселения энтероморфы (до 0,2 кг/м²). Гумус также относился к фульватному типу, что наряду с наличием растительности, по-видимому, обусловлено

* Согласно данным недавних генетических исследований виды рода *Enteromorpha* переведены в род *Ulva* (Hayden et al., 2003).

Таблица 5

Некоторые характеристики выделенных биотопов в эстуарии р. Суходол

Table 5

Some characteristics of marked out biotopes in the estuary of the Sukhodol River

Показатель	$M \pm m$	<i>lim</i>
Биотоп 1		
$T_{\text{дно}}, ^\circ\text{C}^*$	$21,4 \pm 1,9$	9,8–26,2
$T_{\text{пов}}, ^\circ\text{C}^*$	$21,2 \pm 1,9$	9,8–26,2
$S_{\text{дно}}, \text{‰}^*$	$16,4 \pm 3,7$	9,2–29,6
$S_{\text{пов}}, \text{‰}^*$	$14,5 \pm 4,3$	5,3–29,6
Преобладающий тип грунта	Средний и крупный песок, гравий	
$C_{\text{орг}}, \text{‰}^{**}$	0,4–0,6	
Качественный состав ОВ грунта**	Преобладают гуминовые кислоты	
Тип растительности	Разреженные поселения zostеры	
Биотоп 2		
$T_{\text{дно}}, ^\circ\text{C}$	$17,7 \pm 1,1$	11,1–24,7
$T_{\text{пов}}, ^\circ\text{C}$	$17,5 \pm 1,0$	10,6–22,5
$S_{\text{дно}}, \text{‰}$	$21,9 \pm 1,7$	9,0–28,1
$S_{\text{пов}}, \text{‰}$	$19,9 \pm 2,0$	3,8–27,4
Преобладающий тип грунта	Песок	
$C_{\text{орг}}, \text{‰}$	0,9–1,1	
Качественный состав ОВ грунта	Преобладают фульвовые кислоты	
Тип растительности	Смешанные заросли zostеры, энтероморфы, кладофоры, руппии	
Биотоп 3		
$T_{\text{дно}}, ^\circ\text{C}$	$17,2 \pm 1,1$	12,0–25,0
$T_{\text{пов}}, ^\circ\text{C}$	$17,0 \pm 1,1$	11,6–25,0
$S_{\text{дно}}, \text{‰}$	$15,5 \pm 2,8$	4,5–26,8
$S_{\text{пов}}, \text{‰}$	$6,3 \pm 1,0$	0,6–13,0
Преобладающий тип грунта	Мелкий песок	
$C_{\text{орг}}, \text{‰}$	0,5–1,4	
Качественный состав ОВ грунта	Преобладают фульвовые кислоты	
Тип растительности	Разреженные заросли энтероморфы	
Биотоп 4		
$T_{\text{дно}}, ^\circ\text{C}$	$18,0 \pm 1,4$	11,9–21,7
$T_{\text{пов}}, ^\circ\text{C}$	$19,4 \pm 1,1$	11,7–22,0
$S_{\text{дно}}, \text{‰}$	$10,8 \pm 3,7$	5,7–21,8
$S_{\text{пов}}, \text{‰}$	$5,3 \pm 1,1$	2,2–7,5
Преобладающий тип грунта	Гравий	
$C_{\text{орг}}, \text{‰}$	0,7–0,8	
Качественный состав ОВ грунта	Гуминовые кислоты	
Тип растительности	Нет	

* По результатам измерений в мае-октябре 2008–2009 гг.

** Данные за октябрь 2008 г.

активным осаждением здесь сносимой с бассейна реки органики (Надточий и др., 2010). Содержание $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях было равно 0,5–1,4 %.

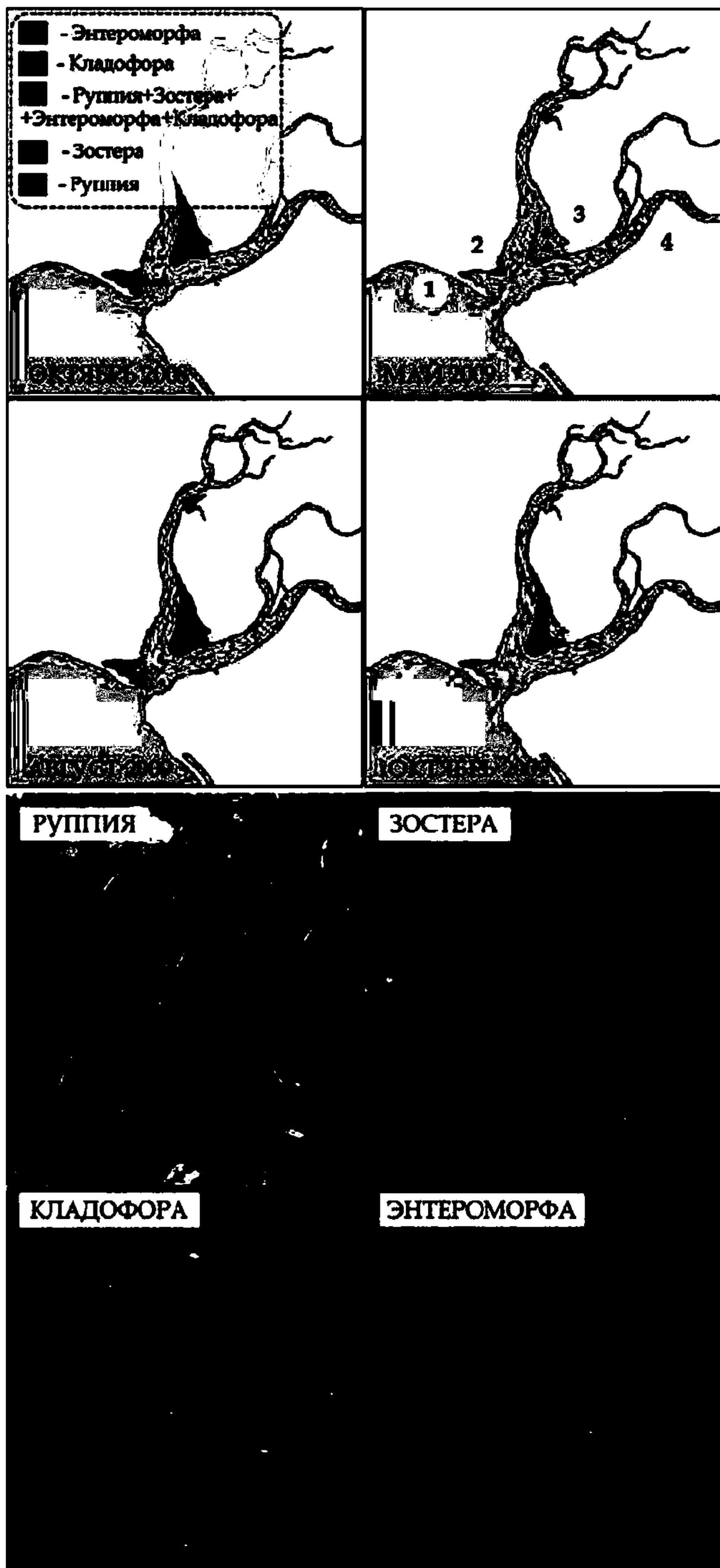


Рис. 17. Распределение растительности в эстуарии р. Суходол. Цифрами отмечены биотопы

Fig. 17. Distribution of vegetation in the estuary of the Sukhodol River. Biotopes marked by numerals

Биотоп 4 (далее «верхний участок»). Глубина до 6 м. Температура — 11,7–22,0 °С, соленость — 2,2–21,8 ‰ (средняя соленость минимальна — 5,3 ‰ на поверхности и 10,8 ‰ — у дна). В составе грунта преобладал гравий. Донная растительность отсутствует. Гумус гуматного типа, что, вероятно, связано с быстрым (без трансформации) захоронением органики терригенного происхождения (Нестерова, 2005). Содержание $C_{\text{орг}}$ в донных отложениях было равно 0,7–0,8 % (Надточий и др., 2010).

Река Амба берет начало в пределах восточной окраины Шуфанского плато, течет на юго-восток и впадает в бухту Песчаную Амурского залива Японского моря. Длина реки 63 км, площадь водосбора 330 км². В реку впадают лишь небольшие притоки. Средняя величина коэффициента густоты речной сети равна 1,2 км/км².

Река протекает по горно-холмистой местности. До с. Мраморного долина узкая (0,2–0,4 км) и глубокая. Пойма прерывистая, шириной до 50 м, ширина потока не превышает 10 м, глубина 0,1–0,4 м, скорость течения воды до 1,2–1,8 м/с. Ниже с. Мраморного долина расширяется (0,7–2,0 км), принимает трапециевидную форму. Пойма двухсторонняя, шириной местами до 1,0–1,5 км. Русло извилистое и довольно часто расчленяется на рукава и протоки (длина 20–50 м, ширина 2–5 м). Ширина реки до с. Занадворовка 10–20 м, ниже, до выхода из гор, 15–20 м, местами до 30–40 м. Преобладают глубины 0,4–0,8 м, скорость течения воды 0,5–0,9 м/с. Грунт ложа на мелководных местах галечный и песчано-галечный, на плесах песчаный. На протяжении нескольких последних километров (перед впадением в море) река протекает по широкой, пойменной и заболоченной долине и сильно меандрирует. Ширина ее достигает 50–70 м, глубина — 1,5–1,7 м, скорость течения — 0,1–0,3 м/с.

Весеннее половодье наблюдается лишь в отдельные годы, в большинстве случаев оно выражено слабо. В мае-ноябре по реке проходят 2–5 дождевых паводков. Летняя межень выражена слабо. Река замерзает в начале декабря, осеннего ледохода, как правило, не наблюдается. Средняя продолжительность ледостава 109 дней. Вскрытие реки происходит в конце марта. Вода в реке прозрачная, без цвета, запаха и вкуса, за исключением приустьевых участков, где она мутная и имеет солоноватый вкус (Ресурсы ..., 1972).

Река Артемовка (Майхэ) берет начало на юго-западном склоне гор Пржевальского. Течет в основном в южном направлении и впадает в Муравьиный залив Уссурийского залива Японского моря. Длина реки 73 км, площадь водосбора 1460 км².

По условиям орографии бассейн реки делится на верхнюю (горную) и нижнюю (предгорно-холмистую) части. В бассейне насчитывается около 90 мелких озер общей площадью 4,16 км². В верховьях реки построено водохранилище, площадь его водосбора составляет 488 км², площадь зеркала около 11 км². Гидрографическая сеть в бассейне хорошо развита.

По характеру строения долины и русла и по условиям протекания р. Артемовка выделяется 2 участка: исток и устье. Участок исток (длина 44 км): река протекает по горной лесистой местности. Русло сильно извилистое, при подъеме уровня на 0,5–1,0 м разделяется на рукава, в межень изобилует галечными косами. Ширина реки в начале участка равна нескольким метрам, к концу его увеличивается до 30 м, преобладающая глубина колеблется от 0,4 до 0,6 м.

Участок устье (длина 29 км): река течет по крупнохолмистой местности по дну широкой (2–3 км) ящикообразной долины, ограниченной высокими склонами. Русло сильно извилистое, почти неразветвленное, у с. Штыково от русла слева отделяется протока Соленая шириной 25–30 м, которая соединяется с рекой выше устья р. Кневичанки. Плесы и перекаты чередуются через 0,3–0,4 км, ниже с. Артемовского. Преобладающая ширина реки до устья р. Кневичанки 25–35 м, ниже ширина увеличивается до 80–90 м, причем наибольшее ее значение достигает 150 м у устья. Глубины колеблются от 0,5 до 4,2 м, скорости течения воды — от 0,5 до 0,8 м/с. Дно русла на перекатах галечное, на плесах песчано-галечное, в приустьевом участке песчано-илистое.

В питании реки основное участие принимают дождевые воды. Грунтовое питание имеет второстепенное значение, его доля не превышает 15 % общего объема стока. Весеннее половодье проходит в апреле — начале мая, высота подъема уровня воды составляет в среднем 0,7–1,0 м. За период со второй половины мая по октябрь на реке проходит от 2 до 6 дождевых паводков. Внутри года сток распределен неравномерно, до 96 % его годового объема проходит в теплую часть года, остальные — зимой.

В августе температура воды в реке бывает наиболее высокой, вниз по течению реки она повышается. Первые ледяные образования появляются в ноябре. Осенний ледоход (шутоход) наблюдается лишь на участке нижнего течения реки, продолжается 8–12 дней. Лед устанавливается в конце ноября, однако в верхнем течении река покрывается льдом только в декабре, а в отдельные годы — даже в январе. Толщина льда доходит до 60–70 см. Весенний ледоход ежегодно наблюдается преимущественно в нижнем течении и продолжается 4–6 дней.

По химическому составу воды река относится к гидрокарбонатному классу и обладает малой минерализацией (58 мг/л в зимнюю межень, до 42 мг/л в половодье). В 5 км ниже с. Штыково на реке расположена бетонная водоспускная плотина длиной 45,0 м, шириной 20,0 м и высотой 2,2 м (Ресурсы ..., 1972). Плотина, по-видимому, в некоторой степени, препятствует распространению краба вверх по реке, так как он в основном сосредоточен в нижней части реки, при этом данный участок (от устья до плотины) является основным местом промысла краба. По сообщениям очевидцев, мохнаторукий краб все же иногда преодолевает плотину и попадает в верхний участок реки.

Озеро Карасье находится в Хасанском районе, в 500 м от моря. Озеро вытянуто с запада на восток. Водоем соединяется с морем протокой (Кухаренко, 1974), по которой мохнаторукий краб мигрирует в море для размножения, а молодь возвращается обратно в озеро для нагула. Питается озеро преимущественно атмосферными осадками и отчасти за счет притока вод с болота, примыкающего к озеру. Грунты глинистые, кое-где песчаные, изредка галечниковые. На глубинах они представлены илом небольшой толщины (Кухаренко, 1974). По опросным данным максимальная глубина озера составляет примерно 4 м, что создает благоприятные условия для зимовки краба.

Вскрытие озера происходит обычно в марте, к началу апреля оно полностью освобождается ото льда. Максимальная температура воды 26 °С отмечается в июле-августе. Благодаря небольшим глубинам вода оз. Карасьего хорошо прогревается, вертикальная стратификация не выражена. Ледостав на озере обычно бывает в ноябре. Зимний ледовый период длится в среднем 4,5 мес. Активная реакция воды в зимние, весенние и осенние месяцы близка к нейтральной. По химическому составу вода является гидрокарбонатной с заметным содержанием хлора. Высшая водная растительность занимает почти всю площадь оз. Карасьего (Кухаренко, 1974). Таким образом, комплекс экологических условий в озере создает благоприятные условия для жизни мохнаторукого краба в нем.

В целом среднее и нижнее течение рек, пресные и солоноватые озера, имеющие связь с морем, и лагуны Приморья — благоприятная среда для обитания и воспроизводства японского мохнаторукого краба. Следует отметить, что районом наибольших концентраций краба являются обширные низовья р. Раздольной, отличающиеся разнообразием природных условий, в том числе наличием многочисленных протоков, притоков, озер и каналов, имеющих связь с обширным эстуарием.

ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЯ И АРЕАЛ

Таксономические отношения

Мохнаторукие крабы относятся к отряду Десятиногие ракообразные — Decapoda, подотряду Короткохвостые ракообразные — Brachyura, надсемейству Прибрежные крабы — Grapsidae Macleay, 1838, семейству Varunidae H. Milne-Edwards, 1853 (Komai et al., 2006). Род *Eriocheir* описан в 1835 г. (de Haan, 1835). В него были включены два вида *E. japonica** и *E. penicillatus*, но при этом не выбран типовой вид (Guo et al., 1997). Только в 1854 г. первый вид был выделен как типовой (Milne-Edwards, 1854). В настоящее время к роду *Eriocheir* бесспорно относятся только четыре вида: *E. japonica*, *E. sinensis*, *E. hepuensis* и недавно описанный с о-вов Огасавара (Япония) *E. ogasawaraensis* (Guo et al., 1997; Ng et al., 1999; Komai et al., 2006); таксономический статус еще 2 видов (*E. formosa* и *E. leptognathus*) пока остается дискуссионным. Внешним отличительным признаком мохнаторуких крабов является наличие густых волосков на клешнях. Для представителей рода *Eriocheir* (за исключением *E. leptognathus*, жизненный цикл которого проходит полностью в морском прибрежье) характерны катадромные миграции взрослых особей из рек в морское побережье для размножения и миграции молоди из прибрежных и эстуарных зон в реки для роста и нагула. Нативная область распространения мохнаторуких крабов охватывает водоемы Юго-Восточной Азии. Однако в начале XX столетия китайский мохнаторукий краб *E. sinensis* с балластными водами случайно был завезен в реки Германии (Peters, Panning, 1933; Panning, 1939), откуда он широко расселился в водоемах Европы (в бассейнах Северного и Балтийского морей), в том числе в Голландии (Otto, Kamps, 1935), Дании (Jensen, 1936), Чехословакии (Panning, 1938). К настоящему времени ареал китайского мохнаторукого краба уже включает бассейны Черного и Средиземного морей, а также водоемы Северной Америки (Cohen, Carlton, 1997; Cabral, Costa, 1999; Мурина, Антоновский, 2001).

На сегодняшний день сохраняется некоторая неясность в таксономическом статусе *E. japonica*, *E. sinensis* и *E. hepuensis*. Используя методы молекулярной генетики, Лю с коллегами (Lu et al., 2000) отметили небольшие различия между тремя видами, возможно, вследствие гибридизации или искусственной акклиматизации. Основываясь на данных морфометрического анализа, Ли с соавторами (Li et al., 1993) сделали вывод о том, что *E. japonica*, *E. sinensis* и *E. hepuensis* являются самостоятельными видами. Гуо с соавторами (Guo et al., 1997) также пришли к выводу, что *E. japonica*, *E. sinensis* и *E. hepuensis* разные виды, и указали 13 морфологических характеристик, с помощью которых их можно различить.

В то же время на Тайване признавали существование двух видов мохнаторуких крабов — *E. japonica* и *E. recta*. Об обитании *E. recta* на острове впервые сообщил Сакаи (Sakai, 1939). Позднее было показано, что название *E. recta* является младшим синонимом названия *E. japonica*, а популяцию из восточной части Тайваня описали как новый вид — *E. formosa* (Chan et al., 1995). Нг с соавторами (Ng et al., 1999) пять видов мохнаторуких крабов отнесли к 3 родам: роду *Eriocheir* de Haan, 1835 (*E. japonica*, *E. sinensis* и *E. hepuensis*), роду *Neeriocheir* Sakai, 1983 (*E. leptognathus*) и наконец к

* До недавнего времени в литературе использовалось написание *Eriocheir japonicus*, т.е. подразумевался мужской род названия *Eriocheir*. Однако, в силу того, что это слово образовано с использованием греческих корней, определить грамматический род весьма трудно. Поэтому ведущие специалисты-карцинологи (авторы *Journal of Crustacean Biology* и *Crustaceana*) договорились считать род этого названия женским и употреблять для японского мохнаторукого краба название *Eriocheir japonica* (Эл. письмо д-ра С. Кобаяси от 6.10.2006.).

новому роду *Platyeriocheir*, установленному для *E. formosa*. Таким образом, таксономия мохнаторуких крабов включает диапазон вариантов между тремя видами в одном роде (Li et al., 1993) и пятью видами в трех родах (Ng et al., 1999).

Чу с соавторами (Chu et al., 2003) попытались прояснить таксономический статус пяти видов мохнаторуких крабов, основываясь на данных генетических исследований. В их работе указывалось, что три вида (*E. japonica*, *E. sinensis* и *E. hepuensis*) генетически и морфологически очень похожи, особенно два последних (Chu et al., 2003). Эти авторы не поддерживают разделение рода *Eriocheir* на три разных рода и предлагают оставить пять видов мохнаторуких крабов в одном роде (Chu et al., 2003). Внутривидовые генетические различия между популяциями *E. sinensis* и *E. japonica* также незначительны (Li et al., 1993; Fuseya et al., 1997; Gao, Watanabe, 1998; Gao, Zhou, 1998; Zhou, Gao, 1999; Lu et al., 2000).

В последние годы появилась довольно большая серия публикаций, в которых китайские ученые, используя различные методические подходы, пытаются уточнить таксономические отношения между *E. japonica* и *E. sinensis* (Du, 1986; Peng, 1986; Dai, 1988; Li et al., 1993; Gao, Watanabe, 1998; Li, Li, 1999; Xie et al., 1999; Zhao, Li, 1999; Zhang et al., 2002; Zhao et al., 2002; Lee et al., 2004). Основной вопрос — разные это виды или все-таки один? В связи с этим возникает и другой вопрос, какой вид — японский или китайский мохнаторукий краб (или оба) — обитает в водоемах Приморья?

В результате анализа литературной информации (Виноградов, 1950; Guo et al., 1997; Ng et al., 1999; Chu et al., 2003), а также сравнения образцов китайского мохнаторукого краба из провинции Ляонин и японского мохнаторукого краба из разных водоемов Приморья мы пришли к выводу, что в водах Приморья обитает один вид — японский мохнаторукий краб (рис. 18).

Гуо с соавторами (Guo et al., 1997) представили подробное описание и выделили 13 морфологических характеристик, по которым можно отличить *E. japonica* от *E. sinensis* (табл. 6). Однако Чу с соавторами (Chu et al., 2003), используя эти признаки, имели проблемы при идентификации проб крабов. По их мнению, различия в меристических признаках между двумя видами весьма незначительны. Мы также разделяем эти сомнения. Например, отношение длина — ширина меруса клешненосной конечности составляет в среднем 1,0 : 2,2 для *E. sinensis* и 1,0 : 2,1 для *E. japonica*. Соотношения отличаются всего на несколько миллиметров. Скорее всего, такие признаки бесполезны при видовой идентификации и, кроме того, по-видимому, подвержены размерно-половой изменчивости (Chu et al., 2003).

Разные формы неметрических характеристик (т.е. длинный и тонкий, короткий и широкий, дорзовентрально сжатый) для дактилоподита четвертой ноги (Guo et al., 1997; табл. 6) достаточно субъективны, кроме того, эти критерии изменяются у экземпляров разного размера и пола (Chu et al., 2003). Различия, указанные для гонопода I

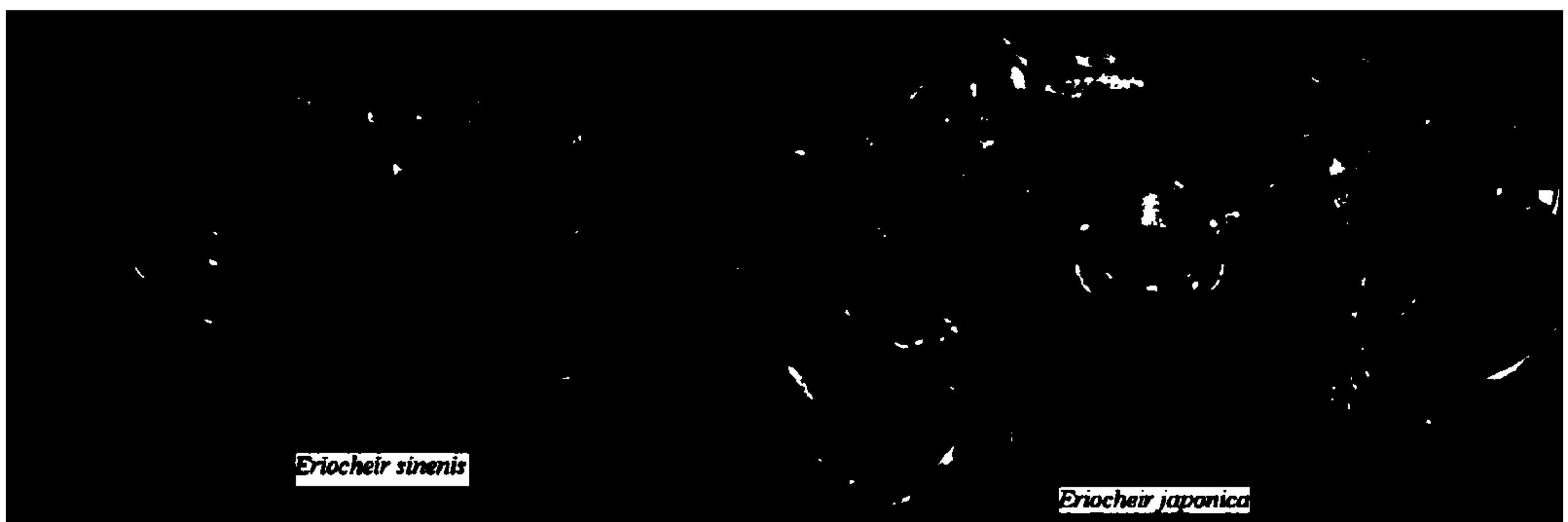


Рис. 18. Внешний вид китайского и японского мохнаторуких крабов
Fig. 18. General view of Chinese and Japanese mitten crabs

Таблица 6

Ключ морфологических различий между *E. sinensis* и *E. japonica* (по: Guo et al., 1997)

Table 6

Key of morphological differences between *E. sinensis* and *E. japonica* (by: Guo et al., 1997)

Характеристика	<i>E. sinensis</i>	<i>E. japonica</i>
Внешний вид карапакса	Очень выпуклый	Относительно прямой
Передние зубцы	Медиальные зубцы сильно треугольные и острые, срединная щель глубокая V-образная	Медиальные зубцы тупые, гладкие, 2 слегка треугольные и острые с боков
Эпигастральный и протогастральный гребни	Очень прочные, высокие и острые	Низкие, слабые, тупые
Мероподит клешненосной конечности, отношение длина : ширина	Длинный и тонкий 1,0 : 2,2	Короткий и широкий 1,0 : 2,09
Дистальные зубцы клешненосной конечности	Прочные и острые	Слабые и тупые
Четвертая нога: проподит, отношение длина : ширина	Длинный и тонкий 1,0 : 2,8	Широкий и короткий 1,0 : 2,5
Четвертая нога: дактилоподит	Длинный и тонкий	Сжатый дорзо-вентрально
Шестой абдоминальный сомит а) самец	Латерально-дистальный край дугообразный	Латерально-дистальный край слегка дугообразный
отношение длина : ширина	1,0 : 1,2	1,0 : 1,1
б) самка	Латеральные края дугообразные на 1/3 длины от дистального конца	Латерально-дистальный край округлый и гладкий
отношение длина : ширина	1,0 : 2,1	1,0 : 2,2
Тельсон: а) самец	Дистальный конец узкий	Дистальный конец округленный
отношение длина : ширина	1,0 : 1,8	1,0 : 1,8
б) самка	Дистальный конец широкий и округленный	Дистальный конец очень широкий и круглый
отношение длина : ширина	1,0 : 3,5	1,0 : 1,36
Гонопод I	Генитальное отверстие очень близко к дистальному концу	Генитальная пора на 1/3 длины от дистального конца
Вольва	Полукруглая, очень вогнута дорсально	Туповато треугольная, не вогнута дорсально

и вольвы, очень трудно использовать в практических исследованиях, так как размеры этих генитальных структур небольшие даже у крупных экземпляров, а указанные различия были обнаружены только у взрослых самок (Chu et al., 2003). Характеристики дистального зубца клешненосной конечности также малоприменимы, поскольку они весьма изменчивы.

Поддерживая мнение коллег (Guo et al., 1997; Ng et al., 1999), мы также считаем, что основными внешними характеристиками, отличающими *E. japonica* от *E. sinensis* и других мохнаторуких крабов, являются внешний вид карапакса и форма фронтальных и боковых зубцов. Так, у китайского мохнаторукого краба поверхность карапакса неровная и выпуклая. Передний край имеет четыре острых треугольных зубца. Выемка между срединными зубцами V-образной формы. Переднебоковые края с четырьмя зубцами также разделены V-образными выемками. Первый зубец (наружный глазной зубец) самый большой, остроконечный; второй и третий меньше первого; четвертый самый маленький, острый (рис. 18). У японского мохнаторукого краба передний край с хорошо выраженными угловыми неострыми зубцами. Срединная выемка мелкая.

Четвертый зубец переднебокового края самый маленький, обычно притупленный, иногда едва заметен (рис. 18) (Виноградов, 1950; Guo et al., 1997).

Распространение мохнаторуких крабов

Японский мохнаторукий краб распространен по всей Японии (рис. 19), на юго-востоке п-ова Корея, юге Китая, западном и северо-восточном побережьях о. Тайвань, о-вах Гонконг (Сянган) и Рюкю (Нансей) (Sakai, 1976; Chan et al., 1995; Komai et al., 2006).

В Приморье этот краб населяет практически все реки и лагунные озера от р. Туманной на юге до р. Серебрянка на севере. Северная граница распространения японского мохнаторукого краба из-за слабой изученности точно пока не установлена. На Сахалине он распространен на юго-восточном побережье от зал. Анива до зал. Терпения (рис. 19) (Виноградов, 1950; Лабай, 1999; Барабанщиков, 2002).

Китайский мохнаторукий краб широко распространен на севере и востоке Китая и п-ова Корея, в Европе и Северной Америке (Panning, 1939; Sakai, 1976; Cohen, 1995; Numanson et al., 1999; Paunovic et al., 2004). По последним данным *E. sinensis* недавно впервые был обнаружен в Токийском заливе (Япония) (Takeda, Koizumi, 2005). Этот вид встречается и в России. Впервые он был обнаружен в Онежском озере в 1994 г. В июне 2001 г. в реках Маныч и Дон во время любительского лова были выловлены не встречавшиеся там ранее особи мохнаторукого краба. Такие находки пока единичны, но они свидетельствуют о проникновении вида в новый регион — Азово-Черноморский бассейн (Мурина, Антоновский, 2001; Каменцева, 2002).

Кроме того, имеются сведения о находках китайского мохнаторукого краба в р. Амур (Новомодный, 2002, 2003). Судя по тому, как китайский краб заселяет другие районы, по-видимому, он может встречаться и на юге Приморья в приграничных с Китаем водоемах.

Китайский мохнаторукий краб, по сравнению с другими мохнаторукими крабами, имеет самый обширный ареал. Несмотря на то что китайский и японский крабы экологически очень похожи, все же *E. japonica* распространен в основном локально. Китайский краб имеет более высокий темп роста, раньше созревает (обзор: Семенова, 2003а) и, несомненно, обладает более высокой экологической пластичностью. Расселению же этого вида вдоль побережий Приморья и Сахалина, вероятно, прежде всего препятствует конкуренция с японским крабом. Следует отметить, что конкуренция между двумя видами, по-видимому, проявляется также и в реках Китая, где эти виды (природные популяции) имеют разные ареалы (юг и север) и практически не обитают симпатрично.

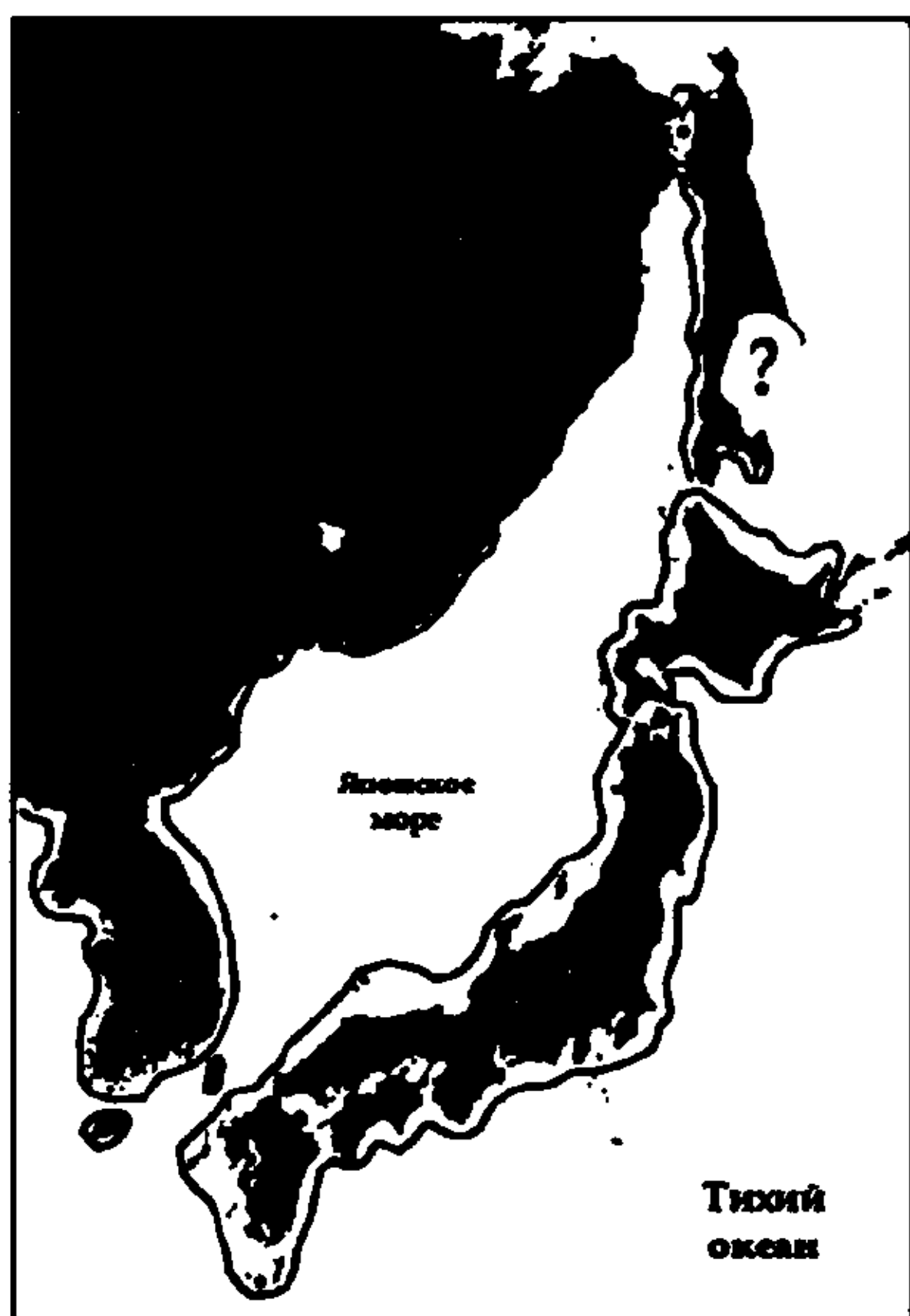


Рис. 19. Схема распространения японского мохнаторукого краба в бассейне Японского моря и прилегающих водах (по: Виноградов, 1950; Sakai, 1976; Chan et al., 1995; Лабай, 1999; Барабанщиков, 2002; Komai et al., 2006): знаком вопроса показано распределение по данным, которые нуждаются в уточнении

Рис. 19. Схема распространения японского мохнаторукого краба в бассейне Японского моря и прилегающих водах (по: Виноградов, 1950; Sakai, 1976; Chan et al., 1995; Лабай, 1999; Барабанщиков, 2002; Komai et al., 2006): знаком вопроса показано распределение по данным, которые нуждаются в уточнении

Fig. 19. Scheme of Japanese mitten crab dispersal in drainage of East/Japan Sea and adjacent waters (by: Виноградов, 1950; Sakai, 1976; Chan et al., 1995; Лабай, 1999; Барабанщиков, 2002; Komai et al., 2006): sign of question shows its distribution by data that needs to be accurated

ГЛАВА 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ

Распределение и миграции, а также условия среды, обуславливающие их особенности у японского мохнаторукого краба, в литературе освещены слабо. В известных нам источниках рассматривается количественное распределение краба по реке, указываются сроки миграций, а также описываются процессы созревания крабов в реках Японии (Kobayashi, 2003; Kobayashi, Matsuura, 1991, 1994a, 1995b). До недавнего времени эти вопросы для краба Приморья были вообще не изучены. В настоящей главе суммируются полученные в последние годы данные о нерестовых миграциях краба, особенностях его сезонного распределения и биотопических предпочтениях в водоемах Приморья с использованием информации по динамике уловов и биологической структуре (размерно-весовой и половой состав), а также результатов мечения. Мечение используется для выяснения многих вопросов биологии (пути и скорость перемещений, внутривидовая дифференциация, величина популяции и др.) самых разных животных (в том числе, и крабов) (Рикер, 1979; Swan, 2005). Эксперименты по мечению японского мохнаторукого краба в водоемах Приморья позволили уточнить данные по его сезонным перемещениям (Семенькова и др., 2006а).

Распространение в реке и в море. Японский мохнаторукий краб большую часть жизни обитает в реках и эстуарных зонах, протоках, лагунах и озерах, имеющих выход к морю. Во время нагула краб широко распространяется по речным системам. Известно, что в крупных равнинных реках мохнаторукие крабы могут подниматься на значительные расстояния вверх по течению (Cohen, Weinstein, 2001). Так, по опросным данным известно, что японский мохнаторукий краб в р. Раздольной может встречаться примерно в 135 км от устья. При этом численность краба уменьшается от устья к верховьям. Согласно данным японских авторов (Kobayashi, Matsuura, 1991), CPUE* от низовий к верховьям снижается в семь раз. Аналогичные закономерности отмечаются и у китайского мохнаторукого краба (Cohen, Weinstein, 2001).

Размножается японский мохнаторукий краб в морском побережье. В водах Японии он довольно широко распространяется в прибрежной зоне и, по-видимому, из своей «родной» реки может заходить в другие речные системы. Например, у побережья Японии их в большом количестве собирали на удалении около 2 км от ближайшего возможного источника миграции крабов (Kobayashi, Matsuura, 1993; Kobayashi, 1999a). Анализ данных съемок различными орудиями лова, выполненных в летний период в прибрежье зал. Петра Великого, а также результатов мечения, показывает, что в море краб распространяется в целом на небольшие расстояния от устьев рек. Так, максимальное удаление меченых крабов составило 17 км от устья реки и 26 км — от места мечения (рис. 20). В Амурском заливе в ловушечных уловах крабы встречались в 6–9 км от устья р. Раздольной на глубинах до 3–5 м. Крабы из небольшой р. Амба отмечались на расстоянии 1,5–2,0 км от устья (рис. 20).

В Амурском заливе по данным траловой съемки, выполненной с борта мотобота «Пионер» 18–26 июня 2009 г. на глубинах 5–30 м, японский мохнаторукий краб встречался в его кутовой части на глубинах 5–9 м и у п-ова Песчаного на глубине 15 м (рис. 21). В Уссурийском заливе (по сообщениям сотрудников ТИНРО-Центра Е.Н. Дробязина и А.Б. Олифиренко) во время проведения дражной съемки в июне 2004 г. и траловой съемки в июле-августе 2004 г. было поймано 7 экз. крабов (6 самцов и 1 самка) на расстоянии 17–18 км от ближайших устьев рек (Отчет ..., 2004). В июне-июле 2005 г. во время дражной съемки было выловлено 12 крабов на удалении 2–10 км от устьев ближайших рек. Глубины в местах поимки крабов достигали 3–12 м (рис. 22). В июне 2010 г. в траловых уловах японский мохнаторукий краб отмечен на минималь-

* Catch per unit effort — улов на усилие.

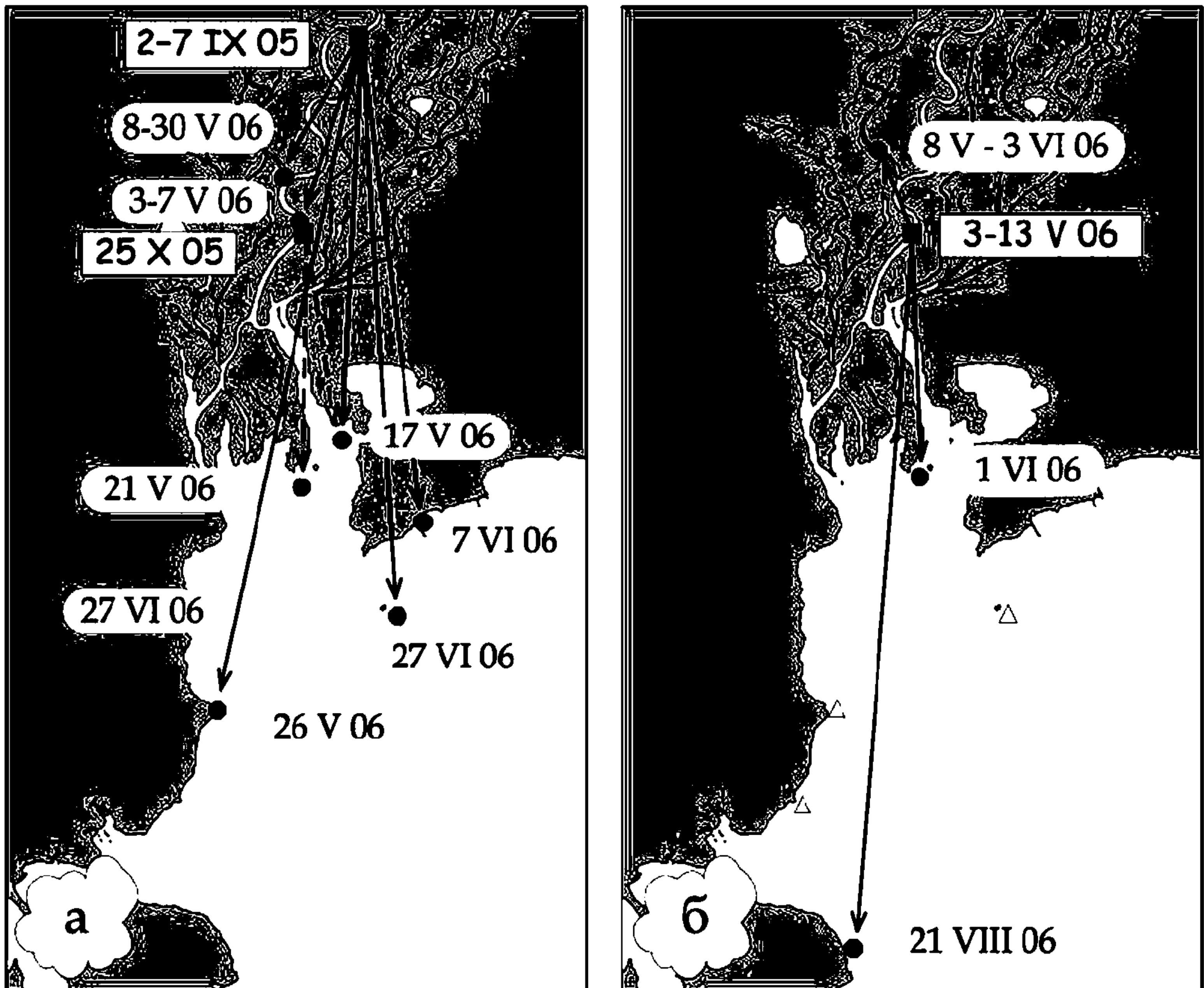


Рис. 20. Перемещения японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной и прибрежье Амурского залива в весенне-летний периоды 2005 (а) и 2006 (б) гг.: здесь и далее *квадрат* — место выпуска меченых крабов, *круг* и *треугольник* — места поимки крабов; *цифры в квадратной рамке* — даты выпуска, *цифры в овале* — дата поимки

Fig. 20. Movements of Japanese mitten crab in downstream of Razdol'naya River and in the closed part of Amurskii Bay during spring-summer periods, 2005 (a) and 2006 (b): hereinafter *square* — emission point of tagged crabs, *circle* and *triangle* — points of its recaptures; *numerals into square frame* — emissions dates, *numerals into ovals* — recaptures dates

ных обследованных глубинах (4–5 м) в непосредственной близости от устьев крупных рек — Раздольной (Амурский залив) и Артемовки (Уссурийский залив) (см. рис. 21).

По-видимому, в море половозрелые особи краба не опускаются ниже верхнего бентического фронта, который в зал. Петра Великого летом располагается на глубинах 10–30 м (Зуенко, 1998), т.е. для морской зоны обитания краба характерна однослойная структура вод, представленная поверхностной приэстуарной водной массой (в районах влияния крупных рек) либо прибрежной водной массой, для которых характерны пониженная соленость, высокая температура и значительная изменчивость некоторых параметров (Зуенко, 2008). Таким образом, в период нереста этот весьма экологически пластичный вид становится довольно требовательным к условиям среды (см. гл. 7).

Катадромная миграция. Для размножения японский мохнаторукий краб выходит из рек и лагунных озер в эстуарии и далее в морское побережье. В этих зонах происходит спаривание, нерест (откладывание самками яиц на плеоподы), эмбриональное и личиночное развитие, оседание мегалоп и превращение их в ювенильных крабов (Kobayashi, 2006).

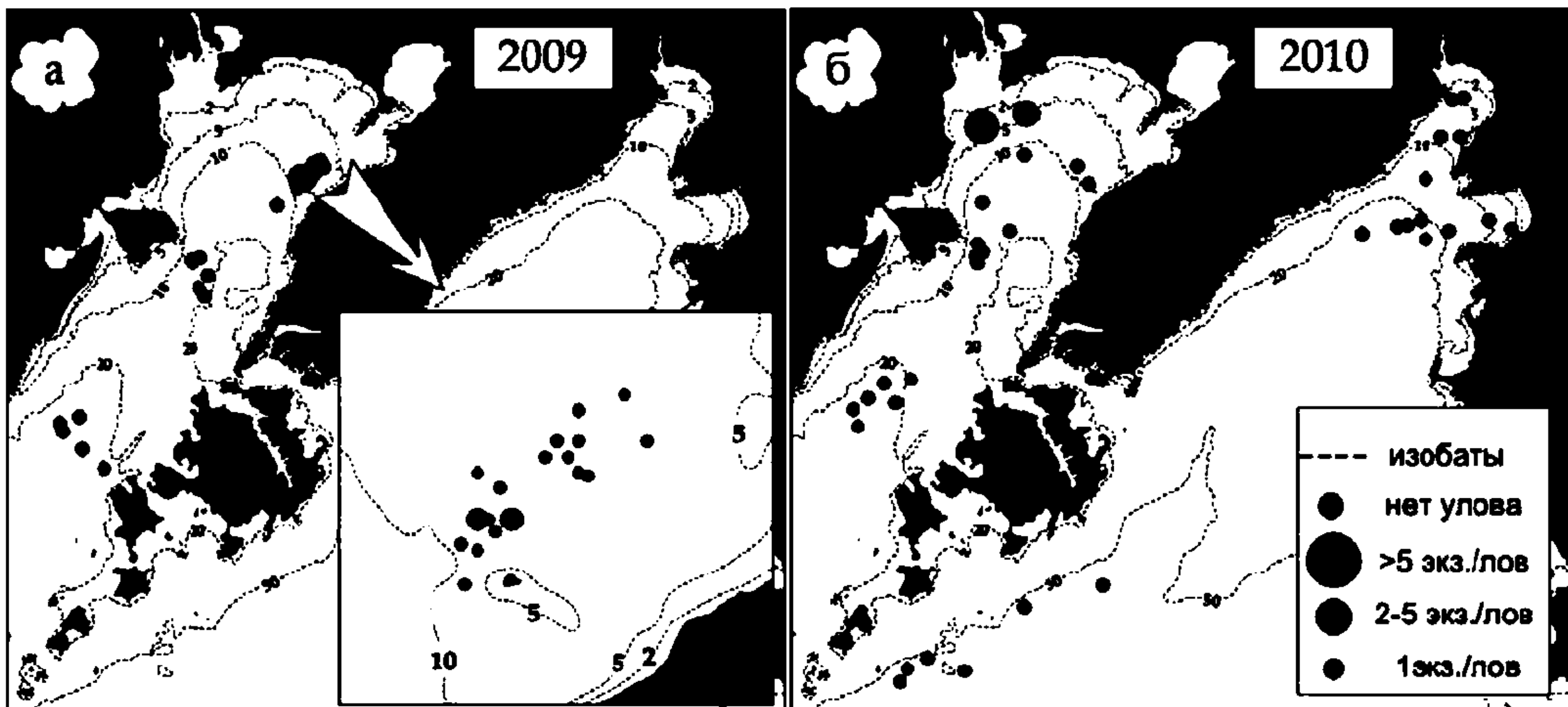


Рис. 21. Распределение японского мохнаторукого краба в Амурском и Уссурийском заливах (июнь 2009 (а) и 2010 гг. (б)) по данным траловых съемок

Fig. 21. Distribution of Japanese mitten crab in Amurskii Bay and Ussuriiskii Bay (June 2009 (a) and 2010 (б)) by data of trawling surveys

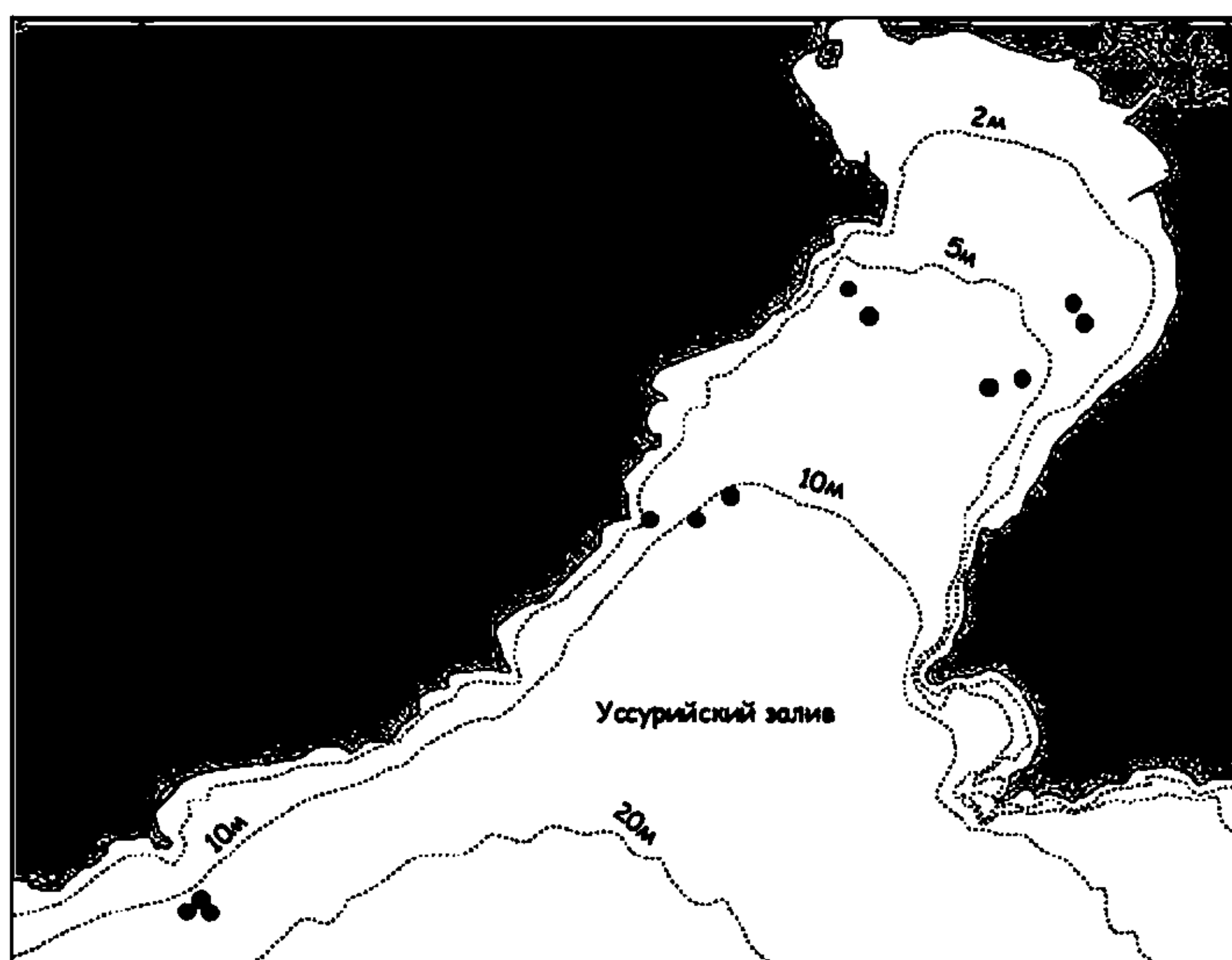


Рис. 22. Распространение японского мохнаторукого краба в Уссурийском заливе по данным дражной съемки (июнь-июль 2004 и 2005 гг.)

Fig. 22. Distribution of Japanese mitten crab in Ussuriiskii Bay by dredge survey data (June-July, 2004 and 2005)

В реках Японии японский мохнаторукий краб совершает нерестовые миграции с октября по январь (Kobayashi, Matsuura, 1995a–c; Kobayashi, 2003). В водах Приморья катадромная миграция проходит с апреля по июль (Барабанчиков, 2002; Семенькова, 2003б; Олифиренко и др., 2004). Материалы, которыми мы располагаем, позволяют сравнительно подробно описать характер миграций и определиться в их сроках для р. Раздольной и оз. Карасьего. Для получения общей картины приводятся данные и по другим водоемам.

В конце апреля — начале мая 2002 г. в нижнем течении р. Раздольной отмечались наиболее высокие уловы (до 4 экз. на ловушку). В устьевой зоне уловы состояли из крупных особей, среди которых в 2,7 раза преобладали самцы.

В мае 2001 г. в р. Амба наиболее плотные концентрации краба отмечены на протяжении 2 км от устья. Соотношение самцов и самок в уловах менялось от 3 : 1 в пользу самцов (в приустьевой зоне) до 8 : 1 в пользу самок в верхней части обследованного участка. В конце апреля — начале мая 2002 г. в нижнем течении этой реки уловы достигали 15,0 экз. на ловушку (в среднем 2,4 экз.). Общее соотношение полов было близко 1 : 1.

Таким образом, в реках Раздольной и Амба (Амурский залив) в начале мая 2001 и 2002 гг. наблюдалась миграция мохнаторукого краба вниз по течению к морю. Основная его масса, скатившись из придаточной системы, в реках концентрировалась в основном русле. Максимальные уловы получены в приустьевых зонах. К середине мая основная масса промысловых особей уже были в море.

В апреле 2002 г. в р. Артемовка (Уссурийский залив) основные концентрации краба были отмечены на участке приблизительно в 5 км от устья, а также в устье реки. В уловах в 1,2 раза преобладали самцы. В конце апреля была поймана первая самка с яйцами бурого цвета. Массовая нерестовая миграция самок предположительно проходила во второй декаде мая.

В низовьях р. Партизанской (зал. Находка) в конце апреля ловились только крупные самцы ($СW > 70$ мм). В мае особи обоих полов скатывались из близлежащих протоков и озер, распространяясь в основном русле реки, где наблюдались уловы до 15 экз. на ловушку.

В реках Тесной и Цукановка (зал. Посъета) уже к концу первой декады мая краб находился в устьевой зоне. По опросным данным, в этом же районе в р. Гладкой краб мигрировал во второй-третьей декадах апреля из реки в морскую прибрежную зону непосредственно после ледохода. В р. Брусья (зал. Славянский) с середины июня 2001 г. была отмечена активная миграция самок к устью, которая продолжалась до середины июля, а самцы в это время уже сконцентрировались в устье реки. В р. Пойма (бухта Баклан) во второй декаде июня 2001 г. половозрелые самцы образовывали скопления у самого устья. В третьей декаде июня самцы мигрировали из устья реки в море и в улове на 90 % стали преобладать яйценосные самки.

В оз. Карасьем (зал. Китовый) в третьей декаде мая 2005 г. наблюдалось интенсивное перемещение крупных самцов ($СW > 70$ мм) мохнаторукого краба по протоке, имеющей связь с морем (преимущественно в ночное время). Они были хорошо заметны на мелководье, особенно в районе впадения протоки в море. Крабы легко ловились руками и сачком до 20–30 экз. за час. К концу мая в уловах начали встречаться и крупные самки ($СW > 65$ мм). В конце мая — начале июня в литоральной зоне моря встречались спаривающиеся особи, а также было поймано 3 яйценосных самки.

В оз. Известняк (северная часть района исследований) в период со второй половины июля и до конца августа 2001 г. отмечено большое количество яйценосных самок (соотношение полов 9 : 1 в пользу самок), но также присутствовали активно спаривающиеся особи. Кроме того, наблюдалось передвижение крабов в море, наиболее интенсивное в ночное время. Весной 2002 г. уже в начале мая крабы встречались в протоке, соединяющей озеро с морем. Соотношение самцов и самок в этот период было приблизительно равное, доля самок с яйцами составляла 20 % их общей численности. В середине мая наблюдалось интенсивное перемещение краба к морю.

Материалы из оз. Известняк (лето 2001 г. и весна 2002 г.) свидетельствуют о растянутости сроков нерестовой миграции. В неподалеку расположенной р. Зеркальной в начале мая в 1,5 км от устья уловы достигали 6,0 экз. на ловушку (в среднем 2,5 экз.) и состояли из примерно равного количества самцов и самок. В устьевой зоне реки уловы были несколько ниже (в среднем 1,5 экз. на ловушку) и состояли исключительно из крупных самцов ($СW > 82$ мм). К середине мая основная масса крабов концентрировалась в устье реки, где в уловах на долю самок приходилось 30 %.

Таким образом, нерестовые миграции японского мохнаторукого краба в реках и озерах Приморья приходится на период с середины-конца апреля по июль, т.е. можно говорить о том, что в связи с более суровыми условиями в данном регионе (по сравнению с водами Японии) миграции и размножение сдвинуты на более теплое время года. При этом следует отметить, что по сообщениям рыбаков из года в год краб передвигается по одним и тем же путям и в одной и той же последовательности. Вместе с тем календарные сроки и продолжительность миграций могут варьировать в зависимости от гидрометеорологических условий конкретного года, а также величины водоема и численности самой популяции. Так, в более теплые годы или в небольших реках, где прогрев воды происходит быстрее, миграции крабов обычно начинаются раньше.

Изменчивость размерно-полового состава и уловов. В период катадромной миграции в реке в ловушечных уловах размеры краба меньше, чем в прибрежье (рис. 23). Это связано с тем, что первыми начинают миграцию наиболее крупные особи

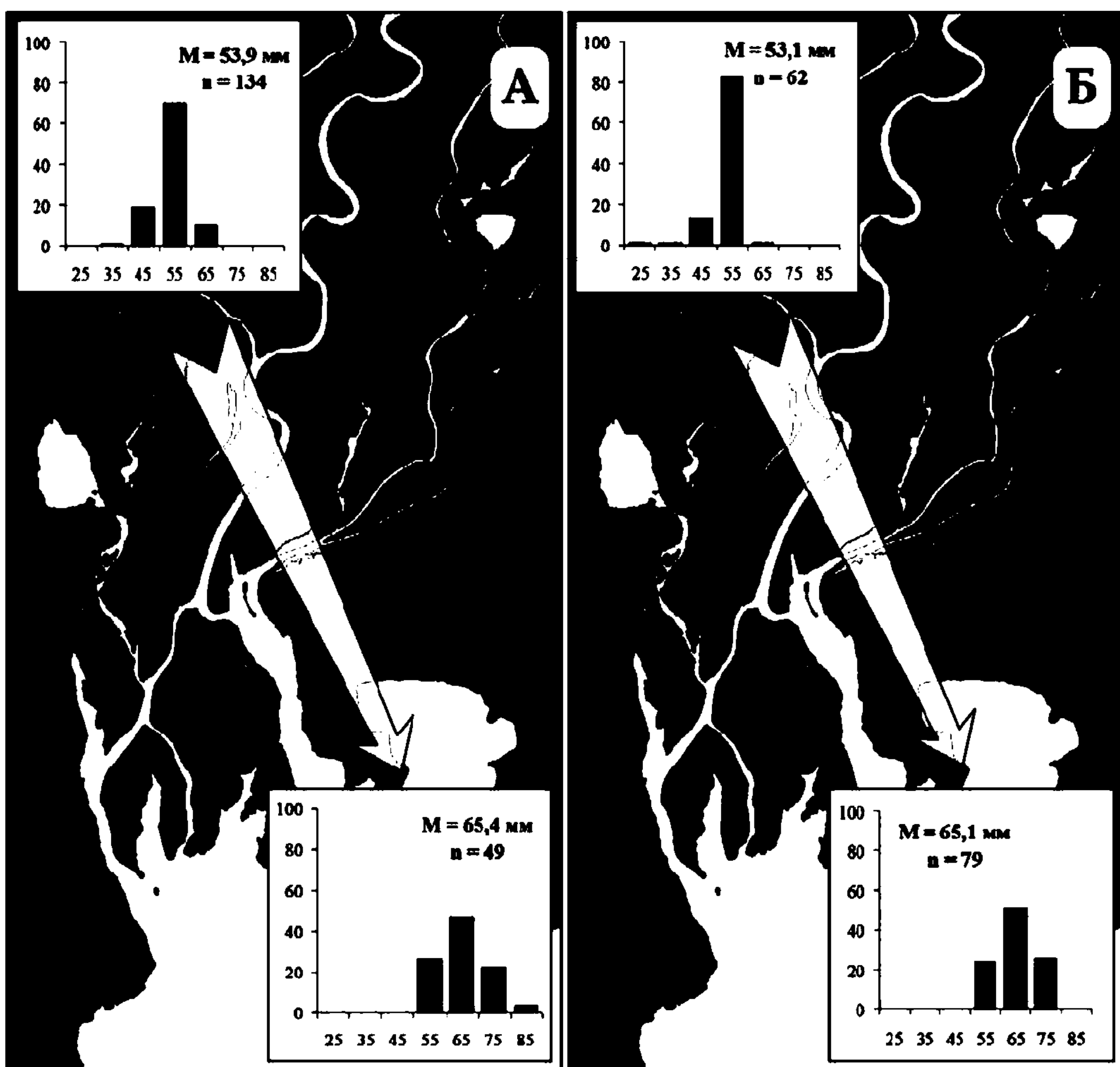


Рис. 23. Пространственная изменчивость размерного состава (CW, мм) японского мохнаторукого краба в процессе катадромной миграции в р. Раздольной (30.04–02.05.2005 г.): А — самцы; Б — самки. Черным цветом отмечена модальная размерная группа, стрелки — направление миграций

Fig. 23. Spatial variability of Japanese mitten crab size composition (CW, mm) during its catadromous migration in Razdol'naya River (30.04–02.05.2005): А — males; Б — females. Modal size group is marked out by black color, arrows shows the direction of migration

(Олифиренко и др., 2004). Половой состав также подвержен заметной изменчивости. Так, в 2001 г. в р. Раздольной 7 мая в приустьевой зоне отмечалось существенное преобладание самцов (Олифиренко и др., 2004) (рис. 24). Вверх по течению увеличивалась доля самок. К 10 мая в нижнем течении реки в уловах доминировали уже самки, а в самой верхней точке наблюдений соотношение полов было равным (рис. 24), при этом снизу вверх снижалась относительная плотность скоплений. В целом в апреле-мае, среди крабов, совершающих нерестовые миграции, в уловах преобладали самцы (рис. 25).

Таким образом, самцы начинают катадромную миграцию раньше самок. Аналогичные закономерности отмечаются у некоторых крабов и многих рыб (Никольский, 1963; Поддубный, Малинин, 1988; Михайлов и др., 2003).

Мечение. Выполнено несколько туров мечения краба в разных реках и в разные сезоны. Всего было помечено 1681 экз. крабов, возврат составил 134 метки (8 %) (см. табл. 2). Наибольшее удаление крабов от места выпуска составило 26 км в сторону моря (см. рис. 20) и 40 км вверх по течению (по опросным данным). Наиболее длительный срок между выпуском и поимкой краба составил 1 год: 2 краба, помеченные 29 апреля

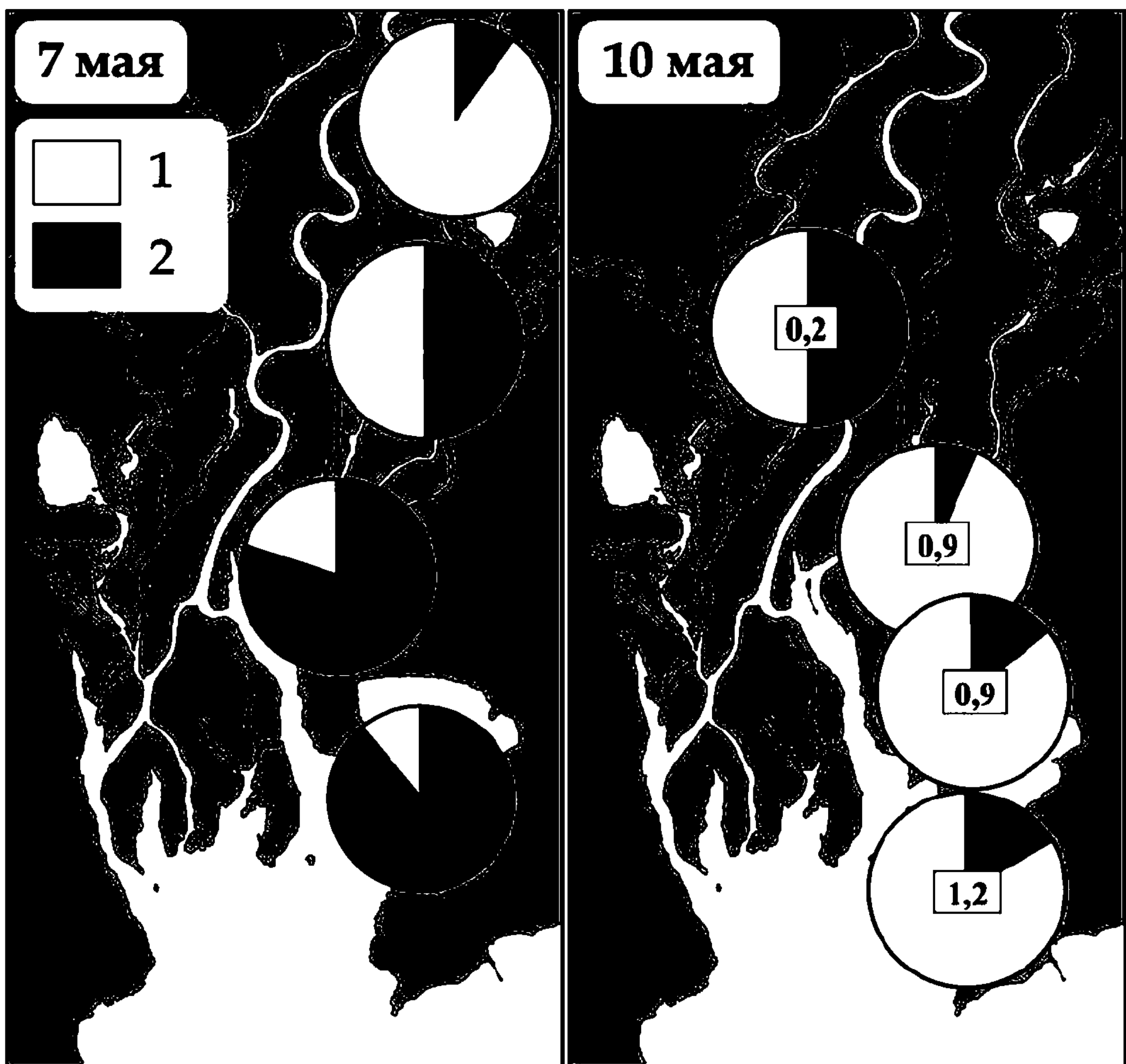


Рис. 24. Пространственное изменение соотношения полов у японского мохнаторукого краба в р. Раздольной (май 2001 г.): 1 — самки, 2 — самцы; цифры в центре циклограммы — средний суточный улов ловушки, кг

Fig. 24. Spatial variability in sex ratio of Japanese mitten crab in Razdol'naya River (May, 2001): 1 — females, 2 — males; numerals into the centre of cyclogramm are average day catch per trap, kg

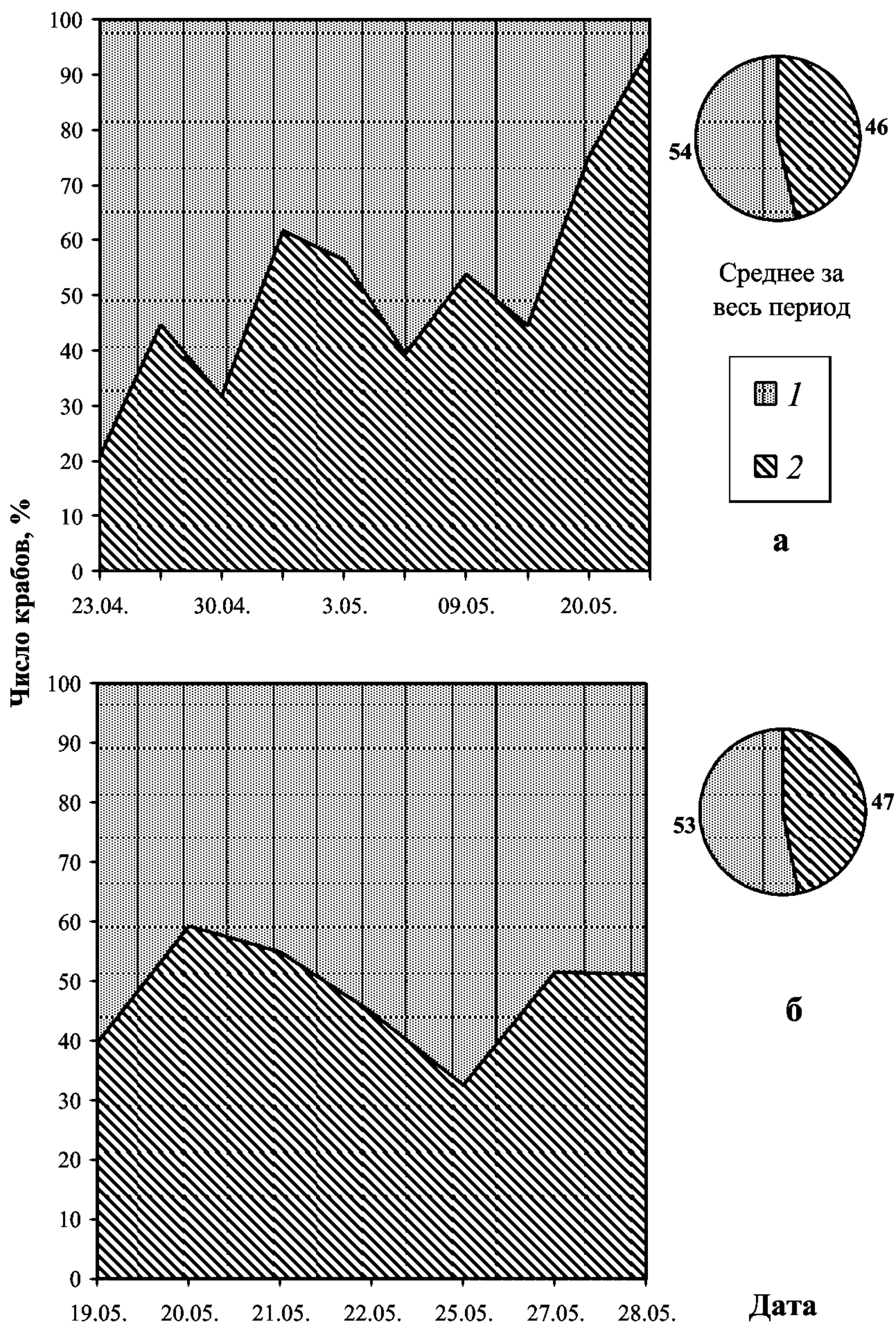


Рис. 25. Динамика соотношения полов у японского мохнаторукого краба в период катадромной миграции: а — р. Раздольная, апрель-май ($n = 1552$); б — оз. Карасье, май ($n = 547$). 1 — самцы, 2 — самки

Fig. 25. Dynamics of sex ratio of Japanese mitten crab during catadromous migration: а — Razdol'naya River, April-May ($n = 1552$); б — Karas'ye Lake, May ($n = 547$). 1 — males, 2 — females

2005 г. в устье р. Раздольной, были вновь пойманы 8 и 17 мая 2006 г. в районе Второй Речки (р. Раздольная) соответственно через 374 и 383 сут после выпуска.

Весна-лето. Распределение меченых крабов в р. Раздольной и на прилегающей акватории Амурского залива довольно четко отражает перемещение крабов в сторону моря в весенний период (апрель-май) (см. рис. 20, 26).

В оз. Карасьем в первой декаде мая 2006 г. краб смещался в сторону ближнего к морю берега озера, ко второй декаде месяца основная масса особей (96,6 % возвращен-

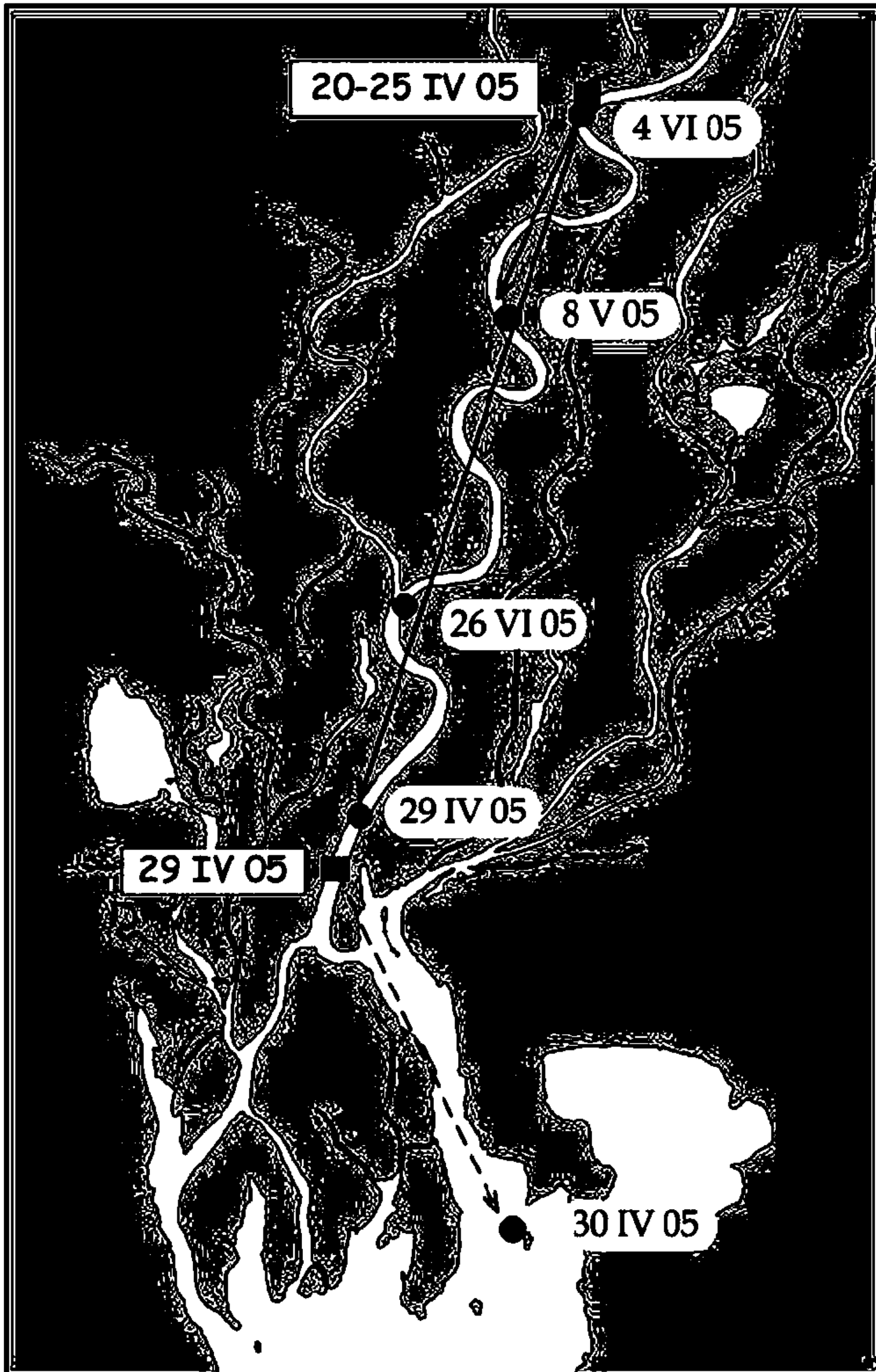


Рис. 26. Перемещения японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной весной 2005 г. по данным мечения

Fig. 26. Movements of Japanese mitten crab in downstream of Razdol'naya River by tagging data, spring 2005

ных меток) была сконцентрирована на входе в протоку, соединяющую озеро с морем, а один меченый краб (0,8 %) был пойман в самой протоке (рис. 27).

Эти данные также отражают перемещение краба к местам нереста. Сведения о скорости перемещения японского мохнаторукого краба в различные периоды в водоемах Приморья и Японии отсутствуют. Однако известно, что скорость кататромной миграции китайского мохнаторукого краба составляет 8–12 км/сут (Veldhuizen, Stanish, 1999). Можно полагать, что у японского мохнаторукого краба эта величина находится в близких пределах. По крайней мере, отлов некоторых крабов через сутки после мечения показал, что скорость их перемещений составляла не менее 2–3 км.

В море крабы держались на протяжении всего лета: первый меченый краб здесь был пойман 17 мая, последний — 21 августа. Известно, что летом в реках встречаются особи пропустившие нерест, рекруты и ранняя молодь (Барабанчиков, 2002; Семенькова, 2003в; Олифиренко и др., 2004; наши наблюдения). Результаты мечения показывают, что в июне-июле крабы держались в одном локальном районе, не совершая протяженных перемещений (рис. 28).

Осень-зима. Результаты мечения показывают, что в сентябре перемещения краба, как и в летний период, были незначительными (рис. 29), однако общим направлением движения было вверх по течению. В октябре — первой половине ноября происходило

Рис. 27. Перемещение японского мохнаторукого краба в оз. Карасье в мае 2006 г. по результатам мечения

Fig. 27. Movements of Japanese mitten crab in Karas'e Lake by tagging data, May 2006

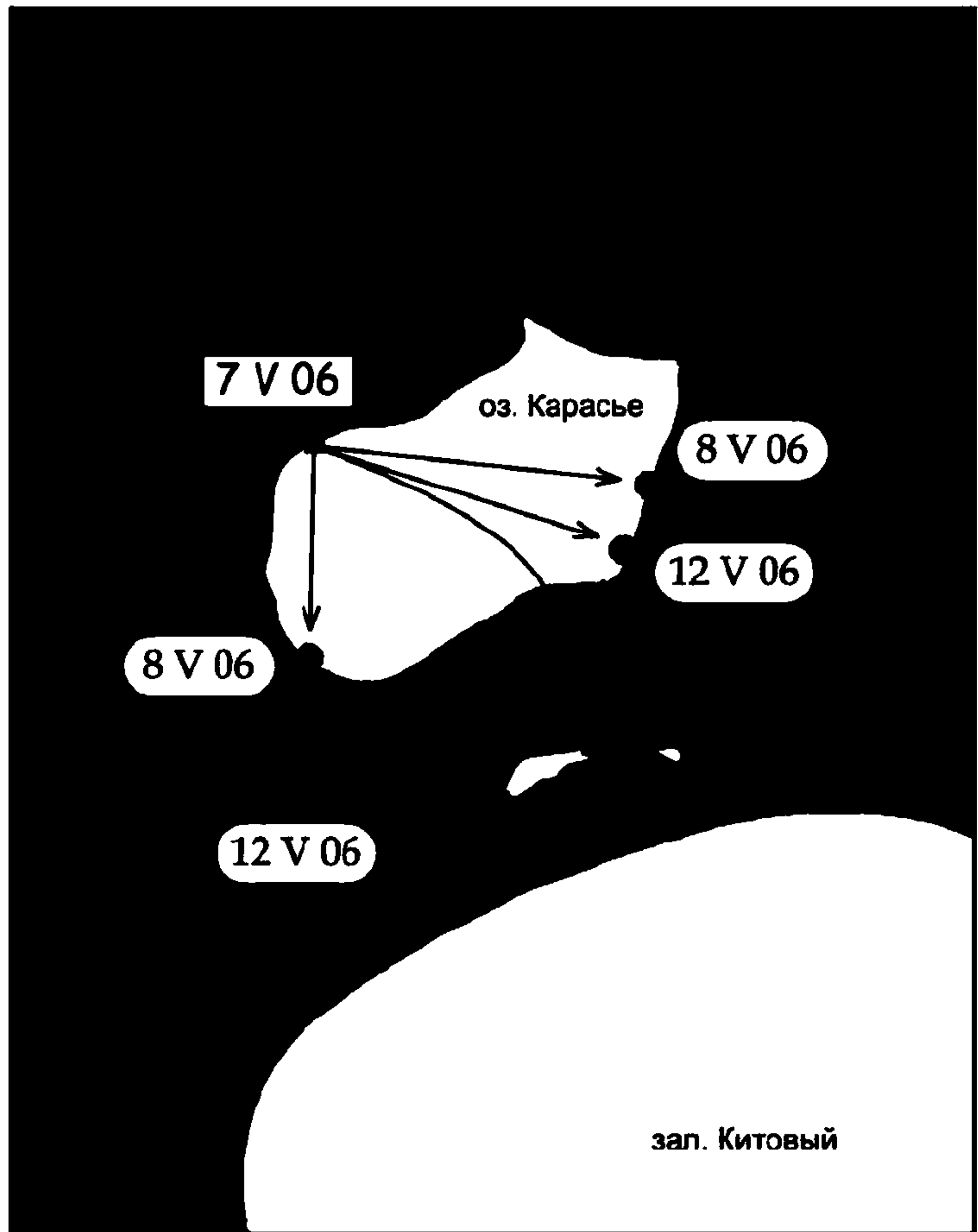


Рис. 28. Перемещения японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной летом 2005 г. по результатам мечения

Fig. 28. Movements of Japanese mitten crab in downstream of Razdol'naya River by tagging data, summer 2005



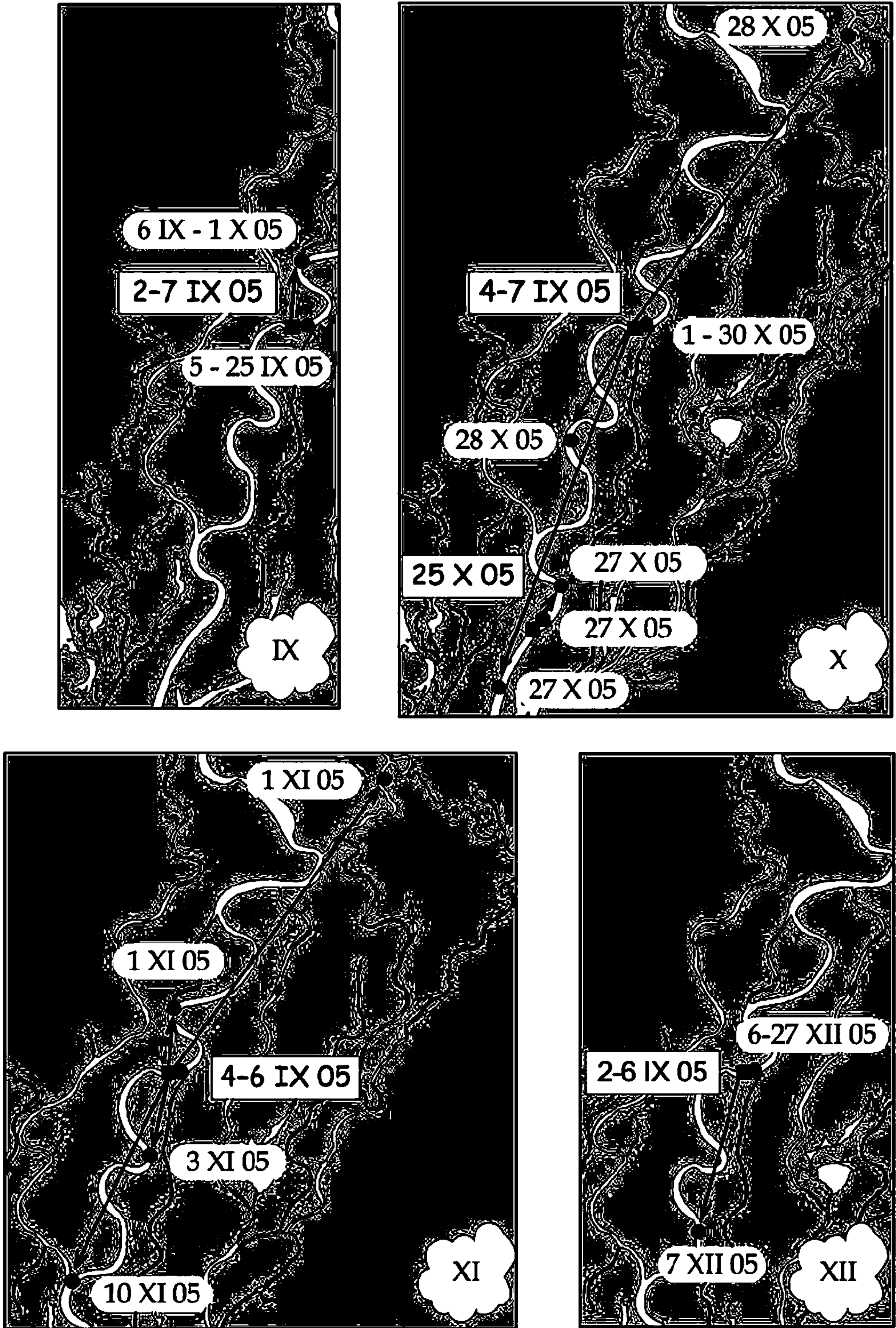


Рис. 29. Перемещения японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной в сентябре-декабре 2005 г. по результатам мечения: римскими цифрами обозначены месяцы
 Fig. 29. Movements of Japanese mitten crab in downstream of Razdol'naya River by tagging data, September-December 2005: the months signed by Roman numerals

рассредоточение нагуливающегося краба в бассейне реки. Максимальное зафиксированное удаление от места мечения составило примерно 9 км вниз и 10 км вверх по течению. В середине ноября начинается зимовка краба (Семенькова и др., 2006а). К этому времени краб образовывал скопления в средней и нижней частях внутреннего эстуария в районах зимовальных ям (рис. 29), где и оставался до марта (рис. 30, г, д).

Некоторые меченые крабы отлавливались неоднократно, что позволяет несколько дополнить приведенные выше данные (рис. 30). Три самки (помечены в начале сентября) были пойманы дважды в течение сентября-октября в районе выпуска (16 км от устья). Еще один краб (тоже самка, выпущена 4.09.05 г.) был пойман трижды: первый раз — 10.09 в 2 км выше по течению, второй раз — 6.10 в районе выпуска и, наконец, последний раз — 7.12 в 3 км ниже по течению (рис. 30, а).

Одна особь, помеченная 4.09.05 г., была поймана 6.09.05 г. в 2 км выше по течению, а на следующий год 4 и 14 мая она была поймана дважды в 5 км ниже по течению (рис. 30, б). Еще один краб, помеченный 5.09.05 г. в 16 км от устья, на следующий год был отловлен 17.05 в устье реки, а 26.05 — уже в море в 8 км от места последней по-

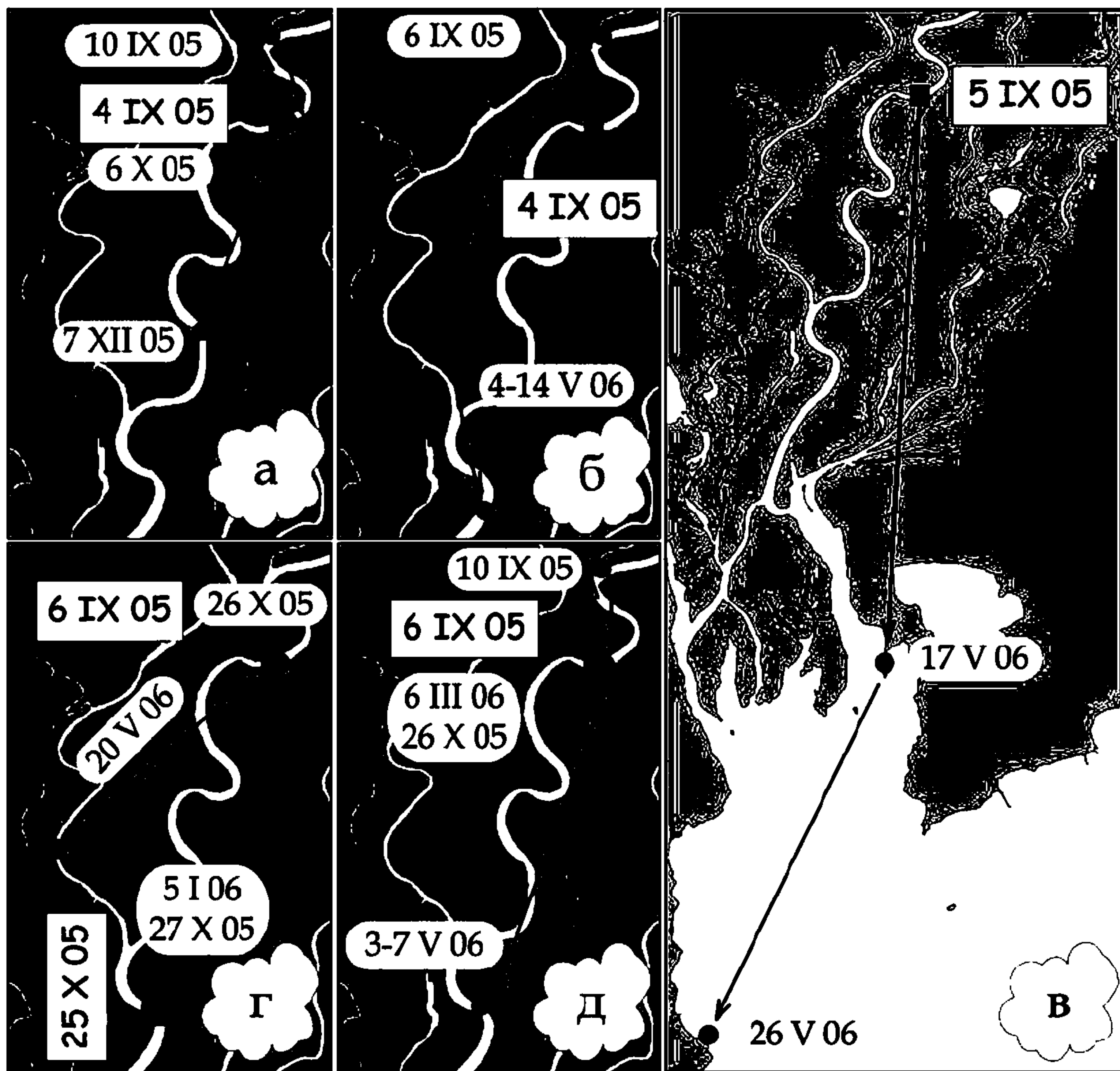


Рис. 30. Перемещения особей японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной в сентябре-мае 2005 и 2006 гг. по результатам мечения

Fig. 30. Movements of some individuals of Japanese mitten crab in downstream of Razdol'naya River by tagging data, September-May, 2005 and 2006

имки (рис. 30, в). На рис. 30 (г) показаны перемещения еще двух особей: 1 краб после выпуска в 16 км от устья 6.09.05 г. был пойман там же 26.10.05 г., а на следующий год 20.05 он был отловлен ниже по течению во Второй Речке (р. Раздольная). Другой краб, выпущенный в 12 км от устья 25.10.05 г., был пойман на месте выпуска в конце октября и в начале января следующего года. И наконец, на рис. 30 (д) видно, что в сентябре-марте краб держался в районе выпуска (16–18 км от устья), на следующий год в мае зафиксирована его миграция к морю.

Предпочитаемые биотопы. В устьях рек и их прибрежных морских зонах японский мохнаторукий краб встречается на самых разных типах грунтов (илисто-песчаном, песчаном или каменистом), включающих органические остатки (фрагменты веток, листьев и др., а также раковины моллюсков) (табл. 7). Кроме этого, во время отлива часто можно заметить ползающих по скалам или сидящих под валунами крабов (Семенькова, Чупышева, 2005).

Таблица 7

Распределение японского мохнаторукого краба в морском побережье в зависимости от ряда факторов

Table 7

Distribution of Japanese mitten crab in coastal waters depending on some environmental factors

Район, период	Способ учета	Грунт, растительность	Глубина, м	S, ‰	T, °C	Число крабов	Число ловов
Тавричанский лиман (мыс Речной — о. Речной), июнь	Ловушка	Ил, ракуша	0,7–1,2	30	16–21	15	2
	Драга	Ил	3,0–5,0	30	16–21	50	3
Тавричанский лиман (мыс Угольный), июнь-июль	Сеть	Ил, ракуша	1,2–2,0	20	23	10	6
Устье р. Амба (Амурский залив), июнь-август	Ловушка	Песок	0–0,7	4–24	28–32	100	10
	Сбор вручную	«	0–0,7	4–24	28–32	300	6
Мыс Атласова (Амурский залив), июнь-август	Сеть	Ил, ракуша	1,2–2,0	24–26	24	100	3
	ВН	Валуны	0–0,7	24–26	24	12	4
Бухта Песчаная (Амурский залив), июль-август	Сеть	Поле зостеры	1,0–1,2	15–24	25	120	5
Бухта Северная (Амурский залив), июль	ВН	Песок, галька	0–0,7	–	–	5	1
Устье р. Аввакумовка (зал. Ольги), август	Сбор вручную	Песок	0,5–1,0	18–26	25	5	1
	ВН	«	0–0,7	–	–	0	1
	«	Валуны	0–0,7	–	–	2	1

Примечание. ВН — визуальные наблюдения.

Соленость летом в местах обитания краба составляет 4–30 ‰, температура — 16–28 °C (на мелководье до 32 °C) (табл. 7); гидрологические параметры заметно меняются в течение суток. По наблюдениям Е.И. Барабанщикова (2002) и по нашим данным (табл. 7, 8), в реках краб в том или ином количестве присутствует на протяжении всего года. Большинство особей держится в среднем и нижнем течениях. Соленость и температура воды на этих участках подвержены суточным и сезонным колебаниям, связанным с влиянием приливоотливных явлений, течений, паводков и ветра (Тищенко и др., 2005). Соленость изменяется в широких пределах — от 0 до 28 ‰, температура — от плюс 2–4 °C (зимой) и до 28–32 °C (летом) (Ресурсы ..., 1972) (табл. 8).

Таблица 8
 Распределение японского мохнаторукого краба во внутренних водоемах Приморья в зависимости от ряда факторов
 Table 8
 Distribution of Japanese mitten crab into inland waterbodies of Primorye depending on some environmental factors

Водоем, сезон	Способ учета	Расстояние от устья, км	Грунты, растительность	Течение	h, м	S, ‰	T, °C	n	Число ловов
Р. Раздольная, круглый год	Ловушка, сеть	16–18	Ил, песок	Медленное	0,7–4,5	2,5	4–28	> 100	> 100
	Сеть	4	Песок, галька	«	0,7–1,2	10–28	18	38	7
Р. Седанка, лето	Ловушка	1	Песок	«	0–0,7	0	–	66	2
Р. Артемовка, осень	«	13	Ил	«	0,7–1,2	0	16	20	1
	ВН	13	Галька	Быстрое	0–0,5	0	16	0	2
	Ловушка	3–5	Ил, песок	Медленное	0,5–3,0	10–26	10	> 100	> 100
Р. Кневичанка, осень	«	Низовье	«	«	0,7–1,2	10	10	> 100	> 100
Р. Суходол, осень	«	7	Галька	«	0,7–1,0	0	10	0	2
	Ловушка, сеть	Устье	Песок	«	0,7–1,2	–	–	70	4
Р. Петровка, осень	Ловушка	6	Ил, песок	«	0,7–1,2	8	4	70	2
Р. Тесная, весна	«	Устье	«	«	0,7–1,2	6	13	169	4
Оз. Лебединое, весна	«	–	Ил	«	0,7–1,2	15	–	0	2
Оз. Карасье, весна	«	–	Ил, песок, водные растения	«	0,7–1,2	0	13–20	> 100	40
		Протока	Ил	«	0,5–1,0	4	–	> 100	20
Оз. Пресное, осень	«	–	Ил, песок	«	0,7–1,2	7	8	121	3
Р. Тумановка, лето	Ручной сбор	2–3	Ил	«	1,2–2,0	0	18	108	2

Примечание. h — глубина, м; > 100 — в выборке большое количество особей.

Похожие данные о температурном режиме воды указываются и для китайского мохнаторукого краба. Так, в р. Тахо — самой южной точке в Европе, где отмечена популяция этого краба, — летняя температура воды составляет около 18–19 °С, а в эстуарии — около 24–25 °С (Cabral, Costa, 1999). На юге зал. Сан-Франциско молодь краба наблюдалась также в мелких болотах и пресных устьях, где летняя температура воды составляет 20–31 °С (Halat, 1996; Rudnick et al., 2000). Большую численность мохнаторуких крабов наблюдали в эстуариях Северного моря, где зимой температура воды обычно составляет 3–6 °С, а Петерс (Peters, 1938) отмечал, что в эстуарии р. Эльба зимой большинство мохнаторуких крабов обнаружены при температуре 4 °С.

Мохнаторукие крабы предпочитают медленно текущие и неглубокие воды с растительностью, а реки с быстрым течением неблагоприятны для их обитания (Naahntela, 1963; Nymanson et al., 1999), что также подтверждают и наши наблюдения. Как показано в табл. 7 и 8, краб обитает в основном на илистых и илисто-песчаных грунтах.

Наиболее подробно особенности распределения краба в эстуариях рассмотрены на примере двух разнотипных рек: Раздольной (крупная равнинная река с протяженной эстуарной зоной) и Суходол (сравнительно небольшая горная река с коротким эстуарием). Плотность концентраций японского мохнаторукого краба в нижнем течении р. Раздольной (22 км) по данным неводных обловов достигала 0,23 экз./м² и 6,7 г/м² (табл. 9).

Таблица 9

Частота встречаемости (%) и плотность концентраций (численность (экз./м²) и масса (г/м²)) японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной (2005–2008 гг.)

Table 9

Frequency of occurrence (%) and density (number (ind./m²) and weight (g/m²)) of Japanese mitten crab in downstream of Razdol'naya River (2005–2008)

Месяц	Частота встречаемости	Численность	Масса	<i>n</i>
Апрель	50,0	<u>0–0,07</u> 0,02 ± 0,02	<u>0–6,7</u> 2,5 ± 1,6	4
Май	66,7	<u>0–0,04</u> 0,010 ± 0,003	<u>0–1,4</u> 0,26 ± 0,08	21
Июнь	49,1	0–0,23 0,02 ± 0,01	<u>0–6,4</u> 0,71 ± 0,17	57
Июль	23,5	<u>0,003–0,010</u> 0,006 ± 0,001	<u>0,005–5,300</u> 0,8 ± 0,4	51
Август	48,0	<u>0,006–0,090</u> 0,020 ± 0,007	<u>0,03–5,60</u> 1,6 ± 0,5	25
Сентябрь	58,8	<u>0,01–0,07</u> 0,030 ± 0,007	<u>0,2–6,0</u> 2,1 ± 0,6	17
Октябрь	35,7	<u>0,004–0,050</u> 0,020 ± 0,004	<u>0,008–4,400</u> 1,1 ± 0,5	28

Примечание. Здесь и далее над чертой — пределы варьирования, под чертой — среднее значение и его ошибка.

В конце апреля, в период катадромной миграции, средняя биомасса краба была максимальной (2,5 ± 1,6 г/м²). В мае, когда основная масса краба переместилась в море, его численность и биомасса резко снизились и оставались на пониженном уровне в июне и июле. В течение августа-сентября данные характеристики обилия увеличивались, что предположительно помимо прочих причин могло быть связано с перемещением особей краба из верховий реки для нагула в эстуарии. В октябре характеристики обилия несколько снизились, что, по-видимому, связано с рассредоточением особей в реке для предзимовального нагула. В июле плотность концентраций краба в реке увеличивалась

в направлении снизу вверх по течению (рис. 31). В августе и сентябре плотность была выше в нижнем течении. В октябре после перемещения краба в верхние участки реки плотность вновь снижалась по направлению к устью (рис. 31).

Японский мохнаторукий краб в эстуарии р. Раздольной встречается на разных типах мягких грунтов: наиболее часто он отмечался в основном русле и крупных притоках на илах и илах с зарослями полупогруженных высших растений (обыкновенный тростник *Ph. australis*, водяной рис *Z. latifolia*, камыш *Scirpus tabernaemontani*, дальневосточный вейник *Calamagrostis extremiorientalis* и осоки *Carex* spp.) (в сумме 70,2 %) (рис. 32, а). По численности и массе краб был наиболее обилен на илисто-ракушечном и илисто-песчаном грунтах (с зарослями тростника и без) (рис. 32, б), плотность скоплений снижалась на галечно-песчаном и илисто-песчаном с водорослями грунтах. Распределение особей разных размеров имело свои особенности. Наиболее крупные крабы встречались на галечно-песчаном (149,3 г), илистом (102,3 г) и илисто-песчаном с зарослями водорослей (86,4 г) грунтах, наиболее мелкие — на илисто-песчаном (56,7 г) и илисто-ракушечном (47,9 г) грунтах с зарослями высших водных растений (рис. 32, в). На остальных типах грунтов средняя масса крабов изменялась незначительно (76,8–78,3 г).

Тип грунта и присутствие/отсутствие растений характеризуют тот или иной тип эстуарного биотопа. Разные типы илистых грунтов приурочены к средней и верхней частям эстуария, а включения гальки и появление водорослей (*E. prolifera*) характерно для приустьевых участков. Кроме того, по этим признакам различаются основное русло и притоки. В основном русле грунт преимущественно илистый, берега часто обрывистые, в составе полупогруженной растительности преобладают обыкновенный тростник и водяной рис (рис. 33). В притоках (Лиманка, Корейка, Семеновская и т.д.) грунт чаще илисто-песчаный или илисто-ракушечный, прибрежные участки занимают заросли осок *Carex cryptocarpa* и *Carex* sp. и обыкновенного тростника (рис. 34). В основном русле держатся преимущественно крупные половозрелые крабы, а в притоках, где приливно-отливные течения не такие сильные, глубина меньше и существует множество укрытий (например, ракуша корбикулы *Corbicula japonica*), держится преимущественно молодь.



Рис. 31. Распределение японского мохнаторукого краба в эстуарии р. Раздольной по данным неводных съемок 2005–2006 гг. Цифры — плотность концентраций, экз./100 м²

Fig. 31. Distribution of Japanese mitten crab in the estuary of Razdol'naya River by data of seine surveys, 2005–2006. Numeral — density of concentration, ind./100 m²

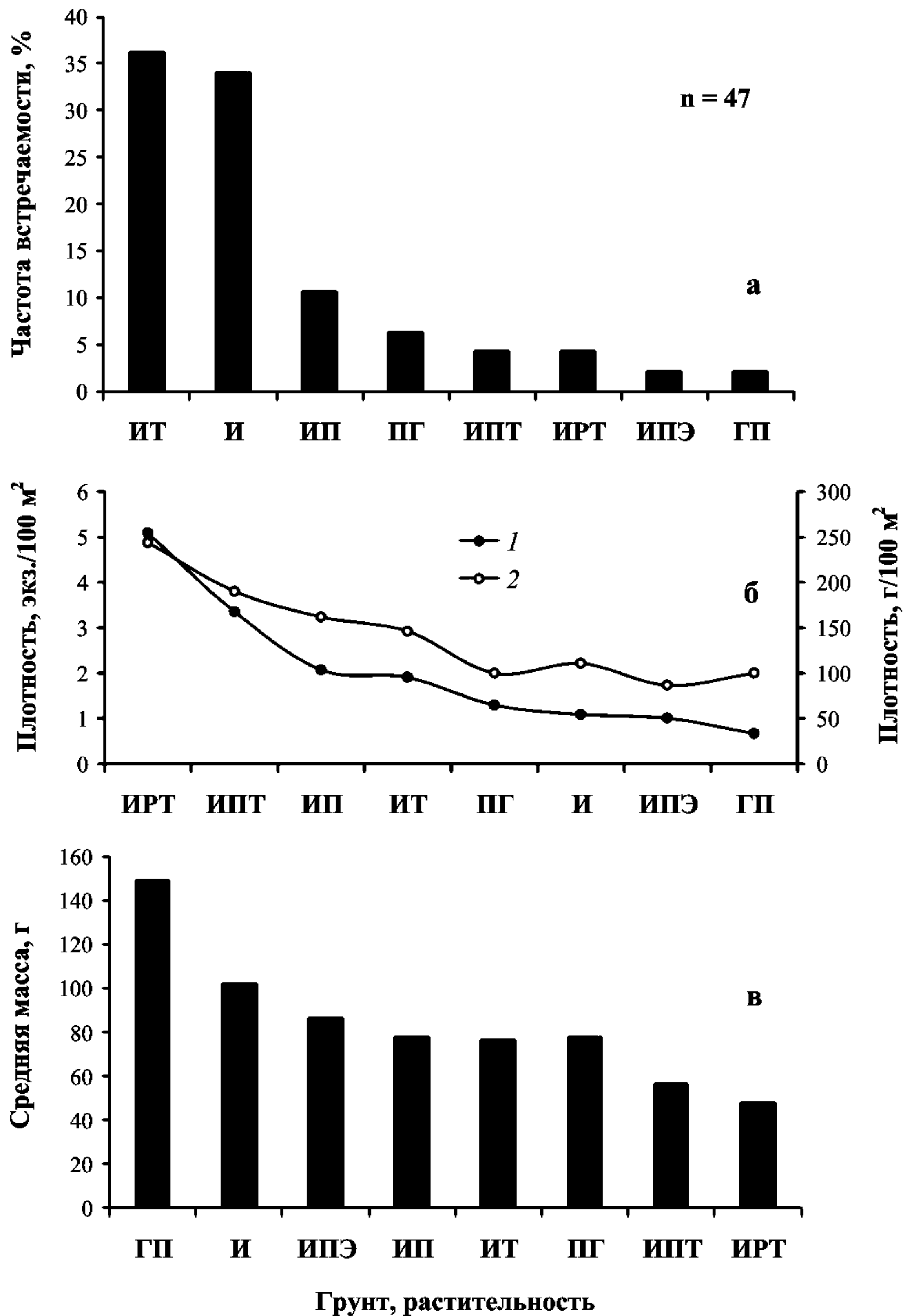


Рис. 32. Распределение японского мохнаторукого краба в р. Раздольной в зависимости от типа грунта и наличия зарослей растений: **а** — частота встречаемости, %; **б** — плотность по численности (1) и массе (2); **в** — средняя масса, г. Тип субстрата (грунт, растительность): *ГП* — галечно-песчаный; *И* — ил; *ИТ* — ил, тростник; *ИП* — илисто-песчаный; *ИПТ* — илисто-песчаный, тростник; *ИПЭ* — илисто-песчаный, энтероморфа; *ИРТ* — ил, ракуша, тростник; *ПГ* — песчано-галечный

Fig. 32. Distribution of Japanese mitten crab in Razdol'naya River depending on type of bottom sediments and presence of plants: **а** — frequency of occurrence, %; **б** — density by number (1) and weight (2); **в** — average value of weight, g. Type of substratum (bottom sediments, vegetation): *ГП* — pebbly-sandy; *И* — mud; *ИТ* — mud, reed; *ИП* — muddy-sandy; *ИПТ* — muddy-sandy, reed; *ИПЭ* — muddy-sandy, *Enteromorpha* sp.; *ИРТ* — mud, shells, reed; *ПГ* — sandy-pebbly

По данным неводных ловов ($n = 58$) в эстуарии р. Суходол сезонная изменчивость обилия краба была сходной с р. Раздольной: с двумя пиками — весной и в конце лета, но эти пики были несколько сдвинуты (соответственно на май и август) (табл. 10). Так как материал в этих реках собирали в разные годы, то несовпадение максимумов обилия по времени, по-видимому, определяется межгодовой динамикой гидрологических условий.



Рис. 33. Заросли в основном русле р. Раздольной с преобладанием *Ph. australis*
 Fig. 33. Vegetation with predominance of reed *Ph. australis* in mainstream of Razdol'naya River

В противовес р. Раздольной в р. Суходол топические и трофические условия обитания животных формируются водной растительностью (водоросли и морские травы) (Шунтов и др., 2010). Состав населения животных макробентоса и рыб значительно различается в разных биотопах (см. гл. 2). У японского мохнаторукого краба также выявляются определенные биотопические предпочтения. В мае-октябре наибольшая



Рис. 34. Заросли в протоке Семеновской с преобладанием осок *Carex* spp. и обыкновенного тростника

Fig. 34. Vegetation with predominance of sedge *Carex* spp. and reed in Semenovskaya Channel

Таблица 10

Частота встречаемости (%) и плотность концентраций (численность (экз./м²) и масса (г/м²)) японского мохнаторукого краба в низовьях р. Суходол (2006–2009 гг.)

Table 10

Frequency of occurrence (%) and density (number (ind./m²) and weight (g/m²)) of Japanese mitten crab in downstream of Sukhodol River (2006–2009)

Месяц	Частота встречаемости	Численность	Масса	n
Май	50,0	$\frac{0-0,17}{0,05 \pm 0,03}$	$\frac{0-7,3}{1,80 \pm 1,16}$	6
Июнь	16,7	$\frac{0-0,02}{0,003 \pm 0,001}$	$\frac{0-0,88}{0,12 \pm 0,02}$	12
Июль	25,0	$\frac{0-0,03}{0,004 \pm 0,002}$	$\frac{0-2}{0,26 \pm 0,14}$	16
Август	33,3	$\frac{0-0,2}{0,04 \pm 0,02}$	$\frac{0-11,88}{1,94 \pm 1,37}$	9
Сентябрь	30,0	$\frac{0-0,01}{0,004 \pm 0,002}$	$\frac{0-1,56}{0,31 \pm 0,17}$	10
Октябрь	20,0	$\frac{0-0,005}{0,001 \pm 0,001}$	$\frac{0-0,01}{0,002 \pm 0,002}$	5

плотность его скоплений ($2,39 \pm 1,21$ г/м²) отмечена в приустьевой лагуне на песчано-гравийном грунте в смешанных зарослях японской зостеры *Z. japonica*, приморской руппии *Ruppia maritima*, кладофоры *Cladophora glomerata* и энтероморфы *Enteromorpha prolifera* (рис. 35, 36).

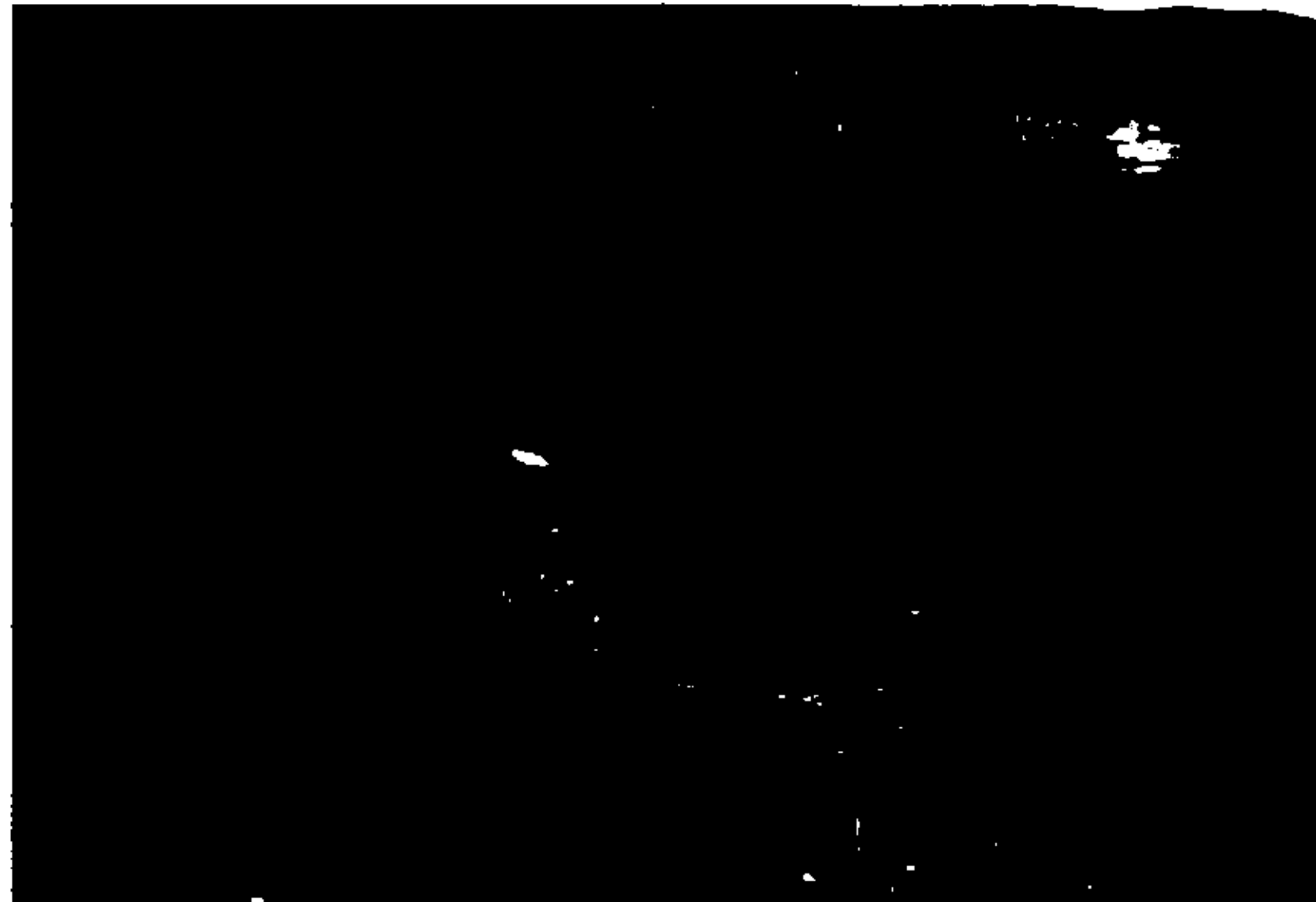


Рис. 35. Донные ландшафты в эстуарии р. Суходол: слева внизу — смешанные заросли zostеры, руппии, кладофоры и энтероморфы; слева вверху — разреженные поселения энтероморфы; справа — илистое дно

Fig. 35. Bottom landscapes in the estuary of Sukhodol River: in the left down corner — mixed vegetation that consist of *Zostera japonica*, *Ruppia maritima*, *Cladophora glomerata* and *Enteromorpha prolifera*; in the left up corner — thin settlements of *E. prolifera*; at the right side — mud flat

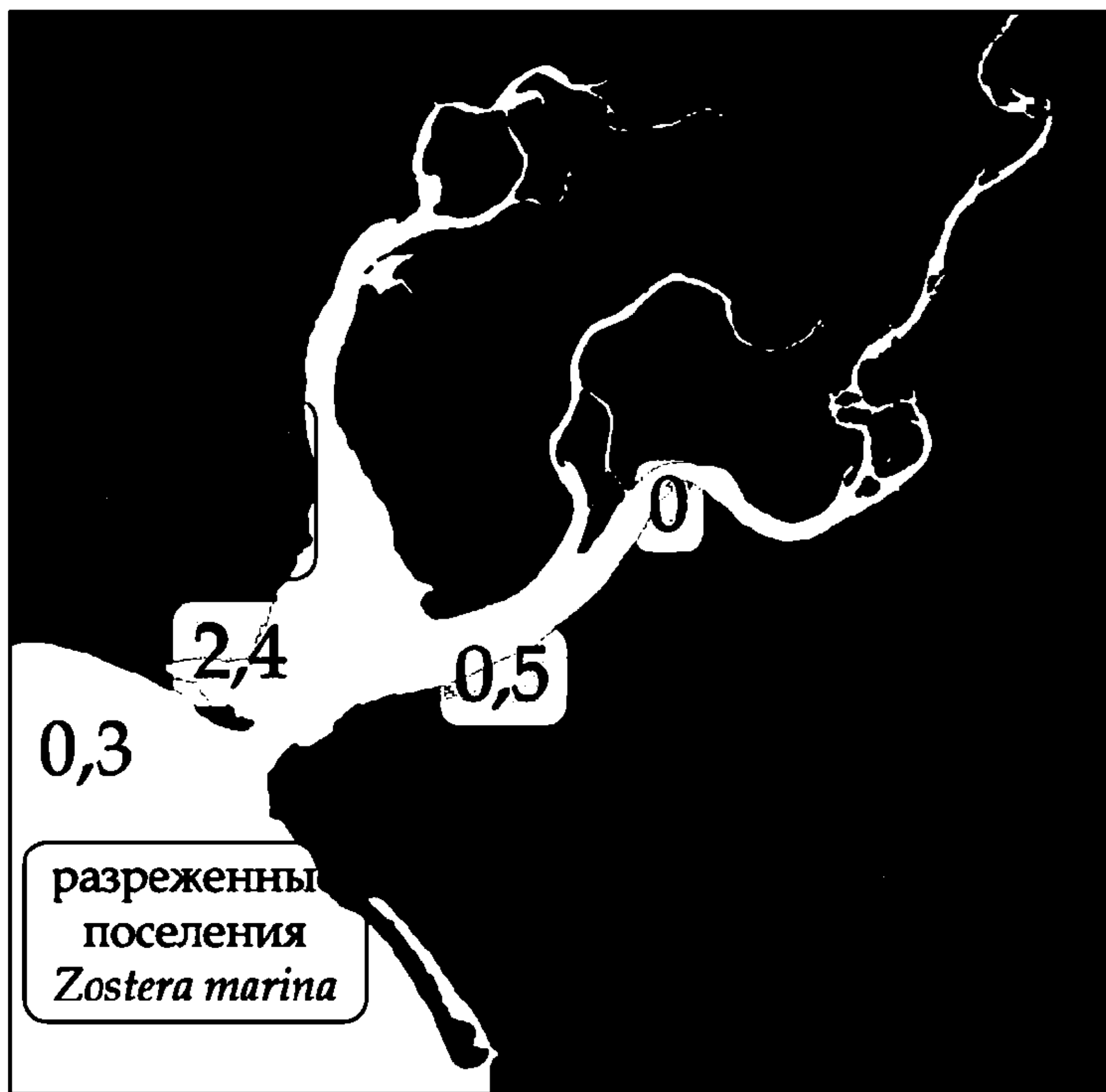


Рис. 36. Распределение японского мохнаторукого краба в эстуарии р. Суходол (г/м²) в мае-октябре 2006–2009 гг.

Fig. 36. Distribution of Japanese mitten crab in the estuary of Sukhodol River (g/m²), May–October 2006–2009

Во внешней эстуарии на крупном песке с примесью ракуши и разреженными поселениями морской zostеры *Zostera marina* биомасса краба составила $0,32 \pm 0,16$ г/м², в средней части эстуария на песчано-гравийном грунте с разреженными поселениями энтероморфы плотность его концентраций была равна $0,45 \pm 0,18$ г/м². В верхней части эстуария на заиленном песке в уловах малькового невода краб отсутствовал. Тяготение

краба к участкам дна, покрытым растениями, объясняется тем, что, кроме укрытий, краб находит в зарослях благоприятные условия для нагула.

В результате наших наблюдений выяснено, что в течение всего года во внутренних водоемах японский краб встречается в относительно широком диапазоне глубин — почти от уреза воды до 4,5 м, но наиболее часто на глубинах 0,7–1,5 м (см. табл. 8). Родственный вид — китайский мохнаторукий краб — также предпочитает глубины до 2 м (Panning, 1939; Naahetla, 1963; Zhao, 1980). В р. Раздольной краб в неводных уловах отмечен на глубинах от 0,4 до 4,5 м, наиболее часто — в диапазоне глубин 0,5–1,5 (66 %) (рис. 37, а). Примерно в тех же пределах была максимальной плотность по численности и массе (рис. 37, б). У уреза воды краб слишком уязвим для хищников (птицы). На глубинах же более 1,5 м наиболее высока скорость течения, и нахождение на этой глубине, очевидно, энергетически не выгодно.

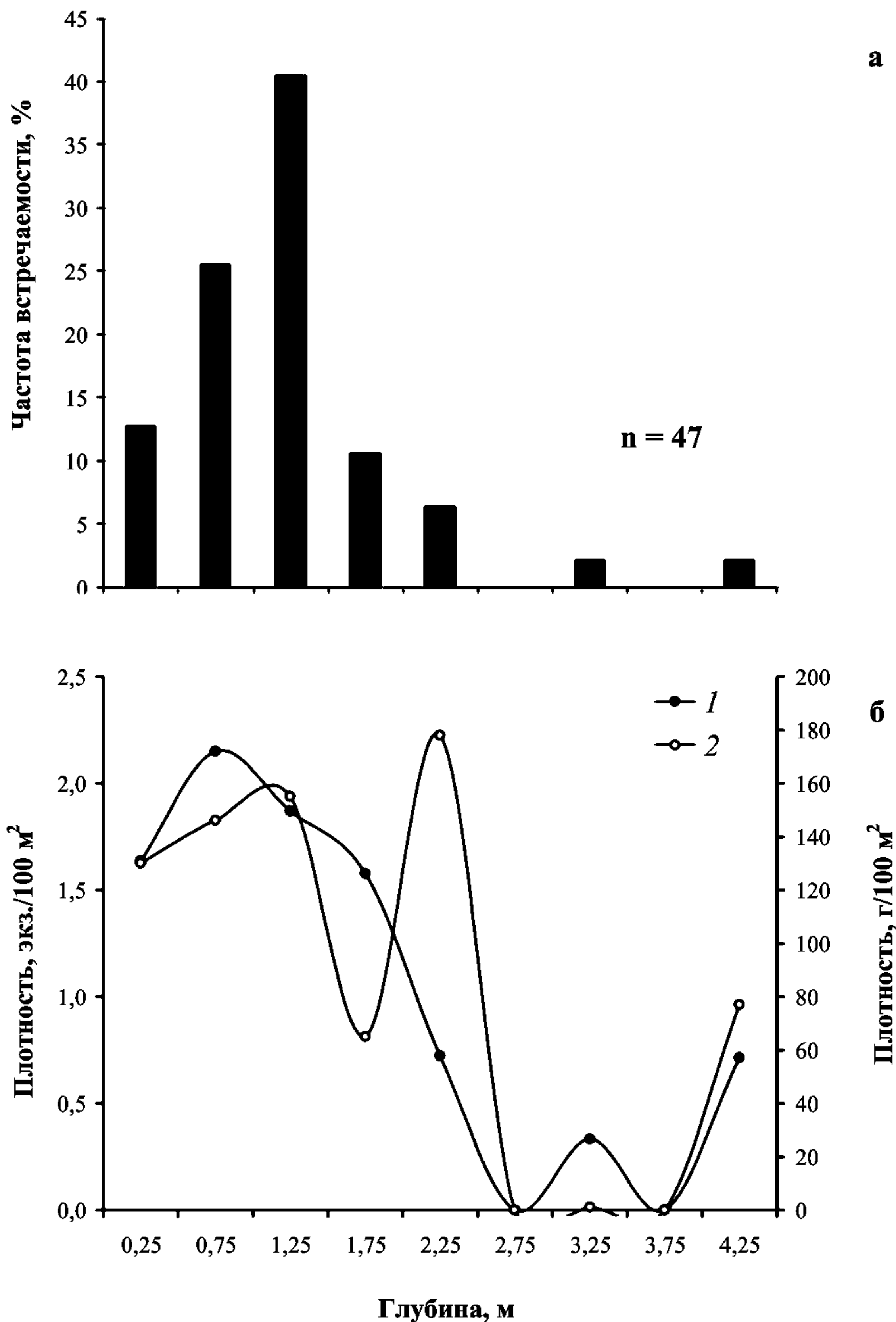


Рис. 37. Распределение японского мохнаторукого краба в р. Раздольной в зависимости от глубины: а — частота встречаемости, %; б — плотность по численности (1) и массе (2)

Fig. 37. Distribution of Japanese mitten crab in the Razdol'naya River depending on depth: а — frequency of occurrence, %; б — density by number (1) and weight (2)

Отметим, что биотопические предпочтения могут заметно меняться в довольно короткие промежутки времени в зависимости от физиологического состояния особей (Семенькова, Шаповалов, 2006). Например, в нижнем течении р. Артемовка в середине октября краб рассредоточивался по ее бассейну, ловушечные уловы росли с увеличением расстояния от устья ($r = 0,84$) и глубины ($r = 0,55$) (рис. 38).

В конце октября, наоборот, крабы перемещались в направлении устья реки, где они концентрировались в основном русле в местах с глубиной более одного метра (рис. 39). В устьевой зоне не было поймано ни одного животного. В протоке Соленой (7–8 км от устья) были отмечены лишь единичные поимки крабов (Семенькова, Шаповалов, 2006). При этом коэффициенты корреляции не достигали значимых величин. В этот же период происходило снижение двигательной активности крабов, что подтверждает динамика их уловов (рис. 40). В октябре средний улов промыслового краба в р. Артемовка составлял 3,0 кг на ловушку, а в ноябре он снизился до 0,4 кг на ловушку. В р. Раздольной в октябре средний улов на усилие за сутки составил 3,6 кг, в ноябре — 1,1 кг на ловушку.

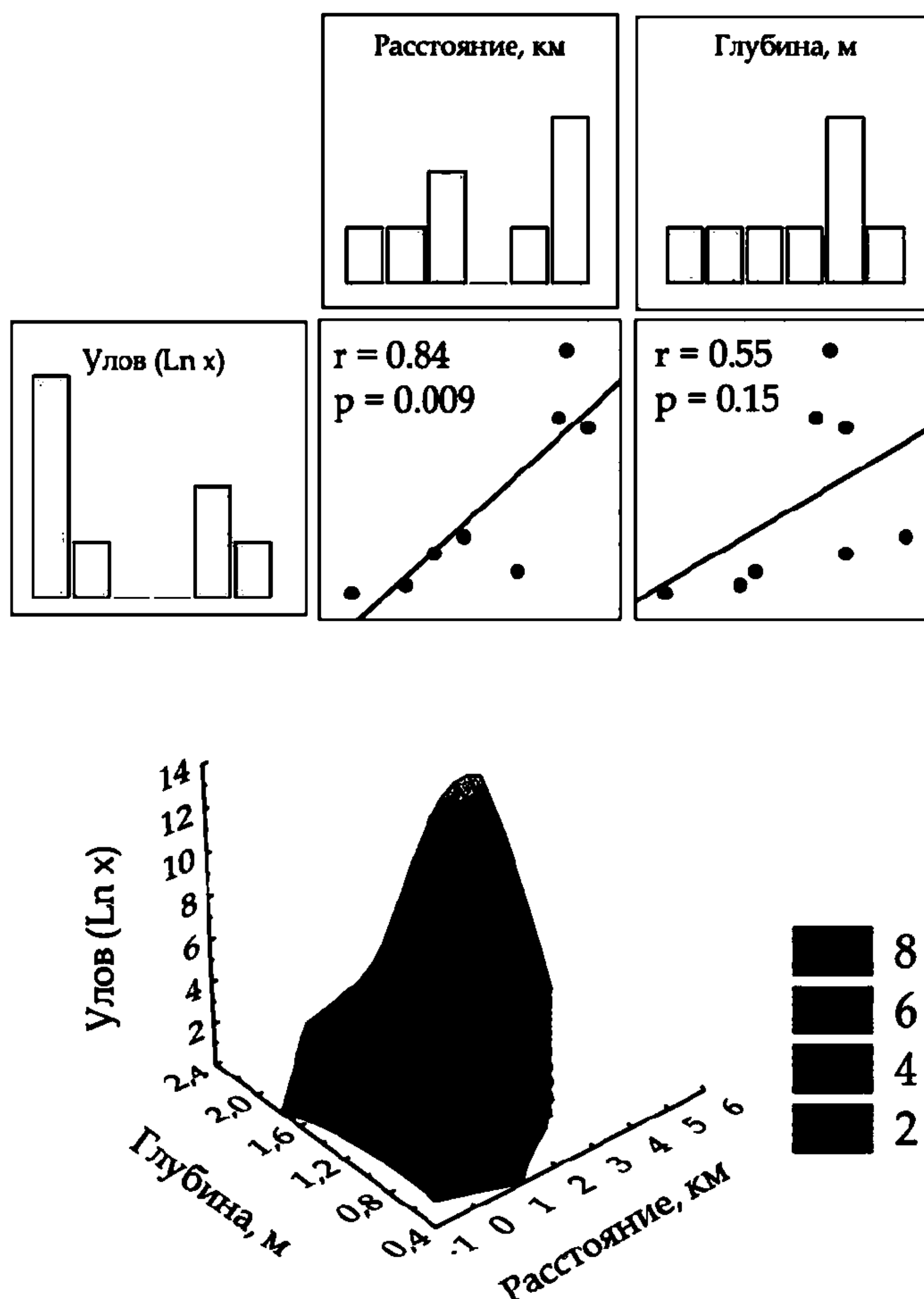


Рис. 38. Распределение японского мохнаторукого краба в низовьях р. Артемовка 16 октября 2003 г.: а — линейная зависимость уловов от глубины места и расстояния от устья; б — интегрированное влияние расстояния от устья и глубины на уловы

Fig. 38. Distribution of Japanese mitten crab in the downstream of Artemovka River, 16 October 2003: а — linear relationship of catch with depth and distance from river mouth; б — integrated influence of distance from river mouth and depth to catch value

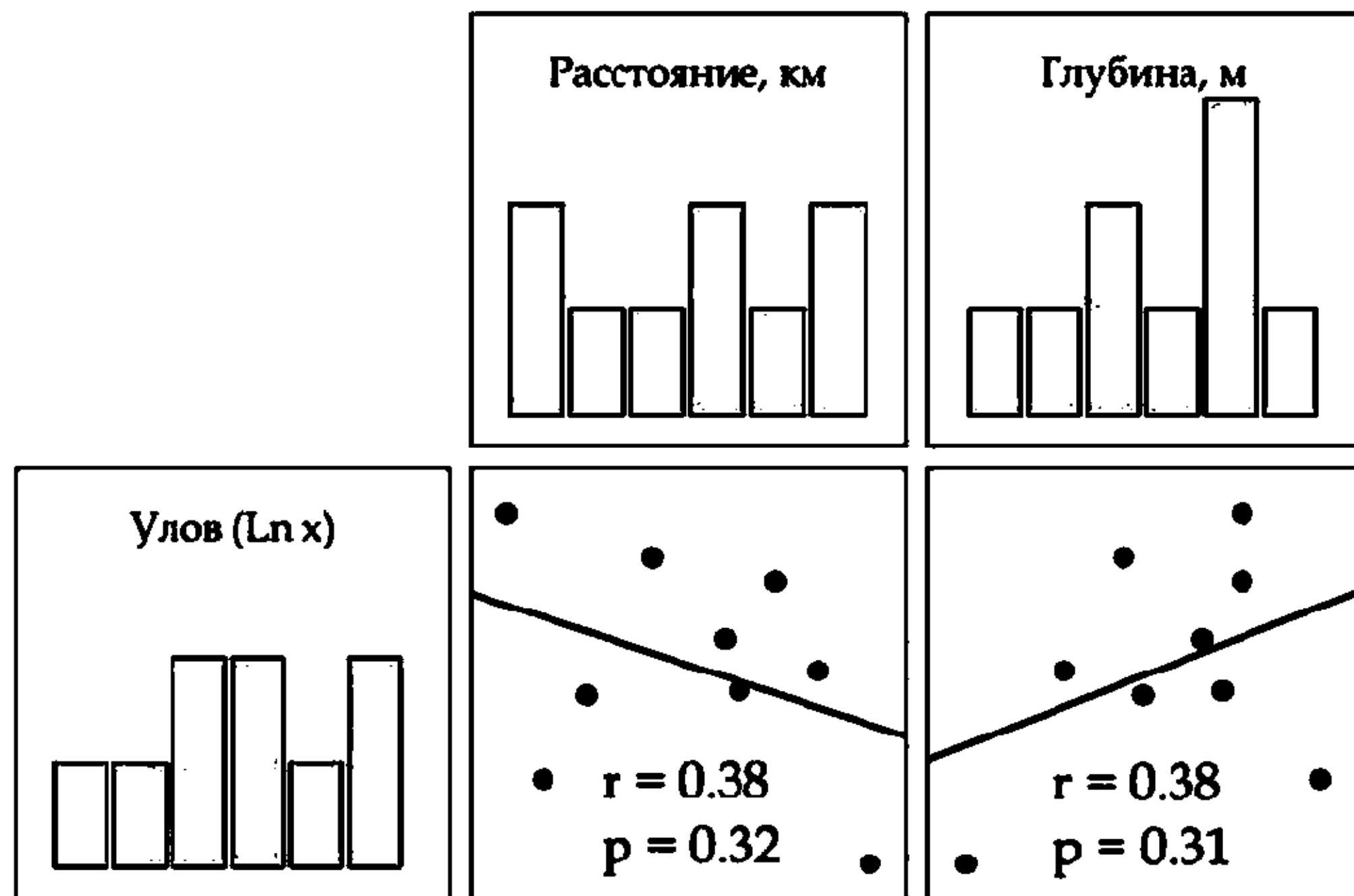


Рис. 39. Распределение японского мохнаторукого краба в низовьях р. Артемовка 26 октября 2003 г.: а — линейная зависимость уловов от глубины места и расстояния от устья; б — интегрированное влияние расстояния от устья и глубины на уловы

Fig. 39. Distribution of Japanese mitten crab in the downstream of Artemovka River, 26 October 2003: а — linear relationship of catch with depth and distance from river mouth; б — integrated influence of distance from river mouth and depth to catch value

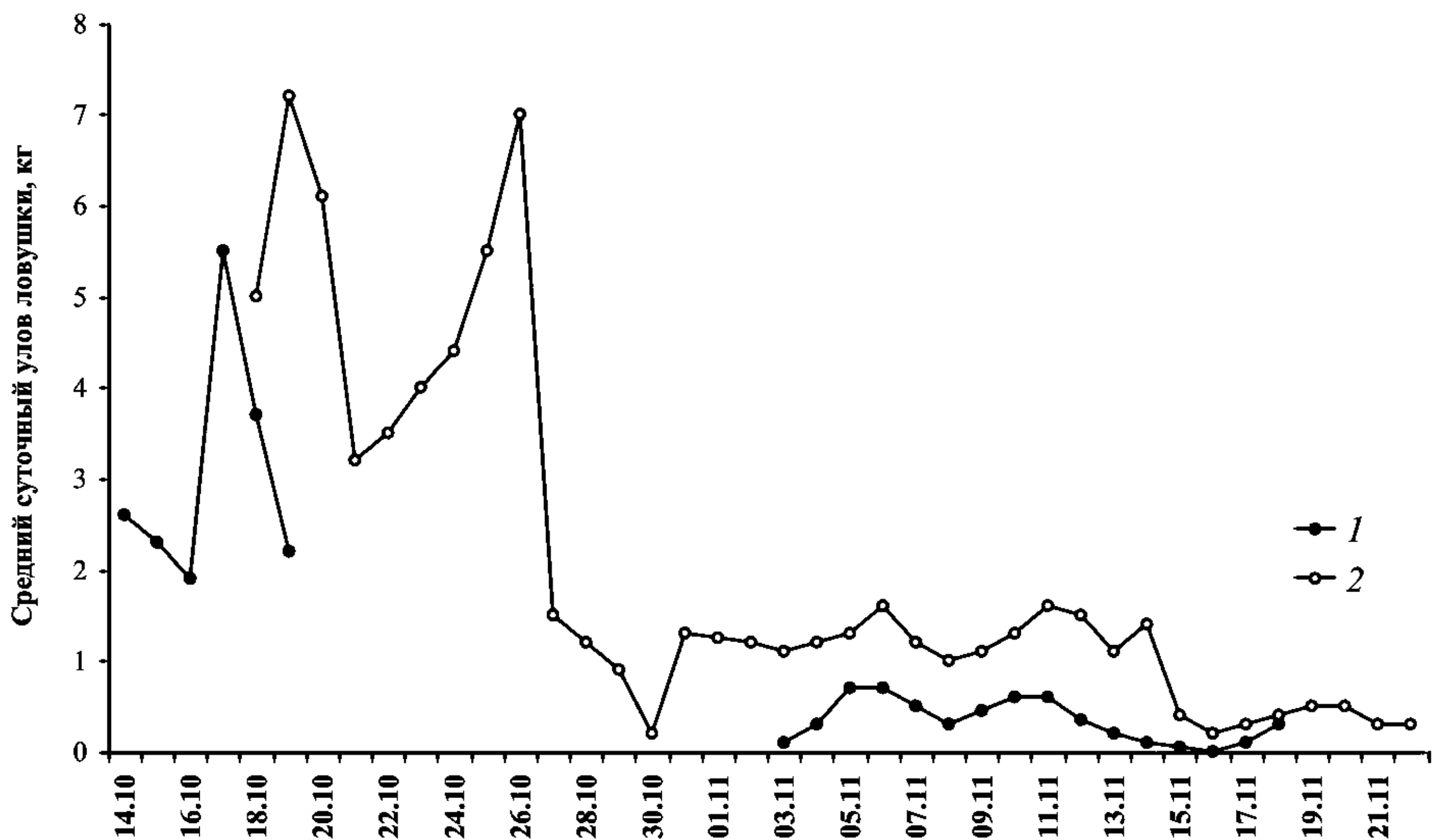
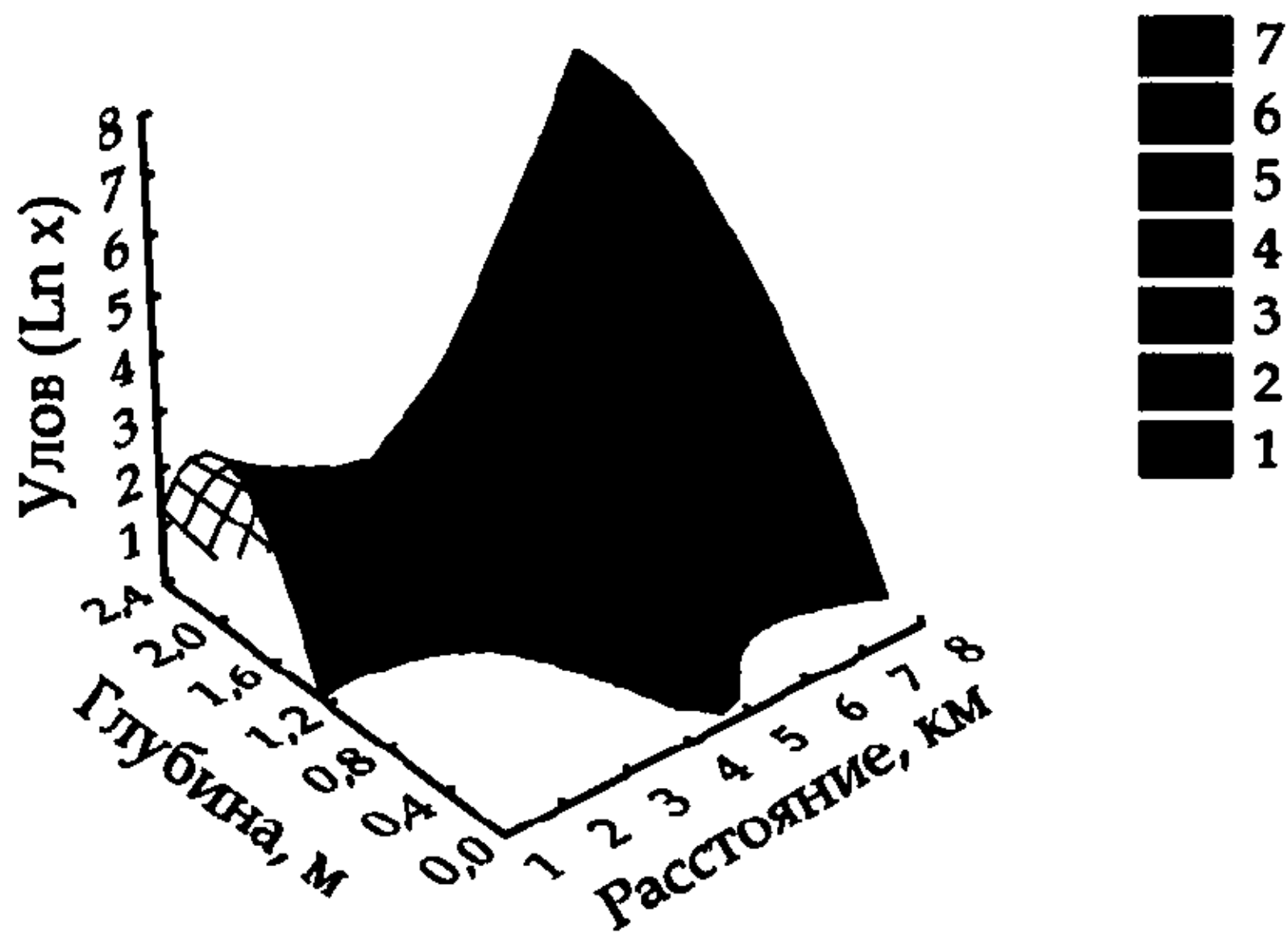


Рис. 40. Динамика средних уловов на ловушку японского мохнаторукого краба в реках Артемовка (1) и Раздольная (2) в октябре-ноябре, 2004 г.

Fig. 40. Dynamics of Japanese mitten crab's CPUE by trap in Artemovka River (1) and Razdol'naya River (2) during October-November, 2004

Японский мохнаторукий краб большую часть жизни обитает в реках и эстуарных зонах, протоках, лагунах и озерах, имеющих связь с морем. Во время нагула он широко распространяется по речным системам (в зависимости от размера реки на десятки-сотни километров от устья). В реках краб встречается почти от уреза воды до глубины 4,5 м, но чаще на глубинах 0,7–1,5 м. Для размножения японский мохнаторукий краб выходит в море, где он распространен не так широко: глубже 15 м не опускается, далее 17–18 км от устья реки не уходит. Катадромная миграция в водах Приморья происходит с апреля по июль. В реках и морском побережье японский мохнаторукий краб встречается на самых разных типах грунтов (илисто-песчаном, песчаном или каменистом), включающих органические остатки (фрагменты веток, листьев и др., а также раковины моллюсков). В эстуарии р. Раздольной японский мохнаторукий краб наиболее обилен на илистом грунте с примесью ракуши корбикулы и на илисто-песчаном грунте (с зарослями полупогруженных высших растений и без). Молодь держится преимущественно в придаточной системе, где приливно-отливные течения не такие сильные, глубина меньше и существует множество укрытий (например, ракуша корбикулы). В р. Суходол японский мохнаторукий краб в теплый период года был наиболее обилен в приустьевой лагуне на песчано-гравийном грунте в смешанных зарослях японской зостеры, приморской руппии, кладофоры и энтероморфы, где он находит благоприятные для нагула условия.

ГЛАВА 5. РАЗМЕРНО-ВЕСОВОЙ И ПОЛОВОЙ СОСТАВ

Половой диморфизм

У многих животных взрослые самцы и самки различаются морфологически. Самая обычная причина эволюции полового диморфизма — половой отбор вследствие конкуренции за спаривание. У многих крабов *Brachyura* половой диморфизм проявляется в первую очередь в размере клешни. Зрелые самцы имеют пропорционально бóльшие клешни, чем у самок, вследствие их широкого использования в сражениях, демонстрации, ухаживании за самками (Hartnoll, 1974, 1982). В настоящем разделе приведены данные по половому диморфизму японского мохнаторукого краба, а также обсуждаются региональные особенности уровня различий между самками и самцами.

У взрослых особей японского мохнаторукого краба, как и у других крабов, самцы крупнее самок, форма абдомена у них треугольная, а у самок — округлая, кроме того, у самцов более мощные клешни с густыми волосками (Hoestland, 1948; Panning, 1952). Как будет показано в главе 7, самцы японского мохнаторукого краба охраняют самок после совокупления. При этом большие клешни самцов используются при удержании самки, а также при защите от других самцов и врагов (Kobayashi, 1998).

По нашим данным, для японского мохнаторукого краба характерен хорошо выраженный половой диморфизм по пропорциям тела. Степень выраженности половых различий изменяется от водоема к водоему, а также в зависимости от сезона (см. прил., табл. 11). В целом самцы достоверно отличаются от самок по 11–22 признакам из 29 использованных. Наибольшие различия отмечены у особей из Тавричанского лимана (22 признака) и р. Раздольной (21 признак) и устья р. Амба (13) в период размножения. Во всех выборках самцы отличались от самок большей клешней (18), а также узкой нижней частью карапакса (17) и более длинными ногами (длина меруса второй (22), третьей (25), четвертой (28) ходильных ног и длина проподаса второй ходильной ноги (23)).

Согласно Кобаяси (Kobayashi, 1999с), среди половозрелых самцов *E. japonica* ($CW > 34$ мм) выделяется две группы. Крупные особи (I тип) ($CW > 52$ мм) с большими клешнями и густыми волосками и мелкие самцы (II тип) ($CW < 62$ мм) с относительно маленькими клешнями и тонкими волосками. При этом участие в размножении принимают самцы обоих типов. Две группы также присутствует у самцов *Chionoecetes opilio* (Conan, Comeau, 1986) и *Ch. japonicus* (Слизкин, 2008). О полиморфизме клешней зрелых самцов сообщалось и для некоторых видов среди *Majidae* и *Portunidae* (*Scylla serrata*) (Hartnoll, 1968). В наших выборках эти две группы, на первый взгляд, отчетливо не выявлялись (рис. 41), поэтому данный вопрос требует отдельного изучения.

Размерно-весовой состав

Изменение веса является наиболее четким индикатором физиологического состояния особей, а размерная структура является важнейшим показателем при оценке пополнения, роста и смертности в популяции. Межгодовые и многолетние ее изменения являются не менее важным индикатором состояния популяции, чем динамика численности или биомассы. С другой стороны, данные о размерной структуре необходимо учитывать при оценке роли популяции или ее части в экосистеме, поскольку все основные физиологические (дыхание, питание, выделение и др.), репродуктивные (плодовитость, сроки наступления половозрелости) и биоэнергетические (масса и ее рост) показатели наиболее тесно связаны с размерами организмов (Азовский, 2003).

Как отмечалось в главе 1, отлов японского мохнаторукого краба осуществлялся разными способами. Основными орудиями лова служили специализированные складные ловушки, с помощью которых и был собран основной массив данных по размерному составу краба. Кроме того, использовались другие орудия лова: мальковый невод, сети

Таблица 11
Сравнение самок и самцов японского мохнаторукого краба из разных водоемов Приморья по морфологическим признакам (критерий Стьюдента)

Table 11
Comparison of males and females of Japanese mitten crab from different waterbodies of Primorye by morphological characters (Student's test)

Номер признака	Р. Тесная	Оз. Карасье	Р. Амба	Р. Раздольная	Тавричанский лиман	Р. Артемовка	Р. Петровка	Оз. Пресное
1	4,9	1,7	4,1	5,1	1,9	0,1	1,8	1,1
2	4,9	2,0	1,7	3,0	1,6	0,8	0,3	1,0
3	0,9	2,4	1,5	0,6	2,7	1,8	0,3	2,9
4	1,4	1,2	0,2	1,4	0,8	1,2	0,2	1,8
5	0,6	0	0,9	2,9	1,4	2,3	0,2	2,6
6	1,9	0,1	1,9	3,9	6,9	3,2	2,7	3,7
7	0,2	0,1	0,5	2,9	6,1	0,2	2,0	2,8
8	4,1	3,9	1,4	1,2	4,1	0	0,7	2,5
9	1,9	2,9	0,6	0	4,3	0,6	0,4	0,2
10	3,5	0,5	3,2	2,9	3,0	0,1	2,1	0,8
11	1,0	2,7	2,6	1,8	0	1,9	0,5	2,7
12	2,7	2,1	1,0	2,1	2,2	0	1,7	0,3
13	0,8	0,1	1,6	0,4	0,8	0	1,0	0,2
14	0,5	2,2	2,7	3,0	1,7	0,8	0,7	0,9
15	6,0	0,2	4,1	3,0	0,1	6,6	1,1	0,8
16	0,8	1,6	0,1	0,1	2,5	4,4	3,2	1,5
17	10,0	10,4	9,4	13,8	11,0	12,4	8,3	11,0
18	25,2	17,2	16,9	25,5	16,1	17,0	15,0	16,9
19	15,4	5,7	9,0	15,3	13,5	9,8	6,2	12,7
20	5,6	2,1	1,4	7,0	4,8	2,7	5,0	5,0
21	9,0	2,6	4,3	8,6	9,1	4,9	2,7	5,3
22	9,5	5,0	9,2	10,2	11,4	9,1	4,4	9,2
23	3,6	1,4	1,2	2,7	5,5	0	1,6	3,5
24	3,8	1,3	4,9	4,2	7,5	2,8	1,6	2,5
25	7,3	4,1	11,0	9,3	9,4	6,0	2,7	7,7
26	2,9	1,6	1,4	3,3	3,4	1,4	1,0	1,8
27	1,6	0,8	5,0	3,8	4,5	1,2	0,9	1,0
28	3,5	1,2	12,4	5,7	8,9	4,0	0,4	3,8
29	1,9	1,2	2,4	1,3	2,3	0,3	0,5	2,0
30	0,6	0,4	7,5	1,9	4,1	0	0,2	0,8
<i>k</i>	98	98	167	163	170	199	67	97
<i>t_{st}</i>	1,99	1,99	1,96	1,96	1,96	1,96	2,0	1,99

Примечание. *k* — число степеней свободы, *t_{st}* — стандартное значение критерия при *p* = 0,05.

с различным размером ячеи, драги для добычи моллюсков, на мелководьях животных ловили сачком и собирали вручную.

Данные из уловов ловушками значительно отличаются, например, от неводных (рис. 42). Так, минимальный размер крабов, пойманных ловушками, составил 16 мм, а неводом — 3 мм. Важно отметить, что в летний период крабы, участвующие в размножении, широко распространяются в устьевых зонах рек и побережье моря и не образуют плотных концентраций, поэтому использование только одних ловушек бывает недостаточным. А для сбора мегалоп и ранней молодежи, которые прячутся в укрытиях, ловушки не подходят вообще. Поэтому для адекватной оценки размерной структуры

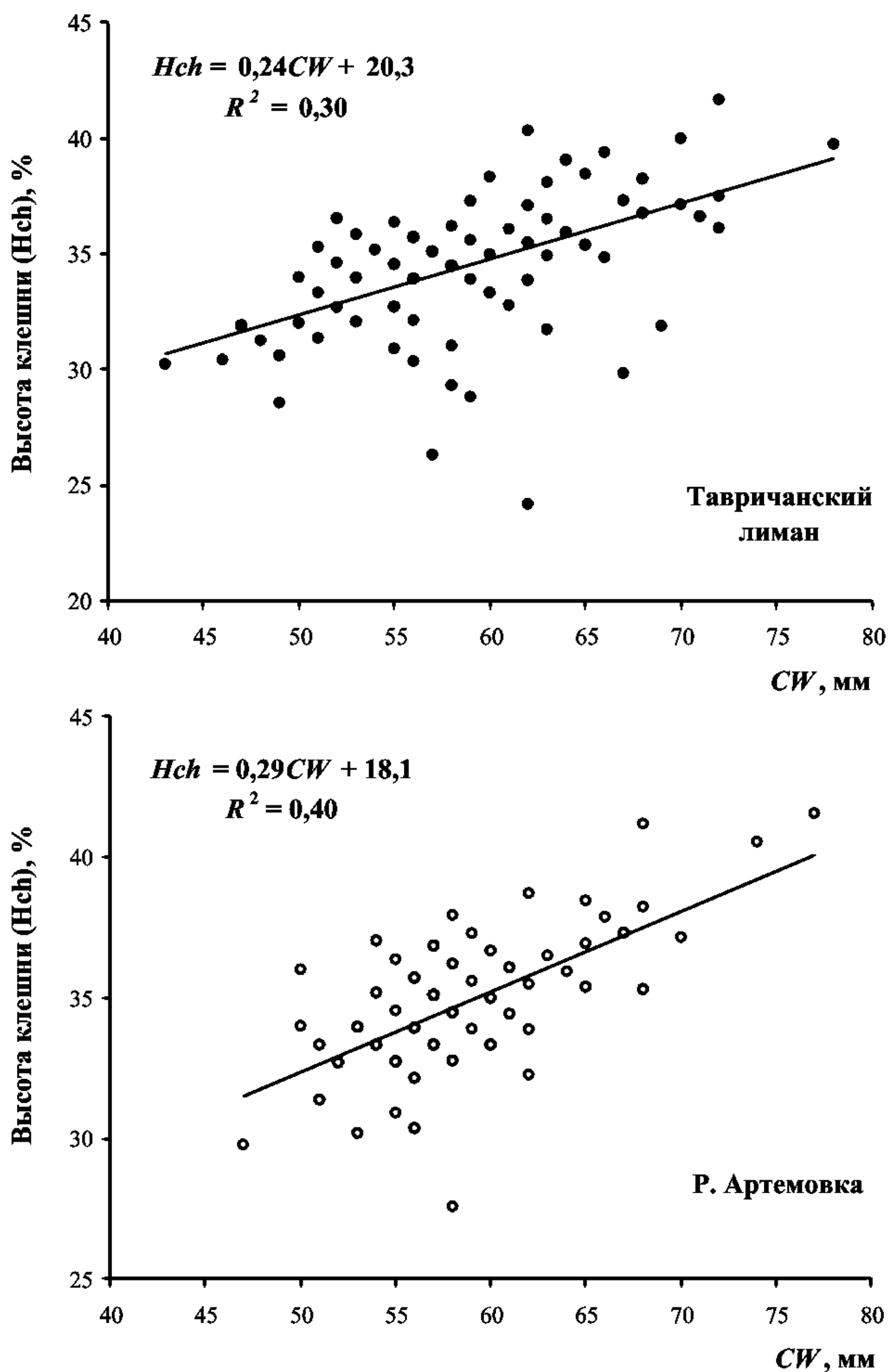


Рис. 41. Зависимость высота клешни (Hch) (CW , %) — ширина карапакса (CW , мм) для самцов японского мохнаторукого краба

Fig. 41. Relationship height chela (Hch) (CW , %) — carapace width (CW , mm) for males of Japanese mitten crab

необходимо использовать сочетание разных способов лова: в речной зоне — неводного и ловушечного, а в морской — ловушечного, сетного и ручного способов.

Размеры. *E. japonica* — краб средних размеров. В наших сборах из зал. Петра Великого максимальная ширина карапакса самцов составила 91 мм, масса — 455 г. В Центральном Приморье (оз. Известняк) японский краб имеет более крупные размеры: отмечались самцы с CW до 95 мм (масса до 515 г), самки — до 89 мм (Олифиренко и др., 2004). В водах Японии японский мохнаторукий краб достигает максимальных размеров — 100 мм (Sakai, 1976).

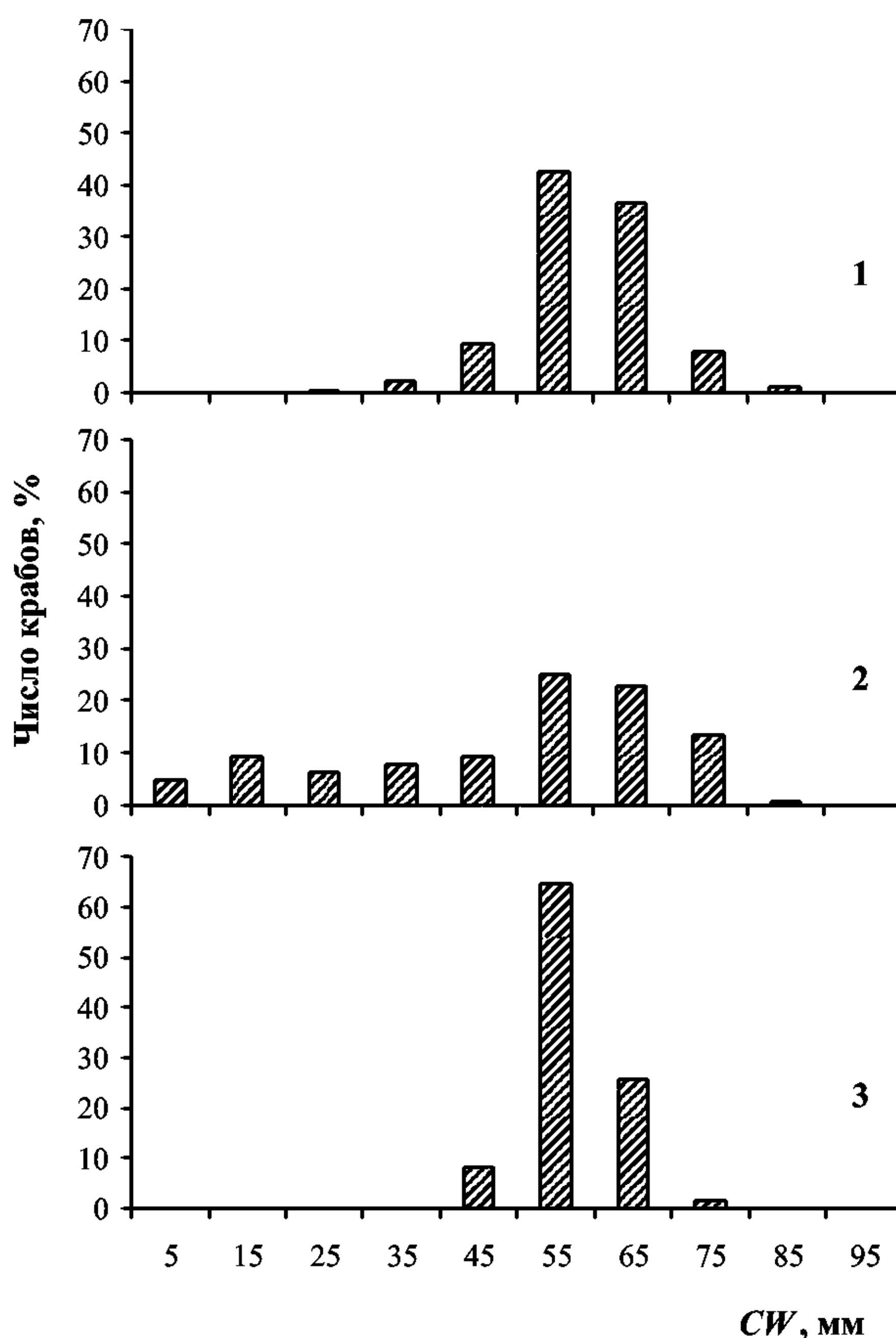
У японского мохнаторукого краба, как и у других видов крабов, четко выражен половой диморфизм по размерно-весовым характеристикам. Средние и максимальные значения CW и массы тела у самцов во всех районах достоверно выше, чем у самок (табл. 12).

Региональные различия размерной структуры. Для сравнения биологических показателей японского мохнаторукого краба биостатистические показатели усреднялись по следующим районам: северная часть Амурского залива, северная часть Уссурийского залива, заливы Посьета и Владимира. Биологические показатели крабов из этих районов представлены в табл. 12.

Наиболее полный материал по изменению размерно-весового состава японского мохнаторукого краба собран в северной части Амурского залива. В других же районах исследования проводились в течение одного-двух лет в осенний или весенне-летний периоды. Как видно из данных табл. 12, в зал. Посьета в ловушечных уловах средние

Рис. 42. Размерный состав японского мохнаторукого краба в зависимости от способа отлова: 1 — ловушки ($n = 9476$); 2 — невод ($n = 127$); 3 — прочие ($n = 679$)

Fig. 42. Size composition of Japanese mitten crab depending on type of catching tool: 1 — traps ($n = 9476$); 2 — seine ($n = 127$); 3 — others ($n = 679$)



размеры и масса особей краба были достоверно выше, тогда как в северной части Уссурийского залива, наоборот, эти показатели были достоверно ниже, чем в других районах (рис. 43). Кроме того, в зал. Посъета и в северной части Амурского залива среди самцов преобладали особи с CW 60–64 мм и массой соответственно 80–100 и 100–120 г, а в северной части Уссурийского залива — 52–56 мм и 80–100 г (рис. 44, 45).

Увеличение среднего размера краба в ряду Уссурийский залив — Амурский залив — зал. Посъета может, по-видимому, быть обусловлено экологическими причинами. В той же последовательности увеличиваются мелководность и закрытость, степень распреснения и летнего прогрева локальных участков обитания краба (см. гл. 2). Вероятно, в условиях мелководных заливов краб находит наиболее благоприятные для питания и роста условия. Кроме этого, возможно, что большие средние размеры и высокий процент крупных крабов в зал. Посъета объясняются тем, что здесь более низкая интенсивность промысла. Это новый район для промысла мохнаторукого краба, который проводится здесь только 2 года, а в реках северных частей Амурского и Уссурийского заливов промысел существует уже 4–6 лет. Кстати, уже давно показано, что в Японии в результате развития промысла краба его средние размеры в уловах снижаются (Sinoda, Kobayashi, 1990).

Сезонная изменчивость размерного состава. Наиболее полные данные по изменению размерно-весового состава с учетом сезонного аспекта получены в низовьях р. Раздольной. Согласно нашим данным, размерно-массовые показатели у крабов в осенний период были достоверно выше, чем весной (табл. 13, рис. 46). Кроме этого, осенью модальную группу составляли крабы с CW 60–64 и массой 80–100 г, тогда как весной модальный пик приходился на особей с CW 56–60 мм и массой 60–80 г (рис.

Таблица 12
Региональная изменчивость размерно-массовых показателей японского мохнаторукого краба
в водах Приморья

Table 12
Regional variability of size-weight characters of Japanese mitten crab in the waters of Primorye

Район	Показатель	Пол	<i>lim</i>	$M \pm m$	δ	<i>n</i>
Амурский залив	CW, мм	Самцы	29–91	$60,2 \pm 0,2$	9,5	2210
		Самки	29–89	$60,3 \pm 0,2$	7,3	2165
		Оба пола	29–91	$60,0 \pm 0,2$	8,4	4375
	W, г	Самцы	10–455	$114,3 \pm 1,6$	67,1	1756
		Самки	7–370	$100,2 \pm 1,0$	40,1	1702
		Оба пола	7–455	$105,4 \pm 0,9$	54,2	3458
Уссурийский залив	CW, мм	Самцы	16–86	$56,8 \pm 0,2$	9,6	1736
		Самки	18–84	$55,7 \pm 0,2$	7,3	1901
		Оба пола	16–86	$56,2 \pm 0,1$	8,5	3637
	W, г	Самцы	7–269	$103,0 \pm 4,1$	42,7	109
		Самки	18–157	$90,0 \pm 2,3$	25,3	118
		Оба пола	7–265	$96,5 \pm 3,2$	34,0	227
Зал. Посьета	CW, мм	Самцы	38–86	$64,6 \pm 0,3$	7,3	781
		Самки	38–83	$63,6 \pm 0,3$	6,5	601
		Оба пола	38–86	$64,2 \pm 0,2$	6,9	1382
	W, г	Самцы	26–330	$122,6 \pm 1,7$	44,6	691
		Самки	25–295	$118,4 \pm 1,7$	39,5	544
		Оба пола	25–330	$120,8 \pm 1,2$	42,5	1235
Зал. Владимира	CW, мм	Самцы	29–84	$64,4 \pm 1,1$	13,2	135
		Самки	31–81	$61,3 \pm 0,9$	11,3	139
		Оба пола	29–84	$62,8 \pm 0,7$	12,3	274

Примечание. Здесь и далее: *lim* — пределы варьирования; $M \pm m$ — среднее значение \pm стандартная ошибка; δ — стандартное отклонение; *n* — число исследованных особей.

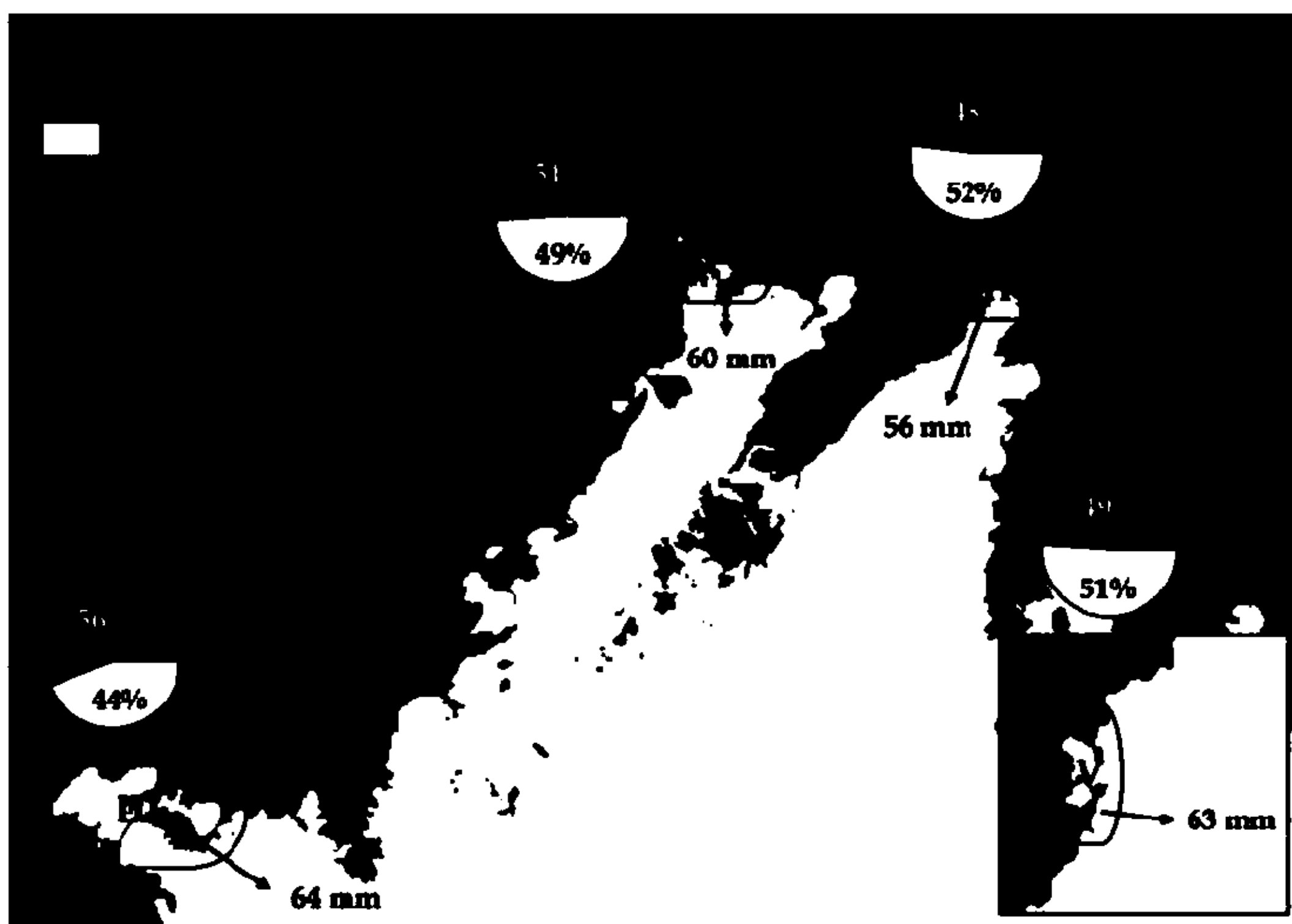


Рис. 43. Соотношение полов и средний размер карапакса особей японского мохнаторукого краба из ловушечных уловов в разных районах: I — север Амурского залива; II — север Уссурийского залива; III — зал. Посьета; IV — зал. Владимира

Fig. 43. Sex ratio and average carapace width of Japanese mitten crab from different regions (traps): I — northern part of Amurskii Bay; II — northern part of Ussuriiskii Bay; III — Possiet Bay; IV — Vladimir Bay

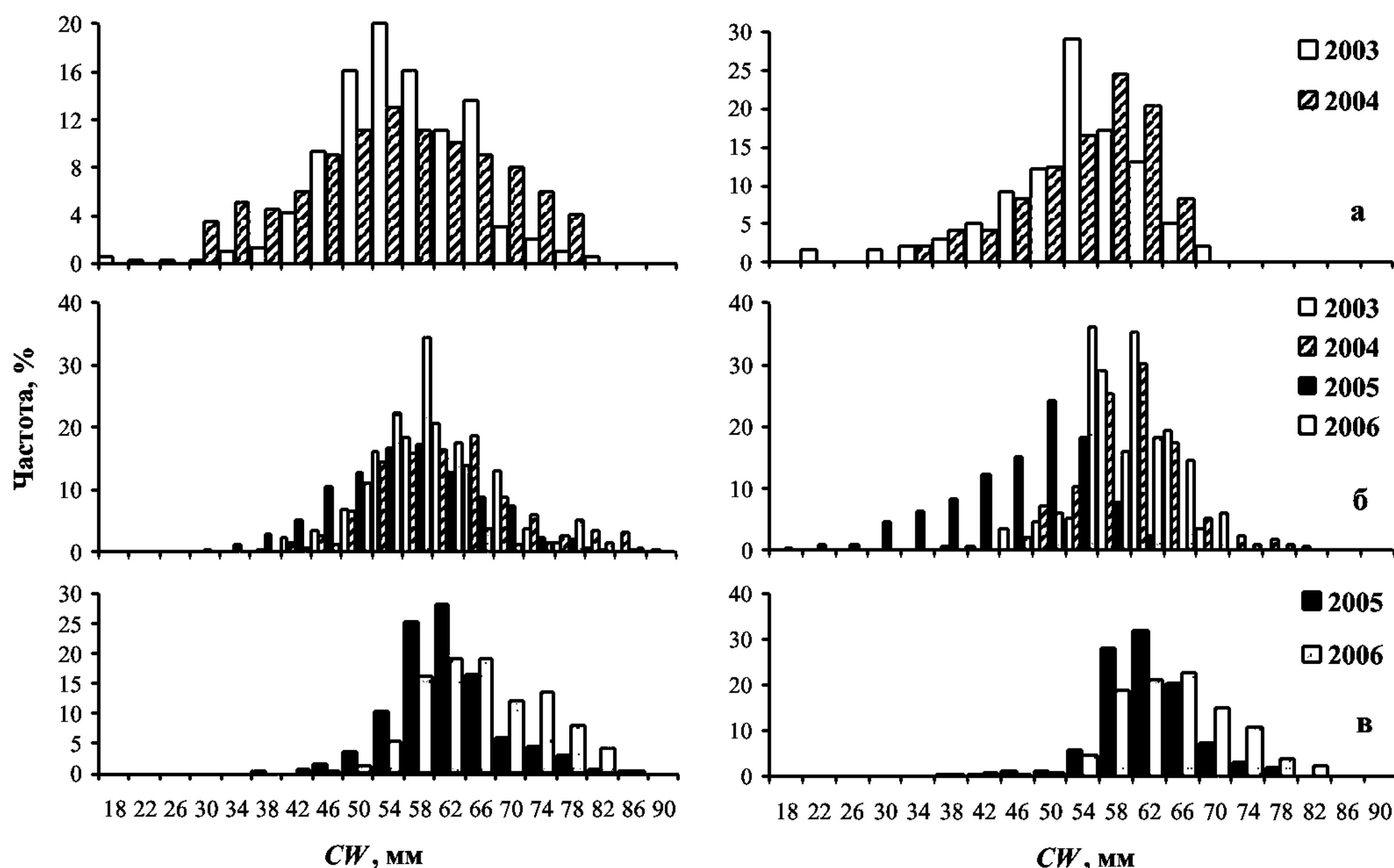


Рис. 44. Размерный состав японского мохнаторукого краба из ловушечных уловов в некоторых водоемах Приморья: а — р. Артемовка; б — р. Раздольная; в — оз. Карасье. *Левый столбец* — самцы, *правый* — самки

Fig. 44. Size composition of Japanese mitten crab from some waterbodies of Primorye (by data of trap survey): а — Artemovka River; б — Razdol'naya River; в — Karas'e Lake. *Left column* — males, *right column* — females

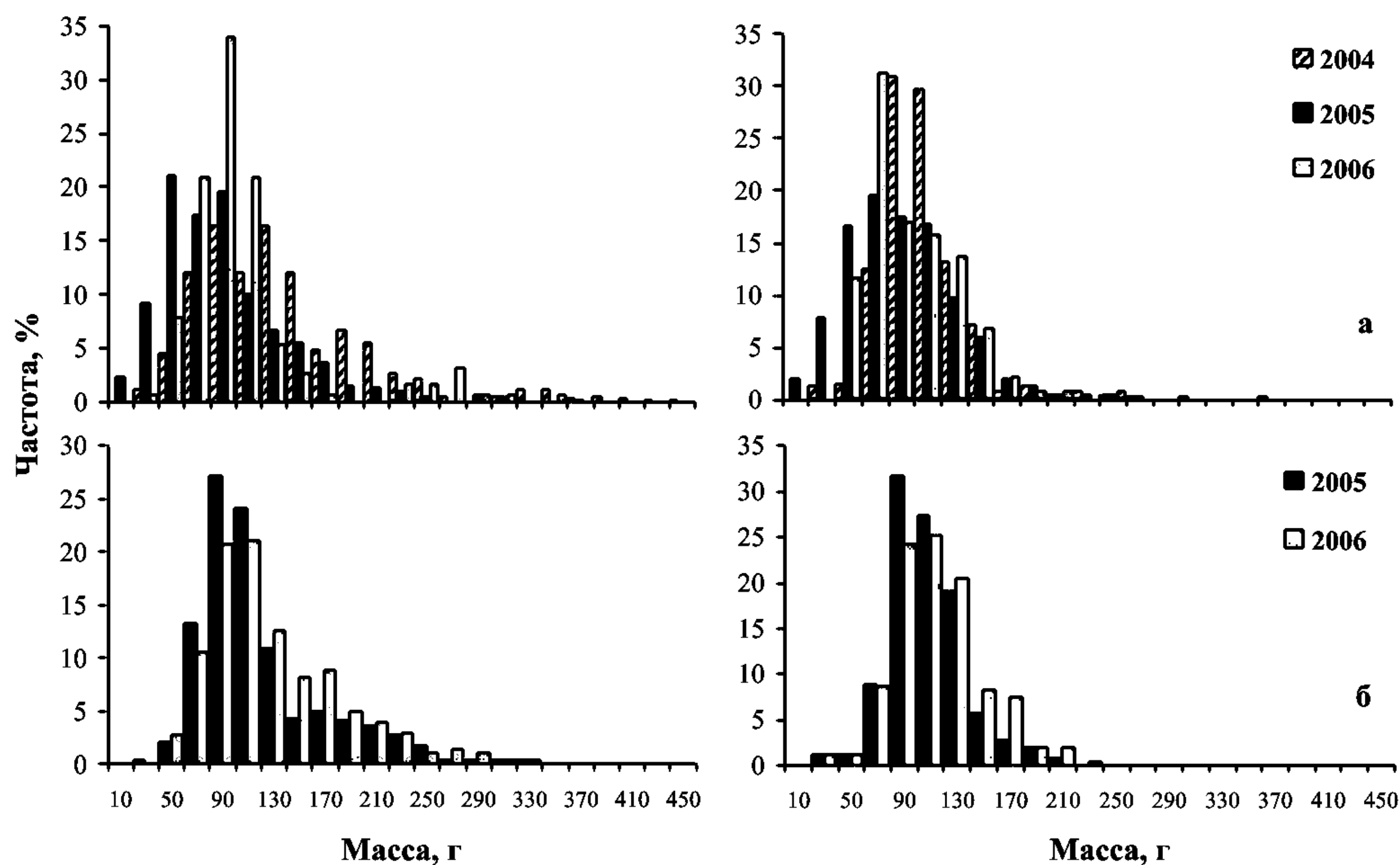


Рис. 45. Весовой состав японского мохнаторукого краба из ловушечных уловов в некоторых водоемах Приморья: а — р. Раздольная; б — оз. Карасье. *Левый столбец* — самцы, *правый* — самки

Fig. 45. Weight composition of Japanese mitten crab from some waterbodies of Primorye (by data of trap survey): а — Razdol'naya River; б — Karas'e Lake. *Left column* — males, *right column* — females

Таблица 13

Сезонная изменчивость размерно-массовых показателей японского мохнаторукого краба
в водах Приморья

Table 13

Seasonal variability of size-weight characters of Japanese mitten crab from waters of Primorye

Сезон	Район	Показатель	Пол	<i>lim</i>	$M \pm m$	δ	<i>n</i>
Осень	Р. Раздольная	CW, мм	Самцы	37–91	$62,5 \pm 0,2$	8,3	1363
			Самки	37–89	$62,1 \pm 0,2$	5,9	1447
			Оба пола	37–91	$62,3 \pm 0,1$	7,4	2810
		W, г	Самцы	25–455	$131,0 \pm 2,2$	66,4	938
			Самки	22–380	$108,4 \pm 1,1$	35,5	1018
			Оба пола	22–455	$119,4 \pm 1,2$	53,7	1956
	Р. Артемовка	CW, мм	Самцы	16–86	$56,8 \pm 0,2$	9,6	1736
			Самки	18–84	$55,7 \pm 0,2$	7,3	1901
			Оба пола	16–86	$56,2 \pm 0,1$	8,5	3637
		W, г	Самцы	7–269	$103,0 \pm 4,1$	42,7	109
			Самки	18–157	$90,0 \pm 2,3$	25,3	118
			Оба пола	7–269	$96,6 \pm 2,3$	34,9	227
Весна	Р. Раздольная	CW, мм	Самцы	29–88	$54,9 \pm 0,3$	8,8	847
			Самки	29–80	$55,3 \pm 0,4$	8,5	718
			Оба пола	29–88	$55,1 \pm 0,2$	8,6	1565
		W, г	Самцы	10–370	$86,6 \pm 1,9$	51,6	762
			Самки	10–270	$82,4 \pm 1,8$	42,4	574
			Оба пола	10–370	$84,8 \pm 1,3$	47,9	1336
	Оз. Карасье	CW, мм	Самцы	38–86	$64,4 \pm 0,3$	7,3	672
			Самки	38–83	$63,4 \pm 0,3$	6,6	541
			Оба пола	38–86	$63,9 \pm 0,2$	7,2	1213
		W, г	Самцы	30–330	$120,7 \pm 1,8$	44,6	587
			Самки	25–245	$117,5 \pm 1,8$	39,7	489
			Оба пола	25–330	$119,3 \pm 1,3$	42,5	1076
Лето	Р. Тесная	CW, мм	Самцы	56–81	$68,9 \pm 0,7$	5,8	57
			Самки	55–78	$64,4 \pm 0,5$	4,8	112
			Оба пола	55–81	$65,9 \pm 0,4$	5,6	169
		W, г	Самцы	77–282	$161,4 \pm 6,1$	44,9	54
			Самки	74–223	$115,0 \pm 2,7$	28,1	105
			Оба пола	74–282	$131,0 \pm 3,2$	41,0	159
	Р. Амба	CW, мм	Самцы	41–75	$55,1 \pm 0,5$	5,9	146
			Самки	42–79	$58,2 \pm 0,3$	5,2	341
			Оба пола	41–79	$57,3 \pm 0,3$	5,6	487
		W, г	Самцы	32–188	$83,0 \pm 3,0$	28,6	89
			Самки	36–217	$96,8 \pm 1,9$	27,2	207
			Оба пола	32–217	$92,7 \pm 1,6$	28,3	296
	Тавричанский лиман	CW, мм	Самцы	47–77	$57,8 \pm 0,5$	5,2	110
			Самки	46–72	$59,1 \pm 0,6$	5,1	82
			Оба пола	46–77	$58,4 \pm 0,4$	5,1	192
		W, г	Самцы	50–234	$94,8 \pm 2,8$	28,9	106
			Самки	47–193	$108,0 \pm 3,2$	28,3	80
			Оба пола	47–234	$101,0 \pm 2,1$	29,3	186

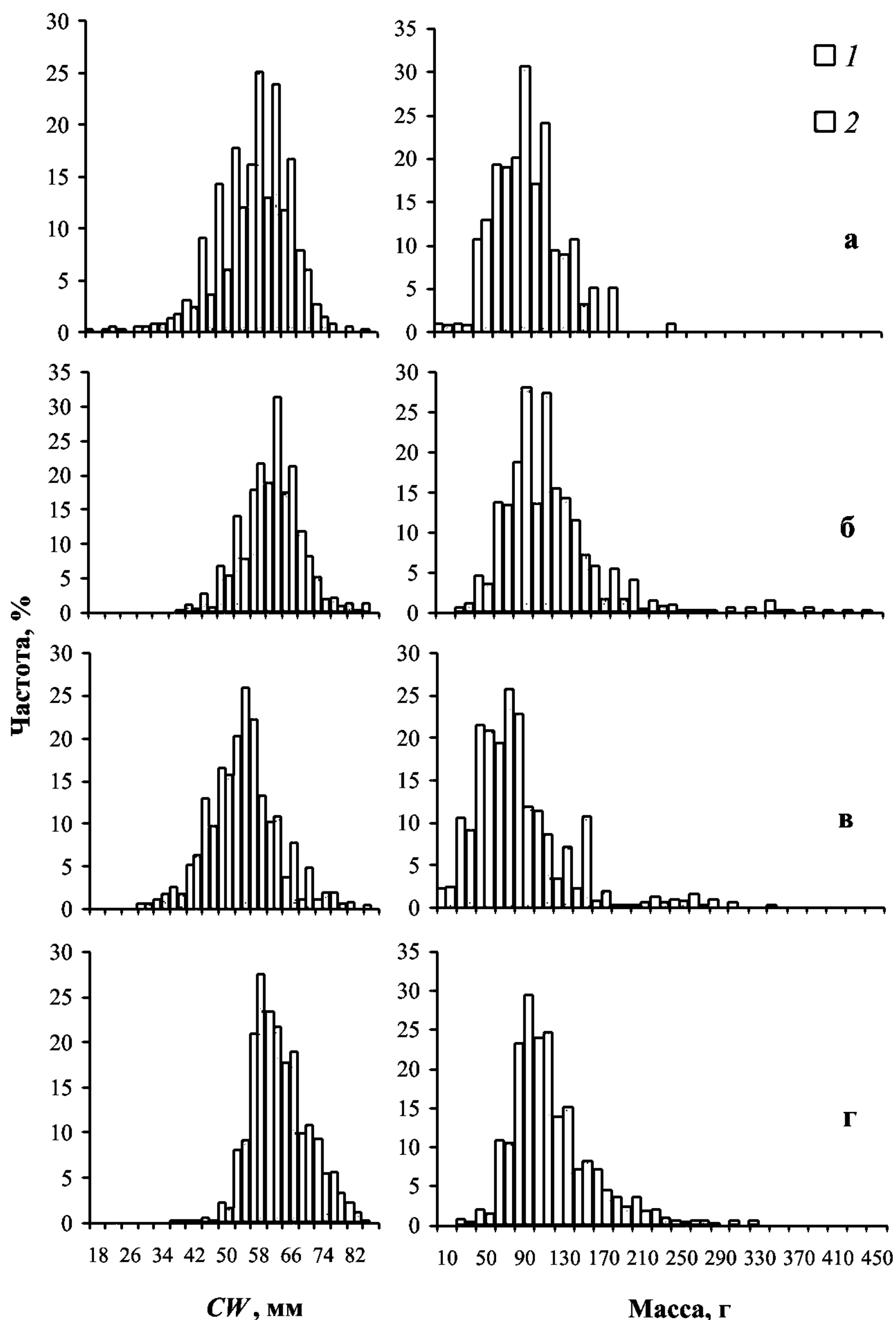


Рис. 46. Размерный (слева) и массовый (справа) составы японского мохнаторукого краба в разные сезоны в ряде водоемов Приморья: а — р. Артемовка, осень; б — р. Раздольная, осень; в — р. Раздольная, весна; г — оз. Карасье, весна. 1 — самцы, 2 — самки

Fig. 46. Size (left column) and weight (right column) compositions of Japanese mitten crab of some waterbodies of Primorye during different seasons: а — Artemovka River, autumn; б — Razdol'naya River, autumn; в — Razdol'naya River, spring; г — Karas'e Lake, spring. 1 — males, 2 — females

46). Следует отметить, что доля половозрелых крабов в осенний период была также выше (92 %), а весной она составляла 74 %. На наш взгляд, такие различия могут быть связаны с физиологическим состоянием крабов. Как будет показано далее, осенью состав уловов в основном формируют особи, у которых в конце лета — начале осени

проходила линька и активный линейный рост. После затвердения панциря крабы начинают активно питаться (во время линьки пищевая активность снижается (Семенькова и др., 2006б)), и соответственно происходит увеличение их массы. Как отмечал еще Г.Д. Дулькейт (1937), осенний краб — крупнее и упитаннее. Кроме этого, в осенний период в нижнее течение реки, возможно, перемещаются крупные крабы с ее верхних участков. Согласно литературным данным (Kobayashi, Matsuura, 1991), крабы, которые росли в верховьях реки, имеют более крупные размеры, чем особи, обитающие в низовьях.

Размерно-массовый состав японского мохнаторукого краба в обследованных нами водоемах в разные сезоны представлен в табл. 13. Сравнение биологических показателей в осенний период показало, что у крабов в низовьях р. Раздольной размерно-массовые показатели были достоверно выше, чем в низовьях р. Артемовка (табл. 13, рис. 46), что связано с разными условиями обитания краба.

В низовьях р. Раздольной доля половозрелых особей в уловах составила 92 %, а в низовьях рек Артемовка и Кневичанка — 88 %. Следует отметить, что сезонные перемещения краба накладывают заметный отпечаток на пространственно-временную динамику его размерного состава (см. рис. 23).

Летом в речной зоне, после того, как основная часть крабов переместилась в морскую зону, в ловушечных уловах встречаются большей частью мелко- и среднеразмерные крабы (рис. 47), при этом доля ювенильных крабов достигает — 70–80 %. Так, в протоке Семеновской (р. Раздольная) в июне в уловах встречались крабы с CW от 17 до 56 мм (в среднем 36 мм), при этом на долю половозрелых особей приходилось лишь 20 %. В протоке Соленой (р. Артемовка) в июле размеры крабов варьировали от 36 до 62 мм (в среднем 48,3 мм), а доля половозрелых крабов составила 15 %. В р. Седанка (Амурский залив) в августе были встречены особи с CW от 31,0 до 54,0 мм (в среднем 42,7 мм), на долю половозрелых крабов приходилось 30 %.

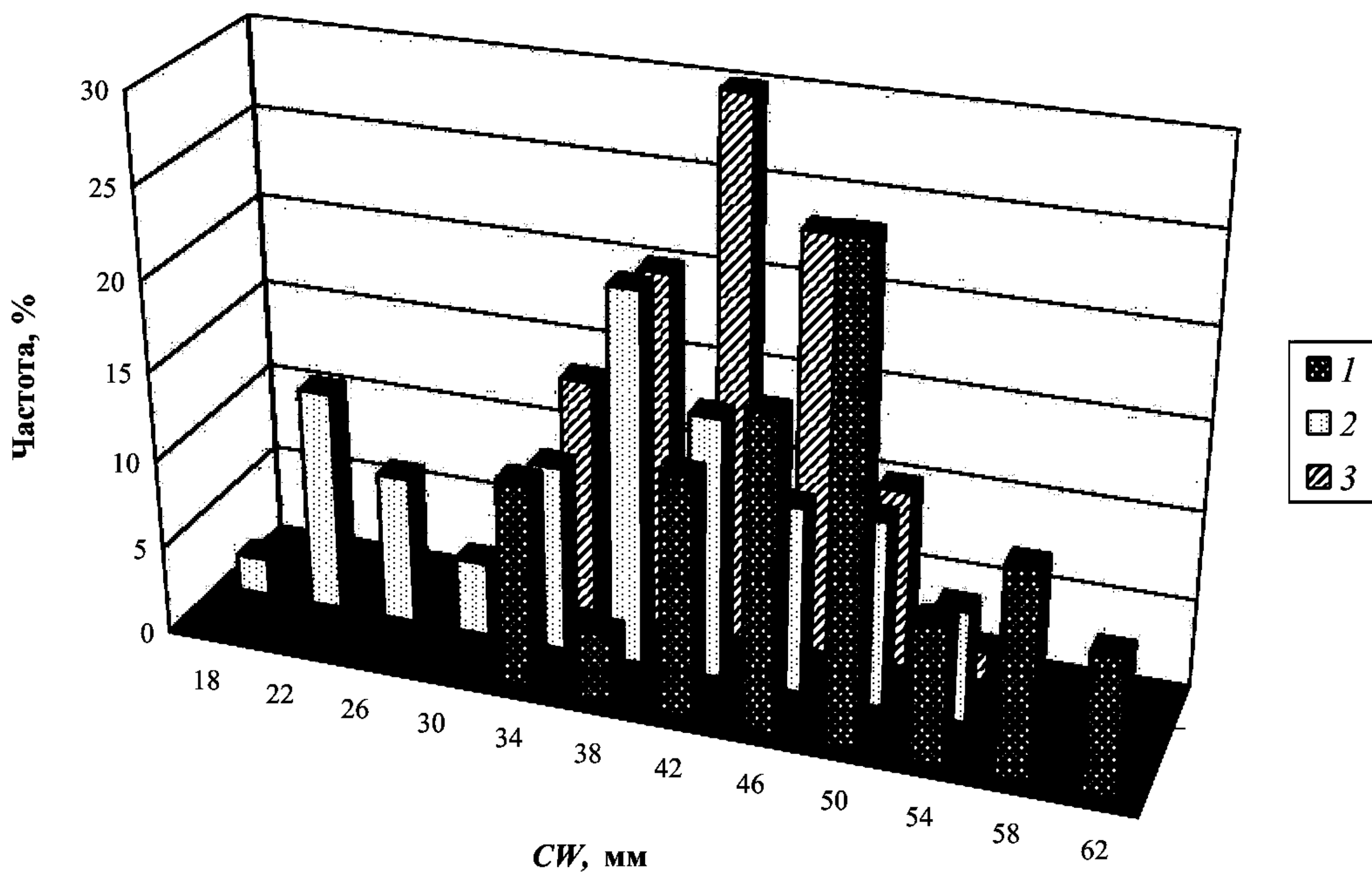


Рис. 47. Размерный состав японского мохнаторукого краба в реках в летний период: 1 — р. Артемовка (протока Соленая), $n = 26$; 2 — р. Раздольная (протока Семеновская), $n = 48$; 3 — р. Седанка, $n = 60$

Fig. 47. Size composition of Japanese mitten crab in rivers in summer: 1 — Artemovka River (Solenoaya Channel), $n = 26$; 2 — Razdol'naya River (Semenovskaya Channel), $n = 48$; 3 — Sedanka River, $n = 60$

Летом в морском побережье (Амурский залив) как самцы, так и самки представлены преимущественно среднеразмерными половозрелыми особями (рис. 48). Хотя максимальные размеры самцов, как обычно, превышали размеры самок, в среднем последние были несколько крупнее (табл. 13, рис. 49). Вероятно, это определяется комплексом факторов. Известно, что после нереста, по крайней мере, большая часть крабов погибает, причем самцы умирают раньше самок (Kobayashi, Matsuura, 1995a; Семенькова, 2005). Кроме того, часть крупных самцов пропускает нерест и остается в реке (Олифиренко и др., 2004), к тому же крупные самцы обладают повышенной миграционной активностью и в море уходят от берега дальше (Семенькова, 2005). Снижение средних размеров самок к концу лета (рис. 49), вероятно, также связано с их посленерестовой гибелью.

Осенью размеры крабов также различаются в зависимости от района и сроков отлова. В середине октября в р. Артемовка выше по течению размеры крабов были больше, чем в приустьевой зоне (рис. 50). При повторении работ на тех же станциях в конце октября выяснилось, что крупные крабы сместились в нижнее течение реки (рис. 51). Это связано с концентрацией крабов для зимовки в районах зимовальных ям (Семенькова, Шаповалов, 2006).

Следует отметить, что в эстуарных и прибрежных зонах, отличающихся повышенной гетерогенностью условий среды и мозаичностью их распределения (Сафьянов, 1987), слишком велик фактор случайности. Поэтому при исследовании биологии обитающих здесь видов, очевидно, следует предъявлять повышенные требования к объему и качеству первичных данных.

Межгодовая динамика. Межгодовые различия размерно-массового состава японского мохнаторукого краба в разных водоемах приведены в табл. 14 и на рис. 44, 45. Наши данные показывают, что в низовьях реки Артемовка в течение 2003–2004

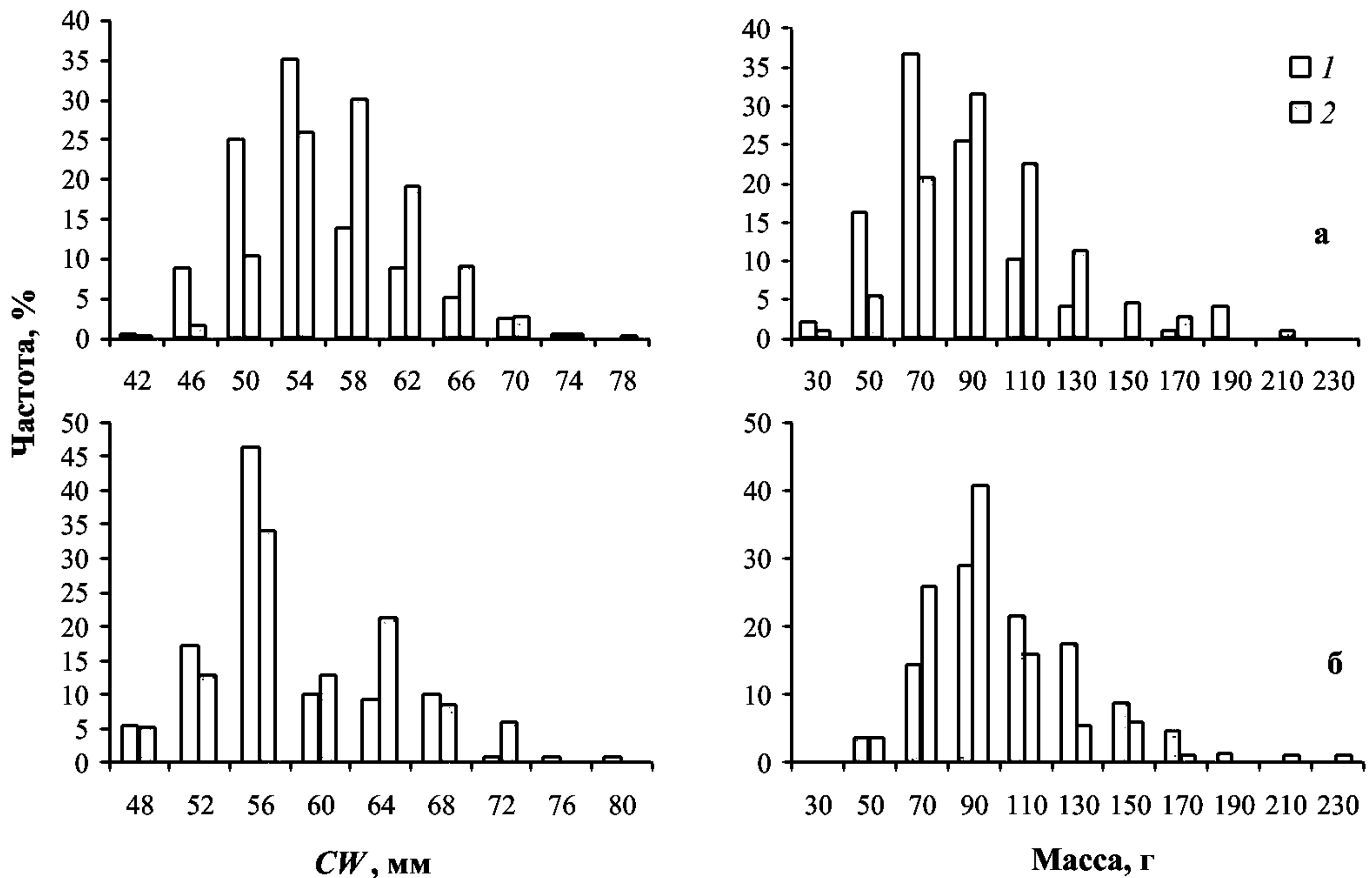


Рис. 48. Размерный (слева) и массовый (справа) составы японского мохнаторукого краба в прибрежных водах Амурского залива рядом с устьем р. Амба (а) и в Тавричанском лимане (б) летом 2004 г.: 1 — самцы, 2 — самки

Fig. 48. Size (left column) and weight (right column) compositions of Japanese mitten crab in coastal waters of Amurskii Bay near the mouth of Amba River (a) and in Tavrichanskii Liman (b) in summer, 2004: 1 — males, 2 — females

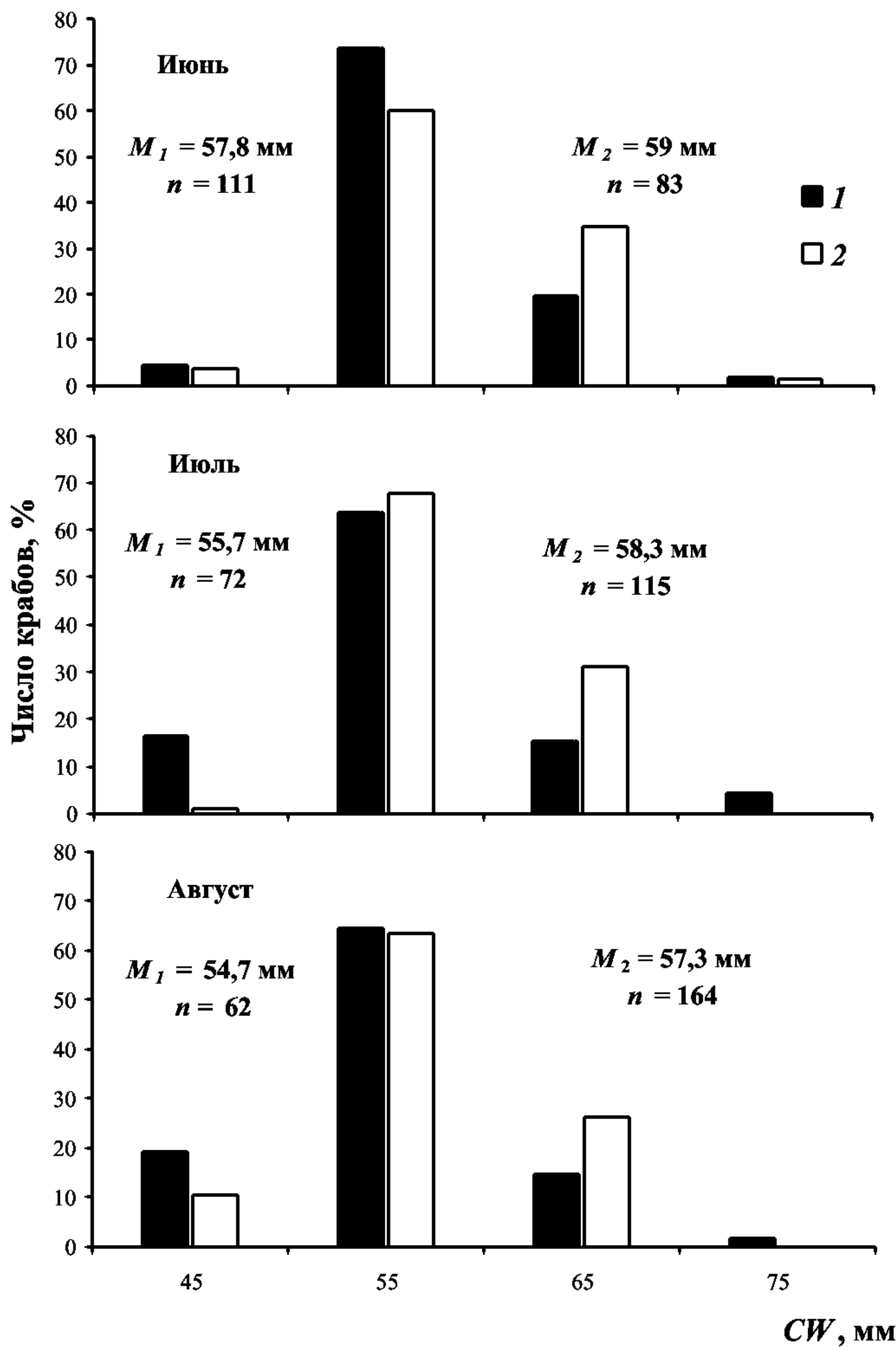


Рис. 49. Изменчивость размерного состава японского мохнаторукого краба летом в Амурском заливе: 1 — самки, 2 — самцы

Fig. 49. Variability of size composition of Japanese mitten crab in Amurskii Bay in summer: 1 — females, 2 — males

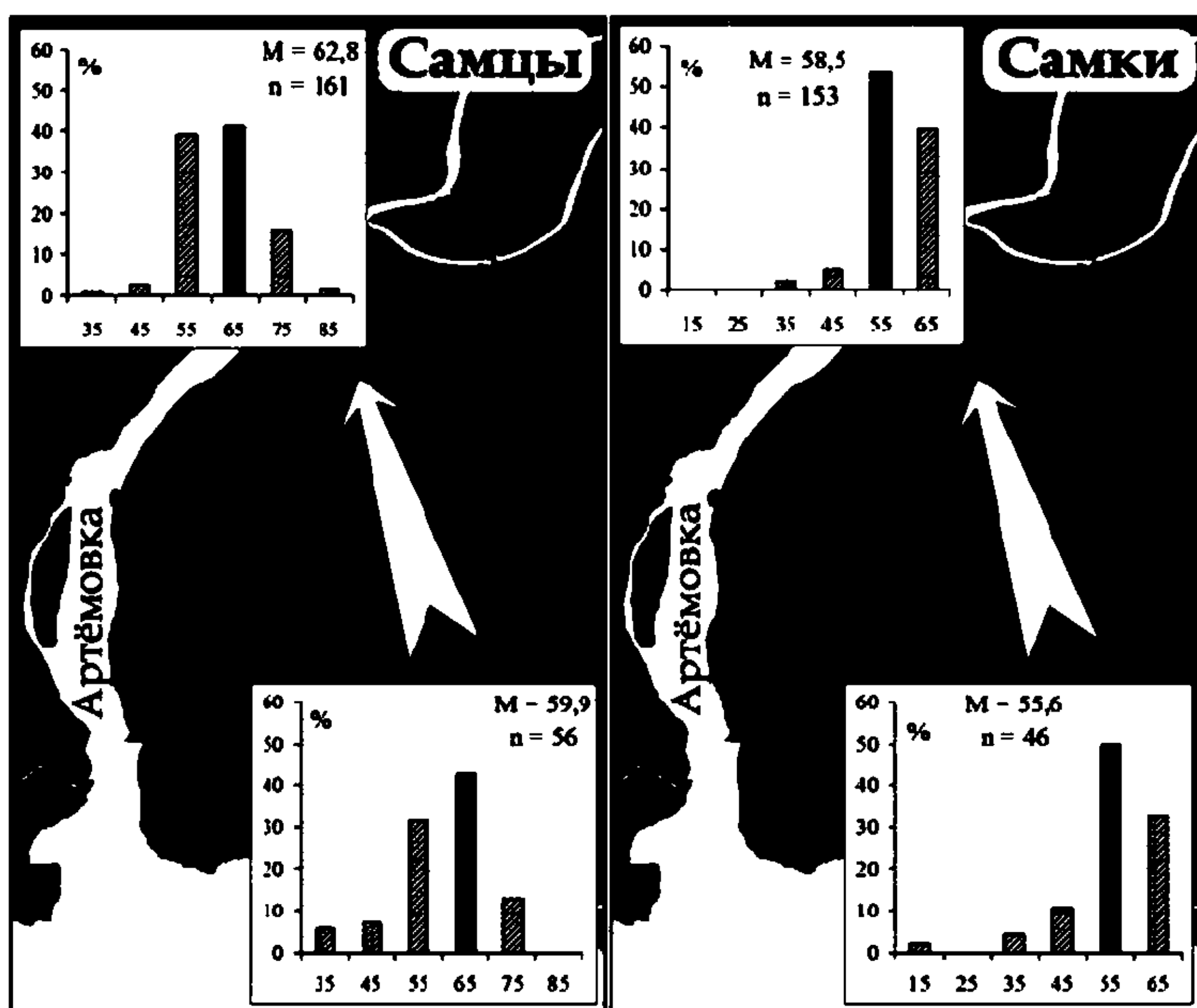


Рис. 50. Пространственная изменчивость размерного состава (мм) японского мохнаторукого краба в р. Артемовка (16–17.10.2004 г.). Стрелки — общее направление перемещений

Fig. 50. Spatial variability of size composition (mm) of Japanese mitten crab in Artemovka River (16–17.10.2004): at the left — males, at the right — females. Arrows — main direction of movements

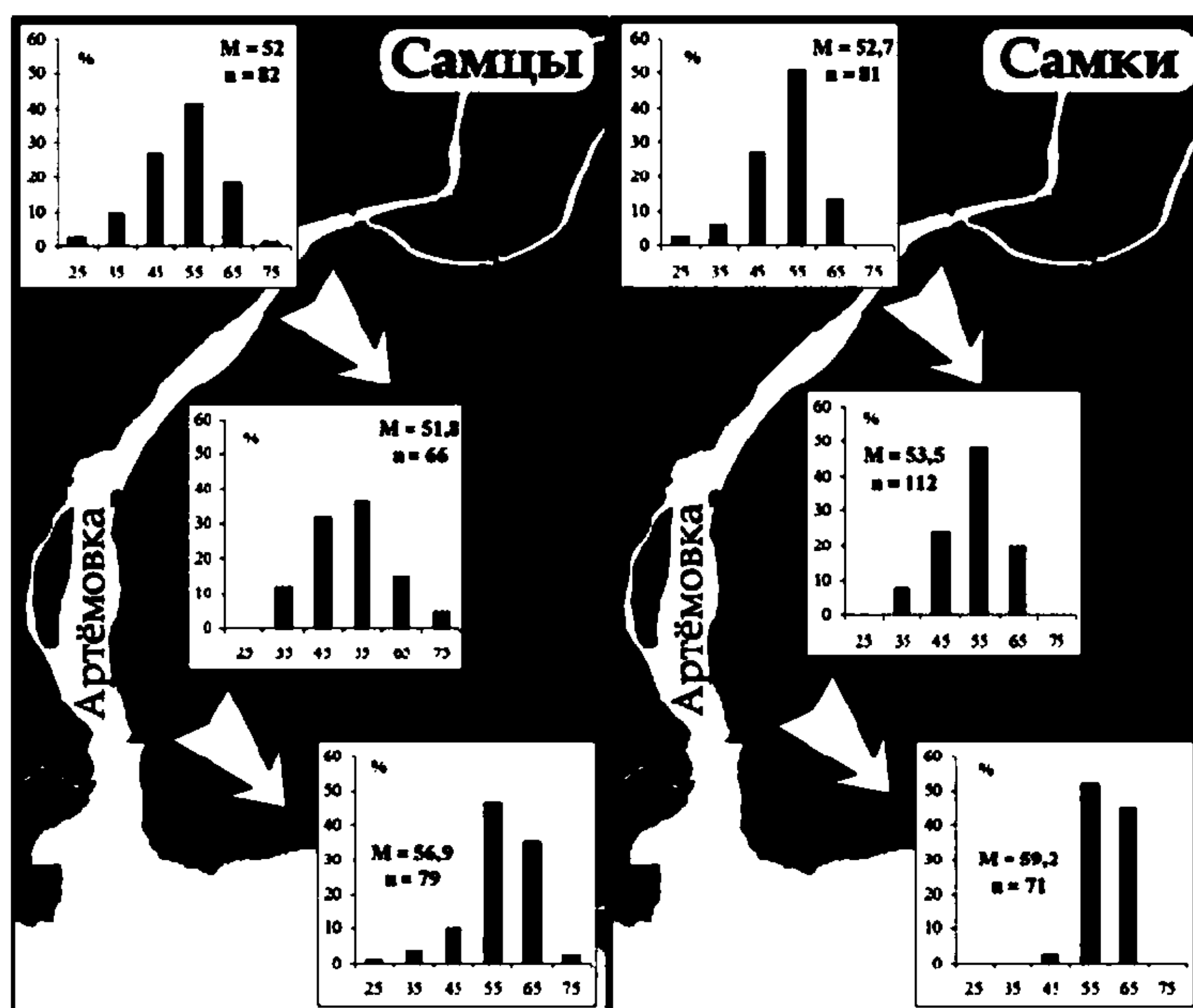


Рис. 51. Пространственная изменчивость размерного состава (мм) японского мохнаторукого краба в р. Артемовка (26.10.2004 г.). Стрелки — общее направление перемещений

Fig. 51. Spatial variability of size composition (mm) of Japanese mitten crab in Artemovka River (26.10.2004): at the left — males, at the right — females. Arrows — main direction of movements

гг. существенных изменений в размерной структуре уловов не произошло. При этом размерно-весовые показатели у самцов были достоверно выше (табл. 14, см. рис. 44, 45). Следует также добавить, что в эти годы в размерной структуре не выделялось урожайных поколений. В 2003 г. модальный класс составляли особи с CW 52–56 мм, тогда как в следующем году у самцов размерная структура приобрела бимодальный облик, а у самок мода приходилась на особей с CW 56–60 мм (рис. 44). В 2003 и 2004 гг. на долю половозрелых крабов приходилось соответственно 88 и 85 % (Семенькова, 2004а, б; Семенькова, Шаповалов, 2006).

В низовьях р. Раздольной в период с 2003 по 2006 г. средний размер крабов также существенно не изменялся. В 2004 г. в уловах особи имели достоверно большие средние и максимальные размерно-массовые показатели (табл. 14). В 2003 г. модальный класс составляли крабы с CW 60–64 мм, в следующем году среди самцов наиболее часто встречались особи с CW 64–68 мм, у самок модальный класс остался прежним (рис. 44, 45). В 2005–2006 гг. отмечалось смещение моды в сторону уменьшения размеров в связи с увеличением в сборах доли мелких крабов. Дальнейший рост этого поколения визуально проследить невозможно, поскольку размерные диапазоны сильно перекрываются (табл. 14, рис. 44, 45). Одновременно происходило постепенное снижение доли половозрелых крабов. Так, в 2003 г. их доля в уловах составила 92 %, в 2004 г. — 89, в 2005 г. — 84, а в 2006 г. — 83 %. Кроме этого, в 2003 г. средние размеры самцов и самок различались недостоверно, а в остальные годы средние размерно-весовые характеристики у самцов были выше (табл. 14).

В оз. Карасьем в 2005 и 2006 гг. максимальные значения ширины карапакса и массы находились в одних и тех же пределах. Судя по рис. 44, урожайного поколения здесь не наблюдалось, более того, в 2006 г. по сравнению с предыдущим годом видно незначительное увеличение средних размеров и соответственно массы крабов, а также смещение моды в сторону увеличения этих показателей (табл. 14, рис. 44, 45). Доля половозрелых крабов в 2005 г. составляла 96 %, а 2006 г. — 92 %. Следует отметить,

Межгодовая изменчивость размерно-массовых показателей японского мохнаторукого краба

Table 14

Interannual variability of size-weight characters of Japanese mitten crab

Район	Год	Показатель	Пол	<i>lim</i>	$M \pm m$	δ	<i>n</i>
Р. Артемовка	2003	CW, мм	Самцы	16–86	$56,5 \pm 0,4$	9,5	1214
			Самки	20–84	$55,4 \pm 0,2$	7,2	1365
			Оба пола	16–86	$56,0 \pm 0,2$	8,4	2579
	2004	CW, мм	Самцы	24–85	$57,0 \pm 0,4$	9,9	522
			Самки	18–72	$56,0 \pm 0,3$	7,7	536
			Оба пола	18–85	$56,7 \pm 0,3$	8,3	1058
		W, г	Самцы	7–269	$103,0 \pm 4,1$	42,7	109
			Самки	18–157	$90,0 \pm 2,3$	25,3	118
			Оба пола	7–269	$96,6 \pm 2,3$	34,9	227
Р. Раздольная	2003	CW, мм	Самцы	40–81	$61,4 \pm 0,4$	7,7	314
			Самки	41–71	$60,2 \pm 0,4$	5,7	240
			Оба пола	40–81	$60,9 \pm 0,3$	6,9	554
	2004	CW, мм	Самцы	37–91	$63,0 \pm 0,4$	9,1	651
			Самки	37–89	$61,7 \pm 0,3$	6,4	628
			Оба пола	37–91	$62,4 \pm 0,2$	7,9	1279
		W, г	Самцы	25–455	$138,8 \pm 2,8$	72,6	651
			Самки	22–380	$109,8 \pm 1,5$	38,4	628
			Оба пола	22–455	$124,7 \pm 1,7$	1,7	1279
	2005	CW, мм	Самцы	29–88	$56,9 \pm 0,3$	9,3	902
			Самки	29–76	$59,4 \pm 0,3$	8,4	954
			Оба пола	29–88	$58,2 \pm 0,2$	8,9	1856
		W, г	Самцы	10–370	$90,1 \pm 1,8$	49,6	788
			Самки	10–270	$91,0 \pm 1,5$	41,4	765
			Оба пола	10–370	$91,0 \pm 1,2$	45,7	1553
	2006	CW, мм	Самцы	41–89	$61,6 \pm 0,5$	9,9	344
			Самки	41–80	$60,3 \pm 0,4$	6,6	342
			Оба пола	41–89	$61,2 \pm 0,3$	8,3	686
W, г		Самцы	30–365	$123,9 \pm 3,9$	71,6	322	
		Самки	25–245	$104,5 \pm 2,1$	36,8	321	
		Оба пола	25–365	$114,2 \pm 2,3$	57,7	643	
Оз. Карасье	2005	CW, мм	Самцы	45–85	$62,3 \pm 0,4$	6,9	297
			Самки	38–80	$62,4 \pm 0,3$	5,1	257
			Оба пола	38–85	$62,4 \pm 0,3$	6,3	554
		W, г	Самцы	40–325	$120,4 \pm 2,8$	48,0	291
			Самки	26–209	$102,4 \pm 1,8$	27,9	251
			Оба пола	26–325	$115,2 \pm 1,7$	40,5	542
	2006	CW, мм	Самцы	46–86	$65,4 \pm 0,4$	7,9	346
			Самки	38–83	$65,1 \pm 0,3$	6,9	313
			Оба пола	38–86	$65,3 \pm 0,3$	7,5	659
		W, г	Самцы	42–330	$130,0 \pm 2,9$	50,6	289
			Самки	25–223	$115,9 \pm 2,1$	33,3	245
			Оба пола	25–330	$123,5 \pm 1,9$	49,0	534

что средние размеры самцов и самок различались недостоверно, хотя среднее значение массы у самцов было выше (табл. 14).

Таким образом, в межгодовой динамике размерно-массового состава японского мохнаторукого краба в разных водоемах в период наблюдений существенных изменений не отмечалось. В целом следует отметить, что отсутствие отчетливо выраженных урожайных поколений, недоступность ранней молодежи краба при ловле ловушками и недостаточная регулярность сбора материала затрудняют более детальную интерпретацию полученных данных.

Соотношение размеров и массы. При решении многих задач (продукционные расчеты, математическое моделирование популяции, при переходе от численности к биомассе, исследованиях массового роста и т.п.) требуется преобразование размерных характеристик в весовые и наоборот, для чего нужно знать связь между массой и размером тела. Такая же зависимость необходима и при расчетах биомассы в выборках или уловах при наличии только размерных характеристик, что связано с более трудоемким, а часто и практически невозможным определением массы тела крабов в полевых условиях (Дулупов, 1995). Поэтому установление зависимости между размером и массой тела имеет и важное практическое значение.

В настоящей работе рассчитаны коэффициенты a и b в уравнениях зависимости массы тела от ширины карапакса $W = aCW^b$ для японского мохнаторукого краба из рек Раздольная и Артемовка, а также из оз. Карасьего в осенний и весенний периоды. На рис. 52 представлены графики зависимости массы тела мохнаторукого краба от CW . Параметры этих уравнений приведены в табл. 15.

Судя по тому что коэффициенты b в степенных уравнениях равняются 3 или немного больше 3 (табл. 15), у особей японского мохнаторукого краба с увеличением размера скорость весового роста несколько снижается. Особенно значительное снижение уровня аллометрии заметно у самок после наступления половой зрелости, что, как правило, связано с существенными затратами энергии на генеративный рост. Так, в низовьях р. Артемовка у самок уменьшение уровня аллометрии отмечено при CW 50 мм. В низовьях р. Раздольной существенных различий в осенний и весенний

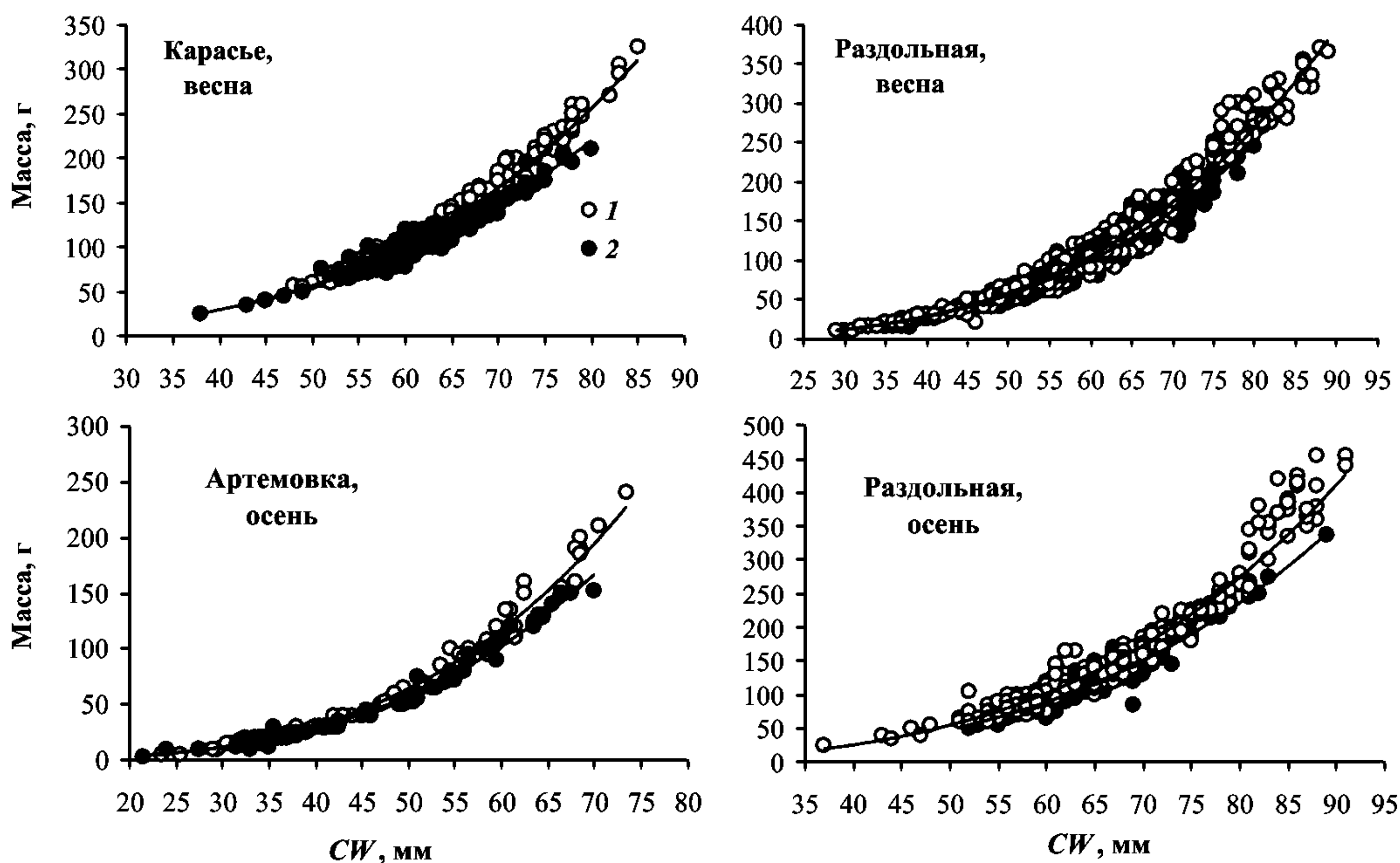


Рис. 52. Зависимость ширина карапакса (мм) — масса тела (г) у японского мохнаторукого краба весной и осенью: 1 — самцы, 2 — самки

Fig. 52. Relationship carapace width (mm) — body weight (g) of Japanese mitten crab in spring and autumn: 1 — males, 2 — females

Параметры уравнений зависимости массы (г) от CW (мм) у японского мохнаторукого краба
Table 15

Parametres of relationships CW (mm) – weight (g) of Japanese mitten crab

Уравнение	Сезон	Водоем	Пол	Коэффициент a	Коэффициент b	n
$W = aCW^b$	Осень	Р. Артемовка	Самцы	0,000126	3,3	108
			Самки	0,000771	3,0	117
		Р. Раздольная	Самцы	0,000104	3,4	940
			Самки	0,000522	3,0	1018
	Весна	Оз. Карасье	Самцы	0,000285	3,1	580
			Самки	0,001781	2,7	496
		Р. Раздольная	Самцы	0,000134	3,3	818
			Самки	0,000134	3,3	688

периоды не обнаружено, уменьшение уровня аллометрии наблюдается при CW 52 мм, а в оз. Карасьем при — 56 мм (рис. 53), что, скорее всего, связано с неодинаковыми условиями обитания в этих районах и, по-видимому, разной упитанностью особей. Кроме того, следует отметить, что размеры, при которых заметно снижение уровня аллометрии, в низовьях р. Артемовка и Раздольная совпадают с размерами, при которых самки достигают 50 %-ной половозрелости. Так, самки в р. Раздольной 50 %-ной половозрелости достигают при CW 51 мм, а в р. Артемовка — 49 мм (как показано ниже). Различия между самками и самцами можно также объяснить наличием у самцов более массивных клешней и, видимо, разной упитанностью. Например, различия массы особей одного размера у мокриц и идотей вызваны разной упитанностью рачков, так как они прослеживаются и для самок, и для самцов (Дулупов, 1995).

Половой состав

Одним из важных биологических показателей, характеризующих состояние популяции, является соотношение самцов и самок. В период наших наблюдений в различных районах Приморья соотношение полов у японского мохнаторукого краба

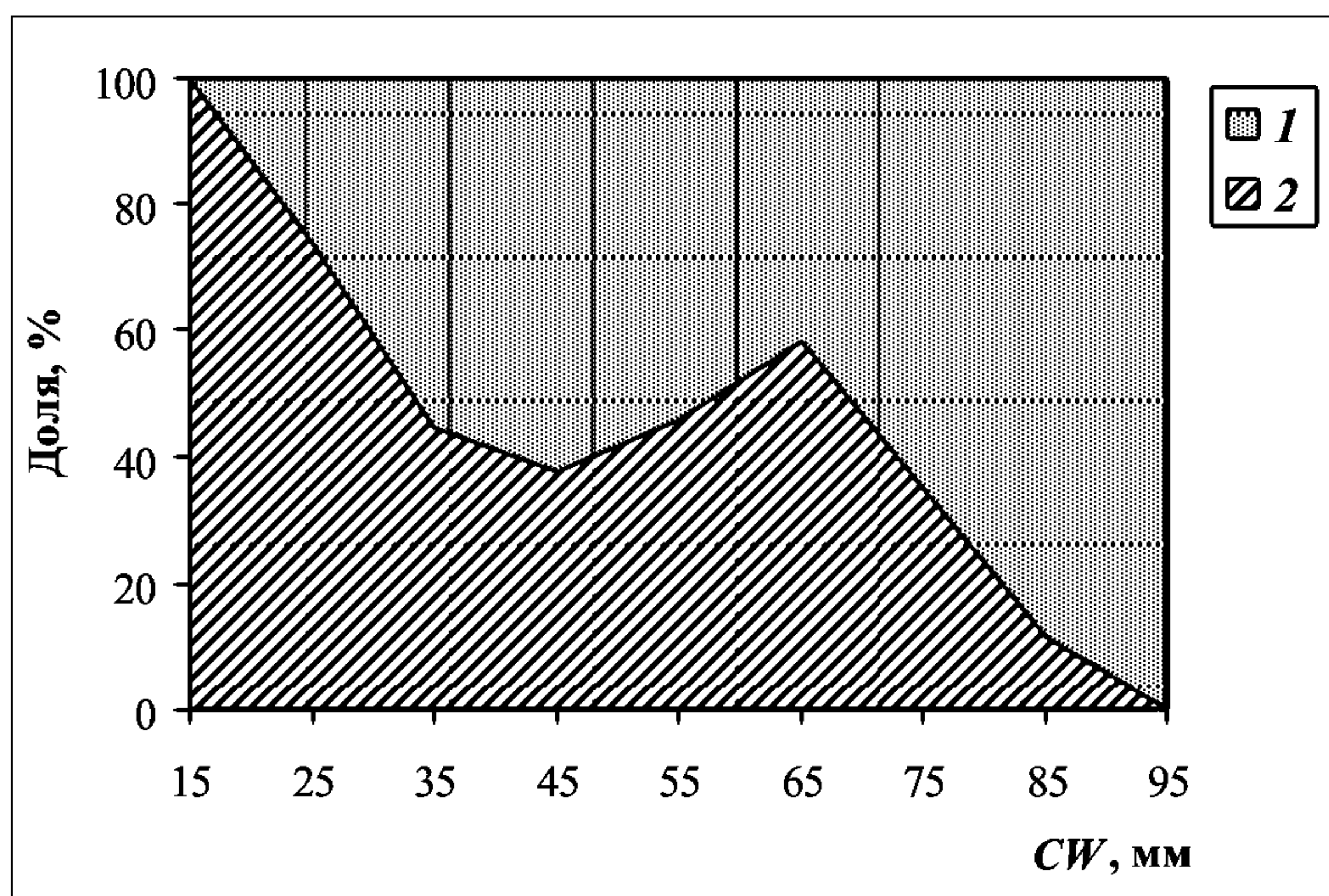


Рис. 53. Размерно-половой состав японского мохнаторукого краба (р. Раздольная, $n = 4182$): 1 — самцы, 2 — самки

Fig. 53. Size-sex composition of Japanese mitten crab (Razdol'naya River, $n = 4182$): 1 — males, 2 — females

среди половозрелых особей составляло 1 : 1, единственное исключение отмечалось в зал. Посъета, где преобладали самцы (табл. 16).

Таблица 16

Соотношение полов у японского мохнаторукого краба в разных районах Приморья

Table 16

Sex ratio of Japanese mitten crab in different regions of Primorye

Район	Функциональная группа	Соотношение полов		n		Доля ♀, %	t_{ϕ}	t_{st}
		♂	♀	♂	♀			
Амурский залив	Вся выборка	1,0	1,0	2210	2165	49	0,7	1,96
	Половозрелые особи	1,0	1,0	1930	1924	50	0,1	1,96
	Ювенильные особи	1,2	1,0	280	241	46	2,0	1,96
Уссурийский залив	Вся выборка	1,0	1,1	1736	1901	52	2,5	1,96
	Половозрелые особи	1,0	1,0	1581	1605	50	0,4	1,96
	Ювенильные особи	1,0	1,9	155	296	66	5,9	1,96
Зал. Посъета	Вся выборка	1,3	1,0	781	601	44	5,0	1,96
	Половозрелые особи	1,3	1,0	729	571	44	4,7	1,96
	Ювенильные особи	1,7	1,0	52	30	36	2,8	1,98
Зал. Владимира	Вся выборка	1,0	1,0	135	139	51	0,3	1,96
	Половозрелые особи	1,0	1,1	103	110	52	0,6	1,96
	Ювенильные особи	1,1	1,0	32	29	48	0,3	2,0

Примечание. Здесь и далее t_{ϕ} — фактическое значение критерия Стьюдента, t_{st} — критическое значение критерия при $p = 0,05$.

Среди неполовозрелых особей в Амурском заливе и зал. Посъета преобладали самцы, в Уссурийском заливе — самки, в северном Приморье соотношение полов среди ювенильных крабов было равным. Этот факт, на наш взгляд, указывает на то, что в северных частях Амурского и Уссурийского заливов в целом наблюдается стабильное (нормальное функциональное) состояние популяции. Преобладание самцов в зал. Посъета, по-видимому, свидетельствует о неблагоприятных условиях воспроизводства и, следовательно, об ухудшении состояния популяции, при котором, как известно, значительно возрастает доля самцов (Геодакян, 1965; Коновалов, 1980).

По обобщенным данным в р. Раздольной соотношение полов у японского мохнаторукого краба равное, однако среди мелких ($CW < 45$ мм) особей преобладают самки, среди особей средних размеров (45–70 мм) — соотношение полов близко к равному, тогда как среди крабов крупных размеров ($CW > 70$ мм) характерно преобладание самцов (рис. 53). В различных районах бассейна зал. Петра Великого (судя по наиболее представительным данным) отмечалась аналогичная картина: соотношение полов среди среднеразмерных крабов было почти равным, а среди крупных особей наиболее часто встречались самцы. Как будет показано ниже, это связано с большей продолжительностью их жизни и более высоким темпом их роста.

Во всех водоемах по данным четырехлетнего периода исследований (с 2003 по 2006 г.) в большинстве случаев при наличии представительных материалов соотношение полов было близко к 1 : 1 (табл. 17, см. рис. 43). Среди половозрелых крабов в некоторые годы соотношение самцов и самок также было равным, но чаще наблюдалось преобладание одного из полов (табл. 17). Аналогичная картина отмечена у других ракообразных. Например, у рака отшельника *Dardanus deformis* в целом соотношение полов составляет 1 : 1, однако значительные отличия проявляются ежемесячно, когда увеличивается доля самок. Высказывались предположения, что изменения в половом составе связаны с продолжительностью жизни, временем созревания, миграциями и смертностью (Litulo, 2005).

Таблица 17

Межгодовая изменчивость соотношения полов японского мохнаторукого краба

Table 17

Interannual variability of sex ratio of Japanese mitten crab

Район	Год	Функциональная группа	Соотношение полов		n		Доля ♀, %	t_{ϕ}	t_{st}
			♂	♀	♂	♀			
Р. Артемовка	2003	Вся выборка	1,0	1,1	1214	1365	53	3,0	1,96
		Половозрелые особи	1,0	1,1	1090	1198	52	2,0	1,96
		Ювенильные особи	1,0	1,3	124	167	57	2,3	1,96
	2004	Вся выборка	1,0	1,0	522	536	50	1,0	1,96
		Половозрелые особи	1,2	1,0	491	407	45	5,0	1,96
		Ювенильные особи	1,0	4,2	31	129	81	6,2	1,96
Р. Раздольная	2003	Вся выборка	1,3	1,0	314	240	43	3,5	1,96
		Половозрелые особи	1,3	1,0	301	229	43	3,5	1,96
		Ювенильные особи	1,2	1,0	13	11	48	0,2	2,07
	2004	Вся выборка	1,0	1,0	651	628	49	1,0	1,96
		Половозрелые особи	1,0	1,0	587	615	51	1,0	1,96
		Ювенильные особи	4,9	1,0	64	13	17	11,0	1,98
	2005	Вся выборка	1,0	1,0	902	954	51	1,0	1,96
		Половозрелые особи	1,0	1,2	719	808	53	3,0	1,96
		Ювенильные особи	1,2	1,0	183	147	45	1,6	1,96
	2006	Вся выборка	1,0	1,0	344	342	50	0,5	1,96
		Половозрелые особи	1,2	1,0	324	272	46	2,0	1,96
		Ювенильные особи	1,0	3,5	20	70	80	4,3	2,0
Оз. Карасье	2005	Вся выборка	1,1	1,0	297	257	47	1,5	1,96
		Половозрелые особи	1,2	1,0	287	238	45	2,5	1,96
		Ювенильные особи	1,0	1,9	10	19	66	1,6	2,05
	2006	Вся выборка	1,1	1,0	346	313	48	1,0	1,96
		Половозрелые особи	1,1	1,0	314	297	49	0,5	1,96
		Ювенильные особи	2,0	1,0	32	16	33	2,8	2,0

Известно, что при отсутствии заботы о потомстве соотношение полов среди подрастающего поколения определяется внешними условиями, при этом наблюдается тенденция сокращения общей биомассы самцов (Яблоков, 1987). Однако в наших исследованиях у ювенильных особей мохнаторукого краба соотношение самцов и самок было близко к равному по осредненным данным только в отдельных случаях (см. табл. 16). Вместе с тем, как видно из данных табл. 17, особи какого-либо пола бывают значительно многочисленнее, и эти различия статистически достоверны. Однако полученные нами соотношения среди неполовозрелых особей могут быть связаны и с малым количеством особей в выборках.

В табл. 18 приведены характеристики размерно-половой структуры в вышеуказанных районах в разные годы. Так, в 2003 г. в низовьях р. Артемовка среди особей мелких размеров несколько преобладали самки, а в следующем году — самцы. В 2003 и 2004 гг. среди крабов средних размеров незначительно доминировали самки, среди крупных особей — самцы (табл. 18).

В низовьях р. Раздольной с 2003 по 2006 г. среди мелких крабов наиболее часто встречались самцы, тогда как среди среднеразмерных особей соотношение полов было близко 1 : 1 или с незначительным преобладанием самцов, а среди крупных крабов однозначно многочисленными были самцы. В оз. Карасье в 2005 и 2006 гг. среди мелких и средних крабов несколько преобладали самцы, а среди крупных особей —

Таблица 18
Межгодовая изменчивость соотношения полов японского мохнаторукого краба
в разных размерных группах

Table 18

Interannual variability of sex ratio of Japanese mitten crab's different size groups

Район	Год	< 45 мм		n		45–70 мм		n		> 70 мм		n	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Р. Артемовка	2003	1,0	1,3	78	99	1,0	1,2	1053	1254	10,0	1,0	89	6
	2004	1,3	1,0	57	45	1,0	1,2	422	492	20,0	1,0	40	2
Р. Раздольная	2003	2,3	1,0	7	3	1,1	1,0	270	235	12,0	1,0	36	3
	2004	1,8	1,0	9	5	1,0	1,1	533	577	2,5	1,0	111	44
	2005	1,2	1,0	74	63	1,0	1,1	756	841	1,4	1,0	71	51
	2006	1,0	1,2	6	7	1,2	1,0	344	295	2,1	1,0	23	11
Оз. Карасье	2005	1,2	1,0	67	58	1,5	1,0	251	167	1,0	2,7	3	8
	2006	9,0	1,0	6	2	1,1	1,0	328	287	1,0	1,1	17	19

самки, однако полученное соотношение, скорее всего, связано с малым количеством особей в выборке (табл. 18).

Анализ соотношения полов японского мохнаторукого краба в сезонном аспекте показал, что осенью в низовьях рек Раздольной и Артемовка оно было равным или близким к нему как в целом, так и среди половозрелых крабов, тогда как среди ювенильных особей наблюдалось заметное преобладание (в 1,9–2,1 раза) одного из полов (табл. 19). Кроме того, осенью (по репрезентативным материалам) соотношение полов среди мелких крабов было равным. Однако среди средних особей несколько доминировали самки, а среди крупных — самцы в вышеуказанных районах (табл. 20).

В весенний период на половой состав японского мохнаторукого краба в первую очередь оказывают влияние нерестовые миграции к морю и, как следствие, сроки и место проведения работ (см. рис. 23). В целом в апреле-мае, среди крабов, совершаю-

Таблица 19
Сезонные изменения соотношения полов у японского мохнаторукого краба

Table 19

Seasonal changes of sex ratio of Japanese mitten crab

Сезон	Район	Функциональная группа	Соотношение полов		n		Доля ♀, %	t_{ϕ}	t_{st}
			♂	♀	♂	♀			
Осень	Р. Раздольная	Вся выборка	1,0	1,1	1363	1447	52	2,1	1,96
		Половозрелые особи	1,0	1,1	1251	1393	53	3,0	1,96
		Ювенильные особи	2,1	1,0	112	54	33	5,6	1,96
	Р. Артемовка	Вся выборка	1,0	1,1	1736	1901	52	2,5	1,96
		Половозрелые особи	1,0	1,0	1581	1605	50	0,4	1,96
		Ювенильные особи	1,0	1,9	155	296	66	5,9	1,96
Весна	Р. Раздольная	Вся выборка	1,2	1,0	847	718	46	4,0	1,96
		Половозрелые особи	1,3	1,0	679	531	44	6,0	1,96
		Ювенильные особи	1,0	1,1	168	187	53	1,0	1,96
	Оз. Карасье	Вся выборка	1,1	1,0	643	570	47	3,0	1,96
		Половозрелые особи	1,1	1,0	601	535	47	3,0	1,96
		Ювенильные особи	1,2	1,0	42	35	35	3,0	1,98
Лето	Северо-западная часть Амурского залива	Половозрелые особи	1,0	1,6	256	423	62	6,0	1,96

Таблица 20

Сезонная изменчивость соотношения полов японского мохнаторукого краба в разных размерных группах

Table 20

Seasonal changes of sex ratio of Japanese mitten crab's different size groups

Сезон	Район	< 45 мм		n		45–70 мм		n		> 70 мм		n	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Осень	Р. Артемовка	1,0	1,1	135	144	1,0	1,2	1475	1746	16,0	1,0	129	8
	Р. Раздольная	1,3	1,0	18	14	1,0	1,2	1140	1356	2,6	1,0	205	77
Весна	Р. Раздольная	1,2	1,0	80	65	1,3	1,0	762	591	1,2	1,0	36	31
	Оз. Карасье	1,2	1,0	73	60	1,3	1,0	579	454	1,0	1,4	20	27
Лето	Северо-западная часть Амурского залива	1,0	1,0	1	1	1,0	1,7	249	417	1,2	1,0	6	5

щих нерестовые миграции, преобладали самцы (см. табл. 19, рис. 25). Аналогичные результаты были получены японскими исследователями, которые отмечали, что у крабов, которые мигрировали вниз по течению к морю, соотношение полов склонялось в сторону самцов (Kobayashi, Matsuura, 2003).

В летний период в северо-западной части Амурского залива в уловах в целом преобладали самки (табл. 19). Тем не менее в июне (середина сезона размножения мохнаторукого краба) среди крабов, пойманных в море, наиболее часто встречались самцы. Так, в Тавричанском лимане (рис. 54, а) самцов было в 1,3 раза больше. Как

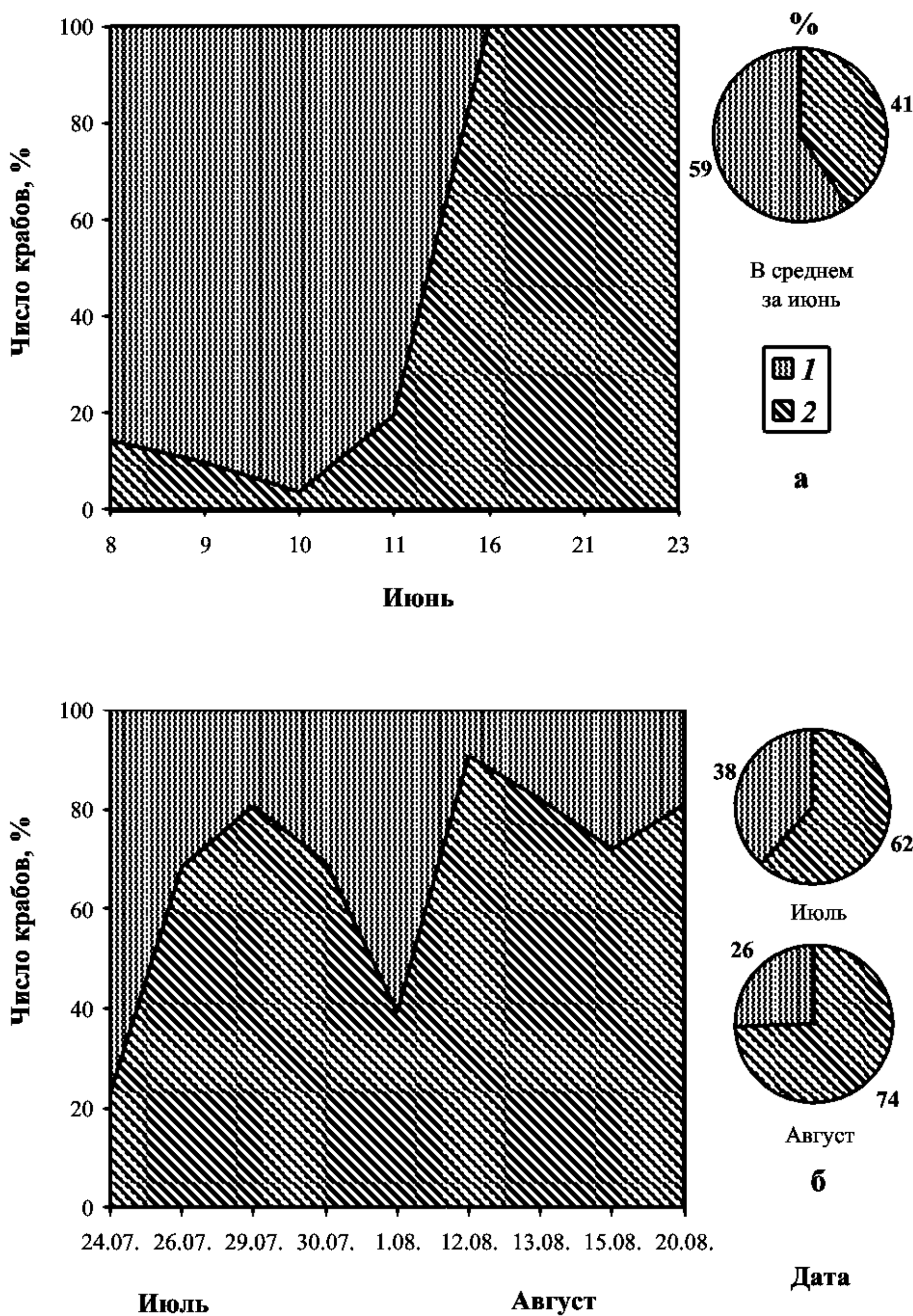


Рис. 54. Соотношение полов у японского мохнаторукого краба в прибрежье в летний период: а — Тавричанский лиман, июнь ($n = 185$); б — приустьевая зона р. Амба, июль-август ($n = 477$). 1 — самцы, 2 — самки

Fig. 54. Sex ratio of Japanese mitten crab at the coastal waters in summer: а — Tavrishanskii Liman, June ($n = 185$); б — coastal zone near the mouth of Amba River, July-August ($n = 477$). 1 — males, 2 — females

уже было сказано выше, самцы первыми приходят в район нерестилищ в прибрежье, где широко распространяются в поисках готовых к размножению самок и пищи. Такая динамика полового состава в течение нерестового хода свойственна многим животным, в частности рыбам (например, тихоокеанским лососям (Коновалов, 1980)). О доминировании самцов японского мохнаторукого краба в море сообщали и японские авторы (Kobayashi, Matsuura, 1994a, 1995a).

В середине-конце лета (в июле-августе) в устьевой зоне р. Амба, напротив, значительно преобладали самки (3 : 1) (рис. 54, б). Высокая доля самок в уловах отмечалась также и в устьевой зоне р. Пойма, а также в протоке, соединяющей оз. Известняк с морем (Олифиренко и др., 2004). Похожие наблюдения были получены в устьевой зоне р. Сайго (Япония), где в конце сезона размножения самцов становилось меньше, а самок больше (Kobayashi, Matsuura, 2003). Выше, в разделе «Половой диморфизм», уже было отмечено, что самцы обладают большей миграционной активностью и более широким распространением в море, а также они раньше гибнут после нереста. Этими факторами, по-видимому, и определяется более низкая доля самцов в устьях рек по сравнению с морским побережьем.

В осенний период на соотношение полов влияет перераспределение краба в связи с нагулом и зимовкой. Как было показано более подробно в главе 4, в начале-середине осени крабы широко распространены в среднем и нижнем течении рек, а также в мелководных протоках, речках и озерах. В конце осени — начале зимы они перемещаются из мелководных водоемов (которые в зимний период промерзают до дна) в основное русло реки и крупные притоки, где концентрируются в глубинных участках. В р. Раздольной в сентябре 2001 г. снизу вверх в основном русле увеличивалась доля самок (рис. 55). В р. Артемовка (2003 г.) в сентябре и ноябре соотношение полов было примерно равным, при небольшом преобладании самок (рис. 56).



Рис. 55. Пространственное изменение соотношения полов у японского мохнаторукого краба в р. Раздольной (сентябрь 2001 г.)

Fig. 55. Spatial dynamics of sex ratio of Japanese mitten crab in Razdol'naya River (September 2001)

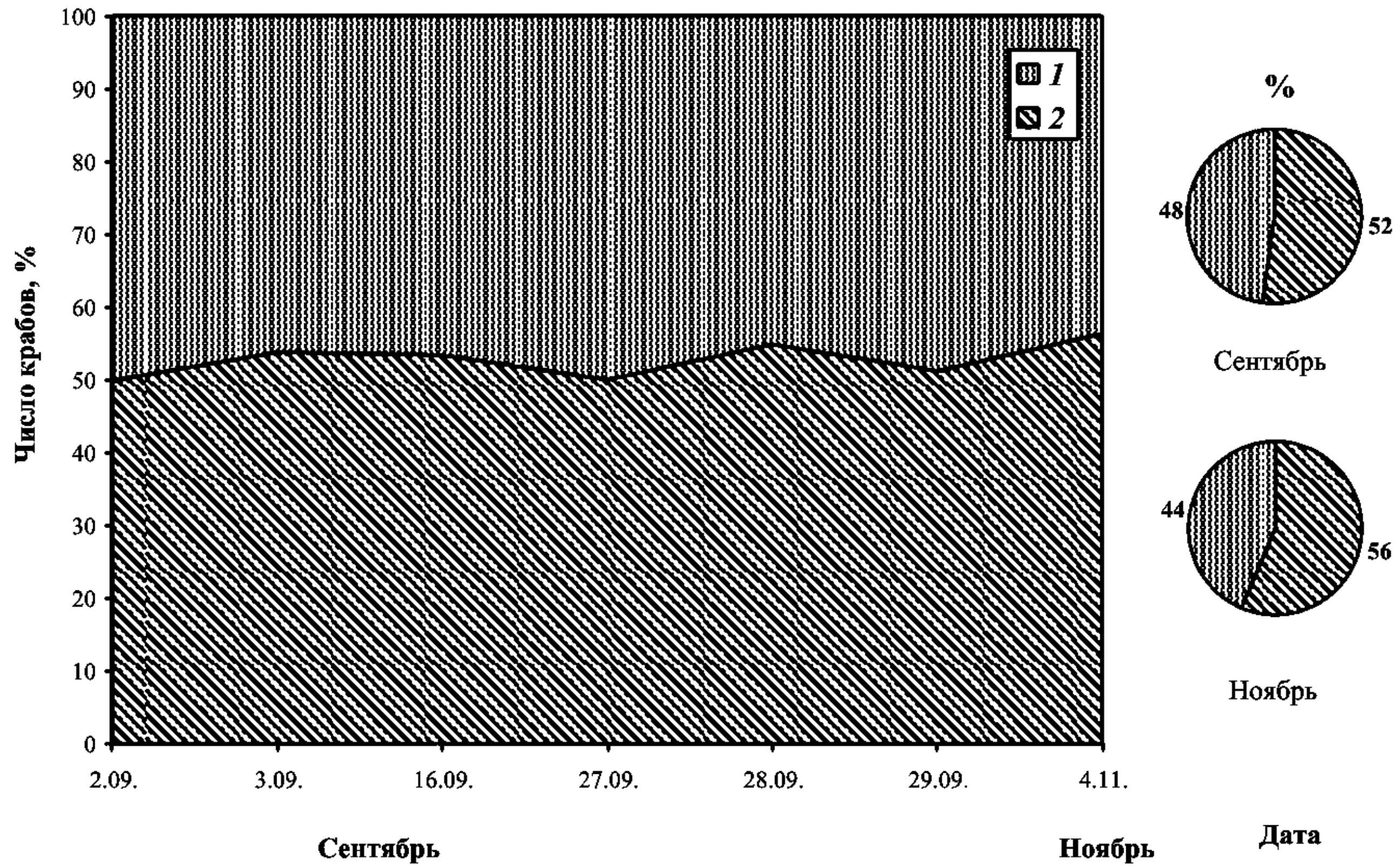


Рис. 56. Соотношение полов у японского мохнаторукого краба в р. Артемовка в осенний период (сентябрь ($n = 2064$) и ноябрь ($n = 515$)): 1 — самцы, 2 — самки

Fig. 56. Sex ratio of Japanese mitten crab of Artemovka River in autumn (September ($n = 2064$) and November ($n = 515$)): 1 — males, 2 — females

Таким образом, общее соотношение полов у японского мохнаторукого краба близко к равному, однако половой состав подвержен заметной пространственно-временной изменчивости в период нерестовых, нагульных и зимовальных миграций.

ГЛАВА 6. ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ И ЛИНЬКА

Размер наступления половой зрелости

Изучение закономерностей роста и полового созревания у гидробионтов имеет большое теоретическое и практическое значение (темп индивидуального развития, соотношение развития и роста, динамика численности и многие другие вопросы) (Кошелев, 1971). Хорошо также известно, что для рационального использования запасов крабов важно знание размеров полового созревания самцов и самок (Слизкин, Сафронов, 2000; Михайлов и др., 2003).

По нашим данным самые мелкие зрелые самки (CW 40–42 мм)* и самцы (41–43 мм) японского мохнаторукого краба отмечены в реках Раздольная, Амба, Артемовка и Тумановка. В реках Японии этот вид созревает при несколько меньших размерах — 36 мм (р. Каминокава) (Kobayashi, Matsuura, 1991). Максимальные размеры у незрелых самок в разных водоемах варьировали от 52 до 73 мм, у самцов — от 54 до 81 мм. Самые крупные неполовозрелые самцы (81 мм) и самки (73 мм) отмечены в оз. Карасьем (табл. 21).

Таблица 21

Размеры зрелых и ювенильных крабов в разных водоемах Приморья

Table 21

Size range of adults and juveniles of Japanese mitten crab in waters of Primorye

Водоем	Ширина карапакса, мм							
	Самки				Самцы			
	Зрелые	<i>n</i>	Ювенильные	<i>n</i>	Зрелые	<i>n</i>	Ювенильные	<i>n</i>
Р. Раздольная	$\frac{61,7 \pm 0,1}{42-89}$	1841	$\frac{49,2 \pm 0,5}{29-66}$	269	$\frac{61,6 \pm 0,2}{43-91}$	1944	$\frac{47,0 \pm 0,4}{29-67}$	300
Р. Амба	$\frac{58,2 \pm 0,3}{42-79}$	341	*	*	$\frac{55,1 \pm 0,5}{41-75}$	146	*	*
Р. Артемовка	$\frac{57,8 \pm 0,2}{41-84}$	1606	$\frac{43,8 \pm 0,4}{18-59}$	297	$\frac{58,6 \pm 0,2}{42-86}$	1878	$\frac{39,8 \pm 0,6}{16-54}$	156
Р. Петровка	$\frac{59,1 \pm 0,5}{52-69}$	49	$\frac{50,2 \pm 1,3}{48-56}$	6	$\frac{61,1 \pm 1,4}{53-68}$	15	*	*
Оз. Карасье	$\frac{64,4 \pm 0,3}{46-83}$	528	$\frac{57,6 \pm 1,2}{38-73}$	42	$\frac{63,9 \pm 0,3}{45-86}$	612	$\frac{66,6 \pm 1,6}{49-81}$	31
Р. Тумановка	$\frac{55,3 \pm 0,8}{40-64}$	46	$\frac{43,8 \pm 1,4}{31-52}$	21	$\frac{57,3 \pm 1,6}{52-67}$	10	$\frac{44,1 \pm 1,1}{29-57}$	31
Оз. Пресное	$\frac{71,2 \pm 0,5}{63-81}$	63	$\frac{63,1 \pm 1,9}{52-68}$	8	$\frac{72,1 \pm 0,6}{56-84}$	93	*	*

Примечание. Здесь и далее над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования.

* Ювенильные особи в выборке отсутствовали.

В разных водоемах Приморья особи мохнаторукого краба созревают при разных размерах (Семенькова, Калинина, 2006). Так, анализ многочисленных выборок показал, что в оз. Карасьем минимальный и средний размер у взрослых особей был достоверно больше, чем в других водоемах. Относительно небольшие средние размеры

* По данным Е.И. Барабанщикова (2002, с. 235–236, рис. 10) в водоемах Приморья самки японского мохнаторукого краба созревают и при значительно меньших размерах (при CW 16,5–29,5 мм). Однако, скорее всего, эти наблюдения относятся к другому, более мелкому виду сем. Varunidae — *Hemigrapsus* sp. (см. сноску на стр. 5).

половозрелых крабов отмечались в реках Амба, Артемовка и Тумановка (табл. 21). На наш взгляд, эти различия связаны с условиями обитания мохнаторукого краба в этих водоемах. Кроме генетической и физиологической обусловленности, а также влияния гидрологического режима, к настоящему времени накоплено много данных о тесной связи темпа полового созревания особей в популяциях пойкилотермных животных с обеспеченностью их пищей, при этом отмечается в основном на прямую зависимость этих явлений (Ивлев, 1966; Никольский, 1974; Meidel, Scheibling, 1999; Hartnoll, 2001; Kruse et al., 2007). Кроме того, о широкой вариабельности возраста наступления половой зрелости и его зависимости от температурных условий сообщалось для *E. sinensis* (Cao et al., 1995; Zhang et al., 2001; Jin et al., 2002), а также для *Ch. opilio* (Иванов, Соколов, 1997; Исупов, 1999). Средний размер половозрелых китайских крабов, распространенных в р. Янцзы (Китай), составляет около 55 мм (Ху, 1989; Wang, 1992), но в некоторых искусственных озерах он значительно ниже — 34 мм (пределы 26,2–46,8 мм) (Zhang et al., 2001).

Половое созревание у самцов и самок японского мохнаторукого краба наступает при одних и тех же или очень сходных размерах. Так, в реках Раздольной и Тумановка, озерах Карасьем и Пресном зрелые самцы и самки имели одинаковые средние размеры, а некоторые различия, отмеченные между полами, были недостоверными (табл. 21). Незначительные различия средних размеров половозрелых особей были отмечены в устьевой зоне р. Амба, в низовьях рек Артемовка и Петровка. Так, в р. Амба средние размеры взрослых самок были достоверно несколько больше, а в других указанных выше реках имели несколько бóльшие размеры самцы (табл. 21). Аналогичная картина созревания у самцов и самок отмечается у некоторых других видов крабов, например, *S. serrata* (Robertson, 1996) и *Ch. opilio* (Михайлов и др., 2003).

Размер 50 %-ной половозрелости самок японского мохнаторукого краба в реках Раздольной и Артемовка составил соответственно 51 и 49 мм (рис. 57). Кривые созревания самок этих двух рек описываются следующими уравнениями:

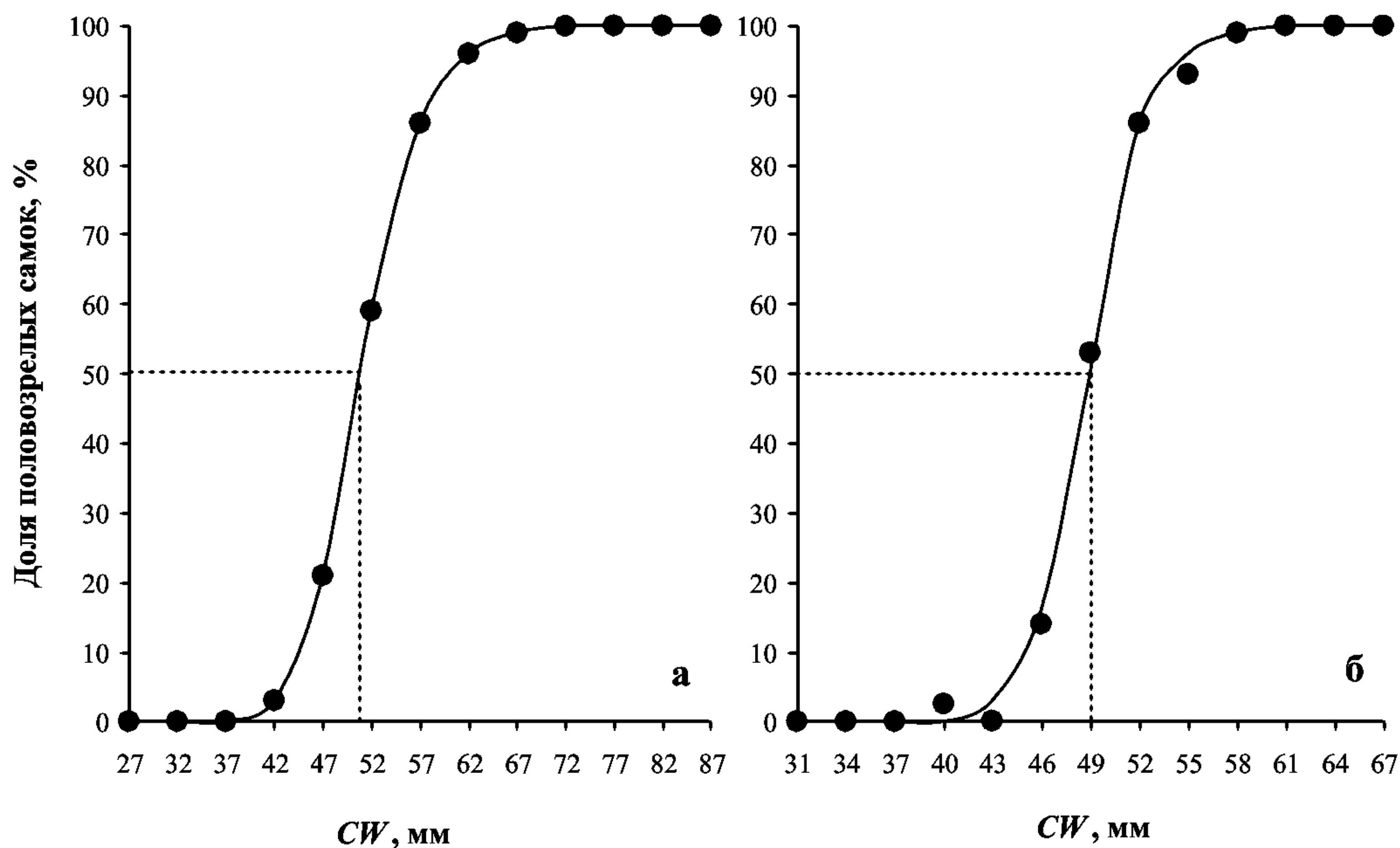


Рис. 57. Изменение доли половозрелых самок с увеличением размера у японского мохнаторукого краба рек Раздольная (а) и Артемовка (б)

Fig. 57. Changes of mature female's proportion according to increasing of size of Japanese mitten crab in Razdol'naya River (a) and Artemovka River (б)

$$P_{ad_fem} = 100/1 + 10^{4,2719 - 0,7387CW} \text{ (р. Раздольная);}$$

$$P_{ad_fem} = 100/1 + 10^{5,8676 - 0,8424CW} \text{ (р. Артемовка).}$$

Кроме того, как показано в табл. 21, средние размеры взрослых самок в низовьях р. Раздольной достоверно выше, чем в низовьях р. Артемовка (соответственно 61,7 и 57,8 мм). На наш взгляд, более мелкие размеры наступления половой зрелости в низовьях р. Артемовка являются результатом худших условий обитания.

Выше уже подчеркивалось, что различные экологические факторы: температура, соленость, качество воды, а также кормовая база оказывают влияние на темп роста, скорость достижения половой зрелости и продолжительность жизни мохнаторуких крабов (Сао et al., 1995; Jin et al., 2001, 2002). При благоприятных условиях крабы растут быстрее и наоборот. Этот факт является одной из причин разного размера особей одного возраста. Особо неблагоприятные условия (хозяйственная деятельность человека, высокая плотность популяции, плохая обеспеченность пищей) стимулируют раннее наступление половой зрелости при меньших размерах (Линь и др., 1999).

Линька и рост гонад

Известно, что ракообразные растут посредством линек. Во время линьки происходит смена старого панциря на новый, увеличение массы тела, изменение его формы, обновление всех внутренних органов, содержащих хитин, и регенерация оторванных конечностей. Процесс линьки протекает в короткий промежуток времени, по сравнению с периодом между двумя последовательными линьками, что создает эффект дискретности роста ракообразных (Hartnoll, 1982; Линь и др., 1999).

Продолжительность межлиночного периода у ракообразных меняется по мере их роста. Максимальное количество линек приходится на начальный этап развития и роста малька, впоследствии линька протекает один раз в год (Kurata, 1962; Hartnoll, 1982; Fukui, 1988). Для многих короткохвостых крабов отмечено, что снижение количества или качества пищи может удлинять межлиночный период и сокращать линочный прирост, а значительное повышение температуры воды укорачивает межлиночный период (Hartnoll, 1982). Отмечается также, что в период низких температур линочные процессы приостанавливаются (Fukui, 1988; Kobayashi, Matsuura, 2003).

В водоемах Приморья линяющие особи мохнаторукого краба встречались с третьей декады июня по август (Дулькейт, 1937; Барабанщиков, 2002). По нашим данным, за двухлетний период исследований в мае в оз. Карасьем более 90 % всех пойманных крабов имели твердый панцирь и находились в межлиночной фазе (табл. 22). Однако во второй декаде июня 2005 г. в мелководной протоке (глубина 0,5–0,7 м), соединяющей озеро с морем, были пойманы ювенильные самцы, находящиеся на 1-й линочной стадии (с CW 47 и 49 мм). В третьей декаде мая следующего года вместе с взрослыми крабами в уловах встречались и неполовозрелые особи (в основном крупные самцы с CW 63–81 мм), при этом с признаками, свидетельствующими о приближении линьки (желтовато-коричневый оттенок карапакса, под старым панцирем имелся плотный слой ткани, повторяющий скульптуру карапакса). Предположительно, линька у этих крабов должна была проходить в начале июня.

В низовьях р. Раздольной в первой декаде апреля все пойманные крабы имели твердые покровы и находились в межлиночной фазе (табл. 22). В третьей декаде августа 2005 и 2006 гг. доля готовящихся к линьке и перелинявших крабов (1- и 2-я линочные стадии) составила более 50 % общего числа проанализированных особей. При этом часть крабов, по-видимому, уже перелиняли и находились на 3-й линочной стадии (табл. 22). Кроме того, отмечены различия в сроках линьки между самками и самцами: в конце августа основная часть самок уже претерпели линьку (80 % особей находилось на третьей линочной стадии), тогда как большая часть самцов только готовилась к линьке, и лишь 30 % особей уже перелиняли.

Соотношение особей японского мохнаторукого краба на разных линочных стадиях в 2002–2006 гг. (по: Семенькова, Калинина, 2006)

Ratio of Japanese mitten crab's specimens with different molting stage, 2002–2006 (by: Семенькова, Калинина, 2006)

Водоем	Дата	Линочные стадии, %					n
		0	1	2	3	4	
Зал. Петра Великого							
Оз. Карасье	19–28.05.05	–	0,4	–	99,6	–	554
	06–14.05.06	6,0	–	–	95,4	–	647
Р. Раздольная	10.04.04	–	–	–	100	–	66
	23.04–02.05.05	–	–	–	100	–	878
	25.08.05	39,6	12,5	4,1	43,8	–	48
	24.08.06	46,8	8,2	1,6	43,4	–	122
	01–03.09.05	–	0,8	–	98,4	0,8	118
	20.10.02	–	–	–	100	–	145
Р. Артемовка	03.09.03	–	13,7	–	86,3	–	73
	09.09.03	–	5,7	–	94,3	–	175
	16.09.03	–	3,1	–	96,9	–	97
	27.09.03	–	–	–	100	–	155
	16.10.04	–	0,4	–	99,6	–	73
Р. Кневичанка	16.09.03	–	1,3	–	98,7	–	226
	28.09.03	–	0,7	–	99,3	–	140
	04.11.03	–	–	–	100	–	134
Р. Петровка	19.11.04	–	–	–	100	–	70
Зал. Владимира							
Р. Тумановка	18.08.05	2,7	10,2	1,9	85,2	–	108

Следует отметить, что в третьей декаде августа в уловах также отмечались мальки крабов (размером от 3 до 14 мм), которые находились в предлиночном состоянии. В первой декаде сентября уже у 98,4 % особей карапакс был твердым, а доля крабов с мягким панцирем (1-я линочная стадия) была минимальна (0,8 %) (табл. 22). Массовая линька краба проходила во второй половине августа.

В сентябре 2003 г. в реках Артемовка и Кневичанка были пойманы только единичные линяющие крабы, большая же часть особей (более 90 %) была на 3-й линочной стадии (табл. 22). В р. Артемовка с первой по вторую декаду сентября доля особей, находящихся на 1-й линочной стадии, снизилась с 13,7 до 3,1 %, и к концу третьей декады месяца уже все пойманные крабы были на 3-й линочной стадии. В р. Кневичанка во второй и третьей декадах сентября доля недавно полинявших крабов (1-я линочная стадия) также была минимальной (соответственно 1,3 и 0,7 %), а в начале ноября все особи имели твердый панцирь (табл. 22). По опросным данным в 2003 г. в этих реках первые единичные линяющие особи в уловах появились в конце июля, а в третьей декаде августа основу уловов составляли крабы, находящиеся на 1- и 2-й линочных стадиях. Следовательно, массовая линька в реках Артемовка и Кневичанка также проходила во второй половине августа.

В 2004 г. аналогичные наблюдения были выполнены в р. Артемовка только в октябре, а в р. Петровка в ноябре. В это время практически все исследованные особи в р. Артемовка (99,6 %) имели твердый панцирь, доля крабов с мягким панцирем составила всего 0,4 %. В р. Петровка все исследованные особи были с твердым панцирем (табл. 22).

В р. Тумановка во второй декаде августа 2005 г. большая часть исследованных крабов (85,2 %) уже находились на 3-й линочной стадии, при этом особи на 0-, 1- и 2-й линочных стадиях составили соответственно 2,7, 10,2 и 1,9 % (табл. 22). В это же время в оз. Пресном было поймано всего 4 краба: 3 из них находились на 1-й, один — на 3-й линочной стадии. Исследования в озере продолжили только в середине октября, когда все пойманные крабы имели твердый панцирь. Следовательно, можно уверенно предположить, что в этом районе массовая линька проходила в первой декаде августа.

Таким образом, в реках и озерах Приморья японский краб линяет в летне-осенний период (июнь-октябрь). Массовая линька приходится на самое теплое время года (август), когда температура воды в реках и озерах достигает максимальных значений (Ресурсы ..., 1972), являясь, по-видимому, главным стимулятором этого процесса. Сроки массовой линьки несколько различаются по районам: севернее мыса Поворотного линька мохнаторукого краба проходит раньше. Так, в р. Тумановка (зал. Владимира) массовая линька краба наблюдается в первой половине августа, а в реках Раздольная и Артемовка (зал. Петра Великого) — во второй половине этого месяца. Такие различия, по-видимому, вызваны адаптацией крабов к более суровым климатическим условиям в северной части Приморья, в водоемах которого линочные процессы более сжаты во времени, протекая в укороченные сроки в период благоприятных температур в водоеме. Например, температура воды в р. Тумановка достигала максимума (18 °С) в середине августа, тогда как в реках Раздольная и Артемовка температура оставалась сравнительно высокой (20–24 °С) и в начале сентября. Самки начинают линять раньше самцов (примерно на неделю).

У японского мохнаторукого краба, как и у других представителей настоящих крабов, последняя линька носит название «половозрелой» (*puberty moult*), так как после нее крабы становятся взрослыми особями, способными к размножению (Yoshida, 1941; Kobayashi, 1999a, 2003). Крабы, достигнув половой зрелости, перестают линять, и их рост прекращается. После половозрелой линьки у японского краба происходит рост гонад, в результате чего их объем значительно увеличивается (Yoshida, 1941; Hartnoll, 1974; Kobayashi, 1999a; Zhang et al., 2001). У самок после половозрелой линьки наблюдается радикальное увеличение ширины абдомена, означающее переход от ювенильной стадии к взрослой.

Рост и цветовые характеристики яичников*. В летне-осенний период гонады самок японского мохнаторукого краба имели разную степень развития и различались по цвету. У ювенильных самок (не претерпевших линьку половозрелости) яичники были слабо развиты, имели вид тонких жгутов Н-образной формы с небольшими лопастями на концах задних отростков и находились на 1- и 2-й стадиях зрелости (рис. 58, 59).

У взрослых самок (как яйценосных, так и неяйценосных) яичники были более развиты и находились на разных стадиях (от 2-й до 6-й) (рис. 60–62). Следует отметить, что яичники на 6-й (посленерестовой) стадии не анализировались, поскольку были плохо выражены и трудно различались по цвету. По мере увеличения степени зрелости гонад задние отростки постепенно утолщались, соприкасаясь друг с другом, за счет чего яичники приобретали Y-образную форму.

Процесс созревания яичников у самок японского мохнаторукого краба, обитающих в реках Приморья (Калинина и др., 2008), аналогичен таковому, описанному Кобаяси (Kobayashi, 2003) для вод Японии. По мере созревания яичников их цвет менялся от светло-желтого до бурого в определенной последовательности. С помощью атласа цветов Манселла (The Munsell Book of Color, 1976) составлена таблица, включающая следующие цветовые оттенки: светло-желтый, желтый, бежевый, светло-фиолетовый,

* В основу данного раздела, а также раздела «Репродуктивный цикл» положены совместные с к.б.н. М.В. Калининой и Н.А. Винниковой работы (Kalinina, Semenkov, 2005; Семенькова, Калинина, 2006; Калинина и др., 2008; Калинина, Колпаков, 2008).

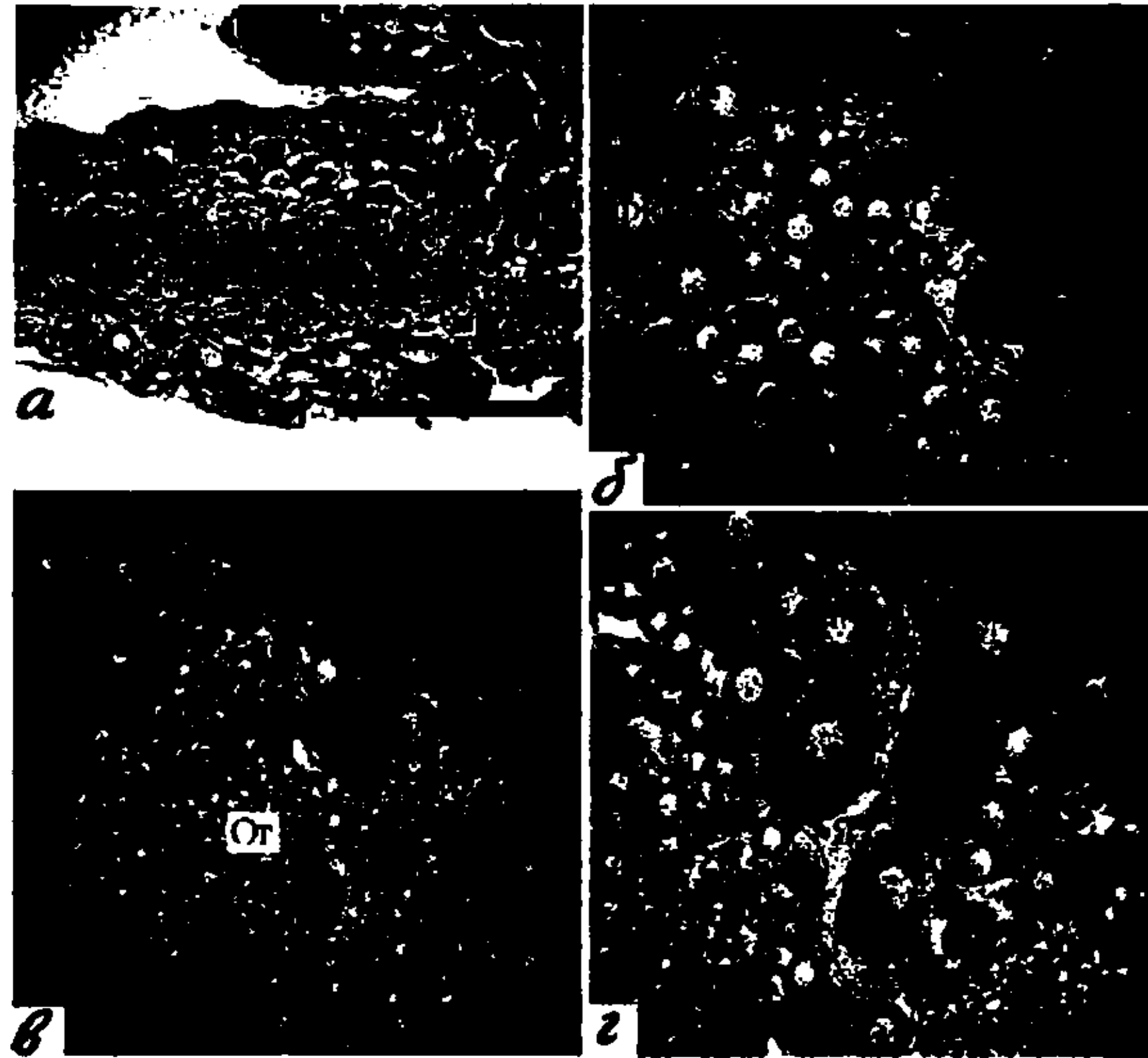


Рис. 58. Яичник японского мохнаторукого краба на 1-й стадии зрелости: а — общий вид; б — ооциты цитоплазматического роста; в — оогонии; г — ооциты начала трофоплазматического роста. Обозначения: *Oz* — оогонии; *Oy* — ооцит; *Я* — ядро; *Яд* — ядрышко; *ФК* — фолликулярные клетки; *ЖГ* — желточные глобулы. Масштаб: а — 200; б–г — 100 мкм. Фото М.В. Калининой и Н.А. Винниковой

Fig. 58. Ovary of Japanese mitten crab of 1 maturation stage: а — general view; б — oocytes of cytoplasmic growth; в — oogoniums; г — oocytes of trophoplasmatic growth starting. Designations: *Oz* — oogoniums; *Oy* — oocyte; *Я* — nucleus; *Яд* — nucleole; *ФК* — follicular cells; *ЖГ* — vitelline globules. Scale: а — 200; б–г — 100 μm . Photo by M.V. Kalinina and N.A. Vinnikova

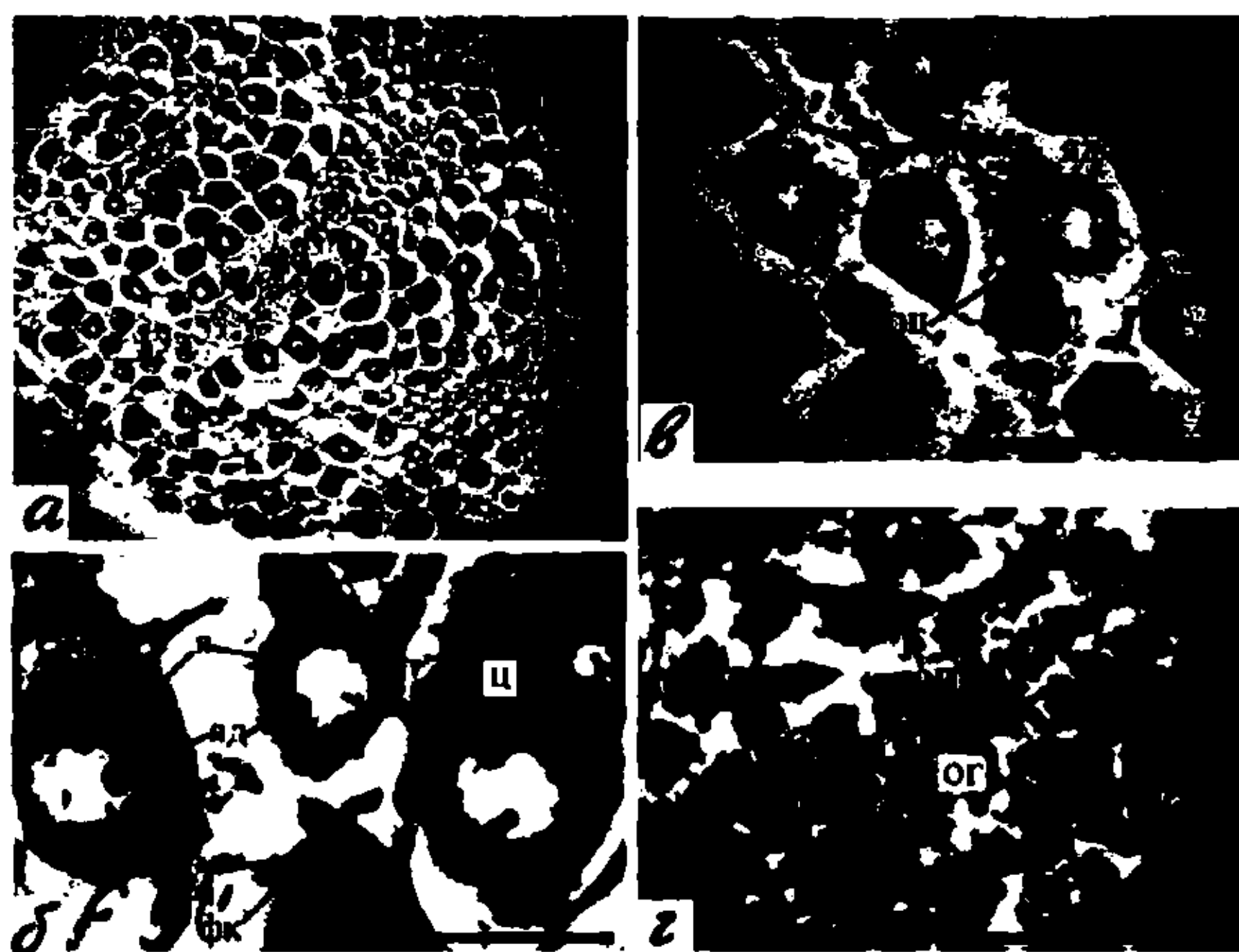


Рис. 59. Яичник японского мохнаторукого краба на 2-й стадии зрелости: а — общий вид; б, в — ооциты цитоплазматического роста; г — оогонии. *Ц* — цитоплазма, остальные обозначения см. на рис. 58. Масштаб: а — 200; б, г — 50; в — 100 мкм. Фото М.В. Калининой и Н.А. Винниковой

Fig. 59. Ovary of Japanese mitten crab of 2 maturation stage: а — general view; б, в — oocytes of cytoplasmatic growth; г — oogoniums. *Ц* — cytoplasm, other designations see at the fig. 58. Scale: а — 200; б, г — 50; в — 100 μm . Photo by M.V. Kalinina and N.A. Vinnikova

Рис. 60. Яичник японского мохнаторукого краба на 3-й стадии зрелости: а — общий вид; б-г — ооциты начала трофоплазматического роста. Обозначения см. на рис. 58, 59. Масштаб: а — 1000; б-г — 100 мкм. Фото М.В. Калининой и Н.А. Винниковой

Fig. 60. Ovary of Japanese mitten crab of 3 maturation stage: а — general view; б-г — oocytes of trophoplasmatic growth starting. Designations see at the fig. 58, 59. Scale: а — 1000; б-г — 100 μm . Photo by M.V. Kalinina and N.A. Vinnikova

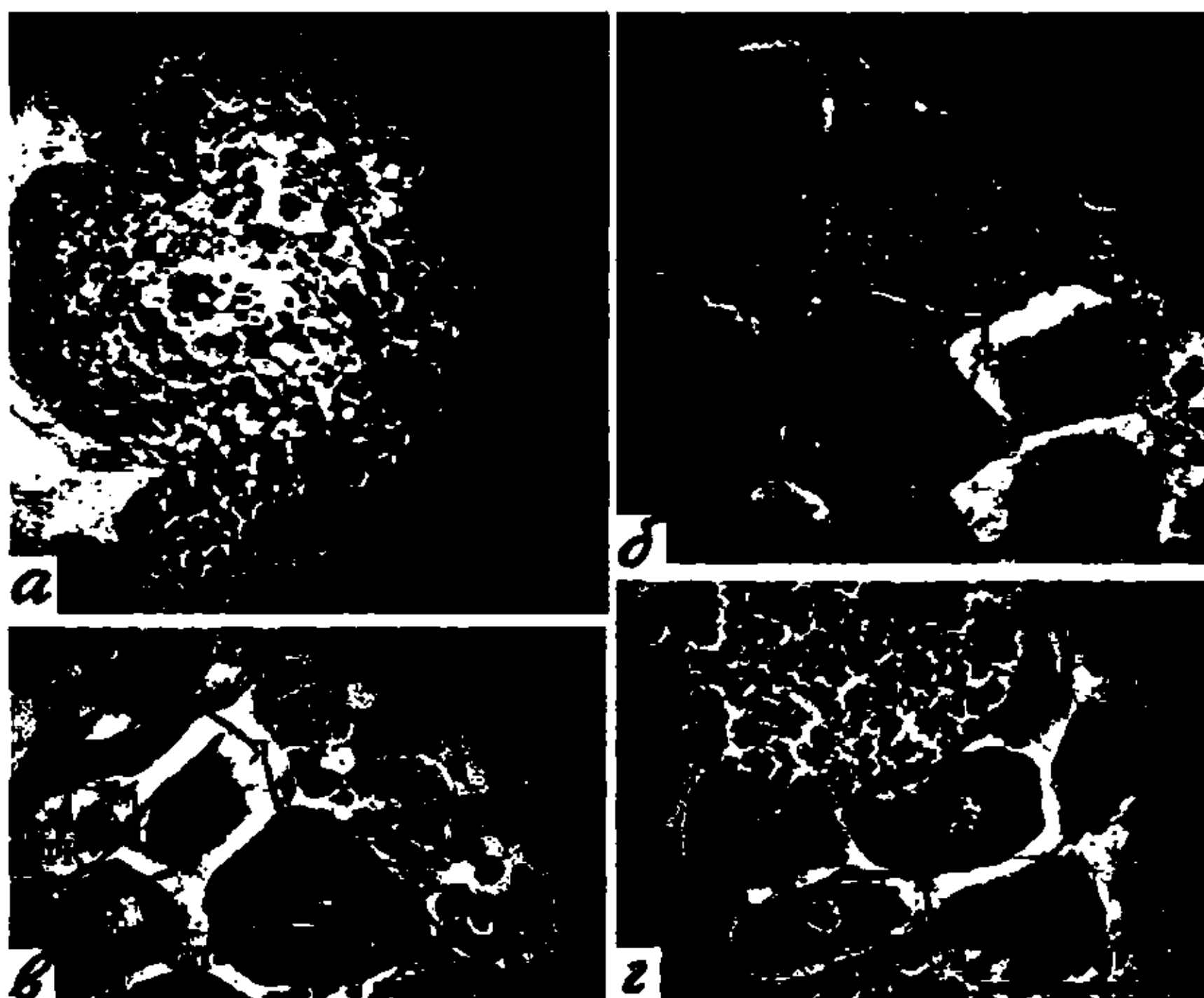


Рис. 61. Яичник японского мохнаторукого краба на 4-й стадии зрелости: а — общий вид; б-г — ооциты трофоплазматического роста. Обозначения см. на рис. 58, 59. Масштаб: а — 1000; б — 100; в, г — 50 мкм. Фото М.В. Калининой и Н.А. Винниковой

Fig. 61. Ovary of Japanese mitten crab of 4 maturation stage: а — general view; б-г — oocytes of trophoplasmatic growth. Designations see at the fig. 58, 59. Scale: а — 1000; б — 100; в, г — 50 μm . Photo by M.V. Kalinina and N.A. Vinnikova

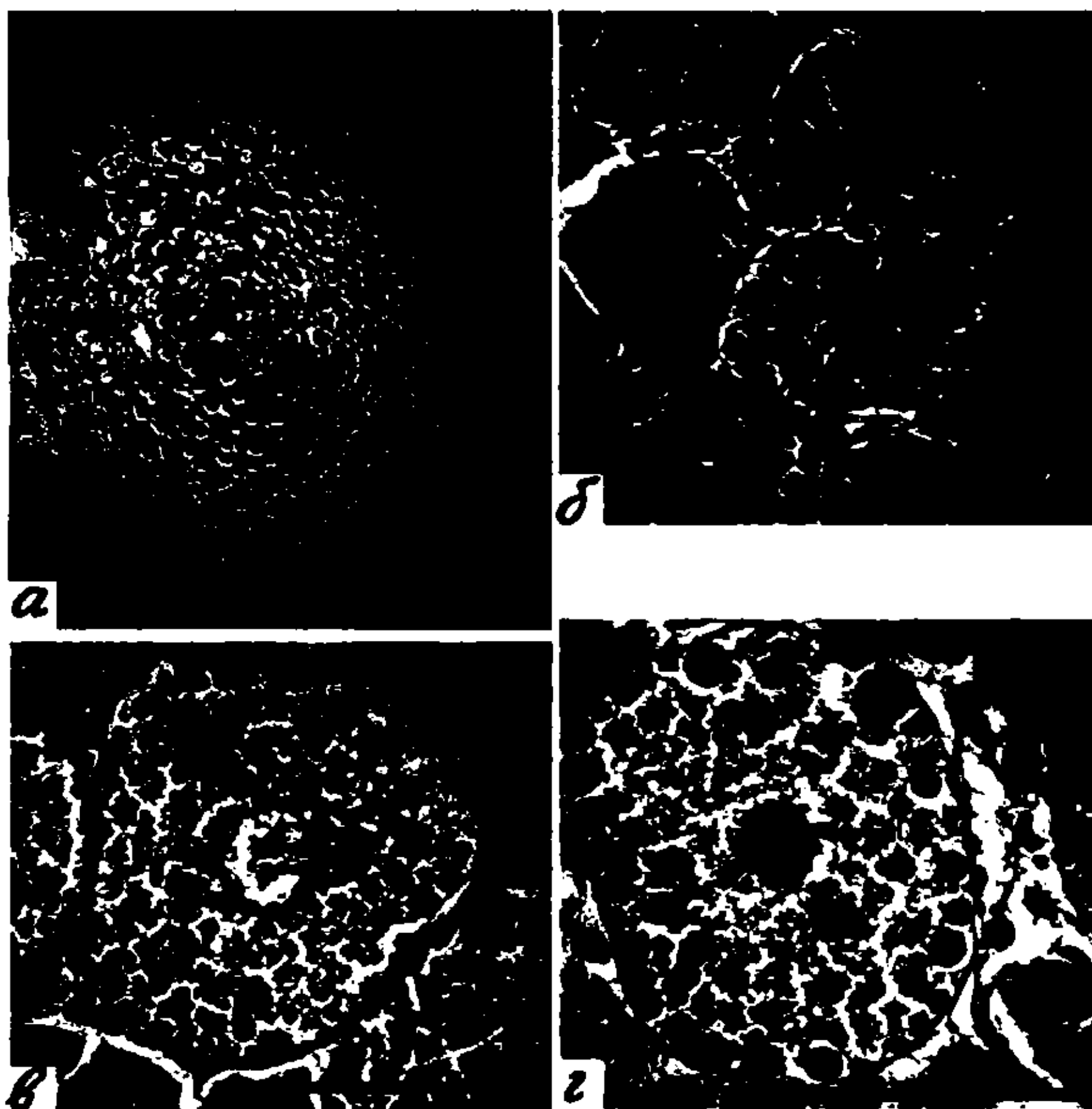
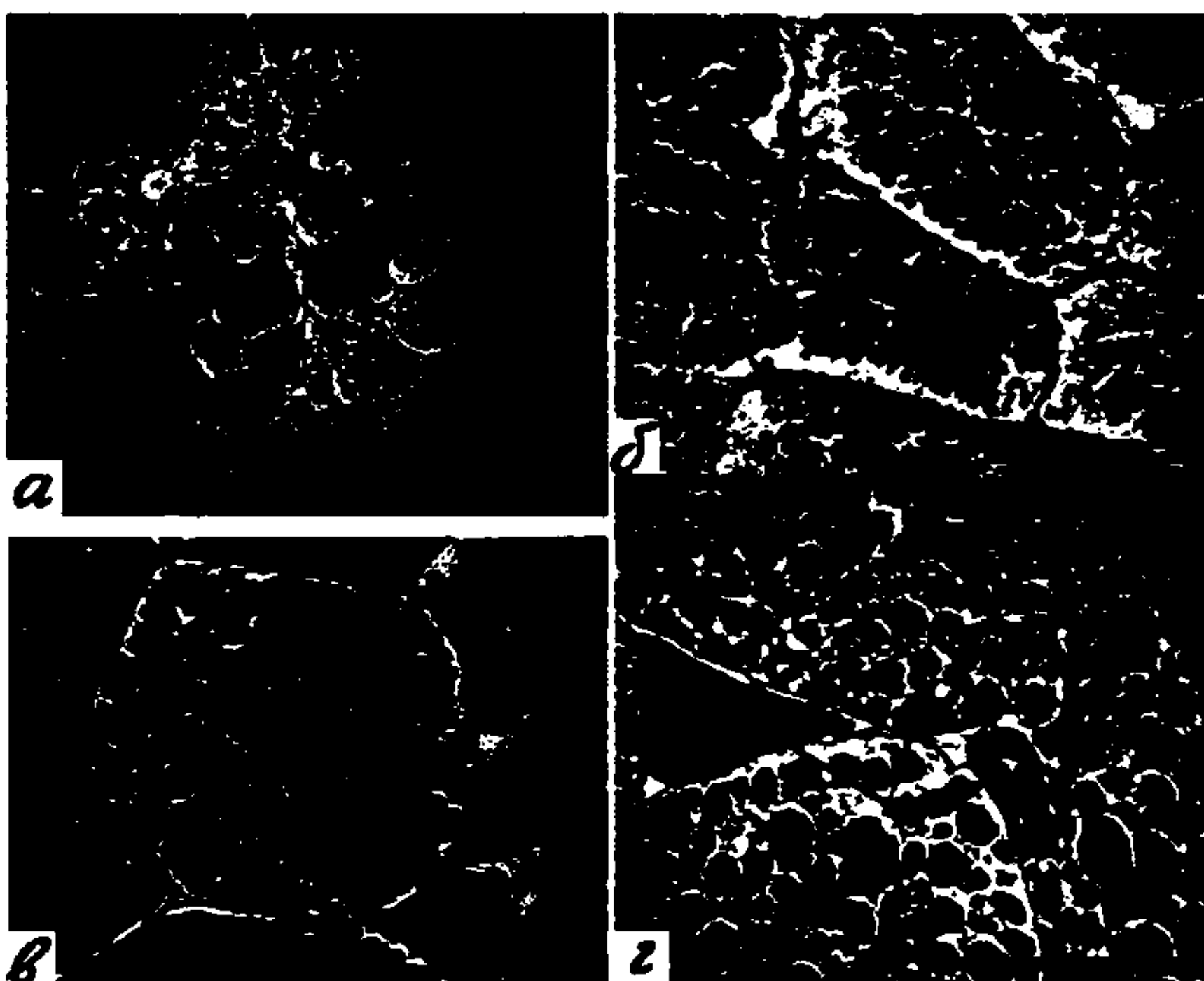


Рис. 62. Яичник японского мохнаторукого краба на 5-й стадии зрелости: а — общий вид; б — ооциты трофоплазматического роста; в, г — ооциты соответственно цитоплазматического и трофоплазматического роста. Обозначения см. на рис. 58, 59. Масштаб: а — 200; б, в — 100; г — 50 мкм. Фото М.В. Калининой и Н.А. Винниковой

Fig. 62. Ovary of Japanese mitten crab of 5 maturation stage: а — general view; б — oocytes of trophoplasmatic growth; в, г — oocytes of cytoplasmatic and trophoplasmatic growth, respectively. Designations see at the fig. 58, 59. Scale: а — 200; б, в — 100; г — 50 μm . Photo by M.V. Kalinina and N.A. Vinnikova



светло-коричневый, коричневый, темно-фиолетовый и темно-коричневый (бурый) (табл. 23).

Таблица 23

Цветовые характеристики яичников японского мохнаторукого краба
(по: Kalinina, Semenkova, 2005)

Table 23

Color characteristics of Japanese mitten crab's ovaries (by: Kalinina, Semenkova, 2005)

Стадия зрелости	Цвет	Цветовые характеристики по Манселлу: тон/светлота/насыщенность
1	Светло-желтый	5.0Y/9/4
2	Желтый	5.0Y/9/6
3	Бежевый	2.5Y/9/2
3–4	Светло-фиолетовый	5.0P/8/4
3–4	Светло-коричневый	7.5YR/8/4
4–5	Коричневый	5.0YR/5/6
4–5	Темно-фиолетовый	7.5P/2.5/4
5	Темно-коричневый	5.0YR/3/2

Характеристики цвета в системе Манселла (цветовой тон, светлота, насыщенность) тесно связаны с аналогичными характеристиками цветового восприятия, что позволяет широко применять ее для определения цвета различных объектов, в том числе и биологических. Цветовой тон по Манселлу обозначается различными способами, наиболее распространенным из которых является буквенно-цифровой (Джадд, Вышецки, 1978). В нашем случае обозначение цвета яичников проводилось путем визуальной интерполяции по шкалам атласа Манселла с помощью буквенно-цифрового и вербального способов.

В работах, посвященных исследованию размножения *E. japonica* и близкородственного ему *E. sinensis*, отмечается изменение цвета яичников по мере созревания, что связано с характерной чертой ракообразных накапливать в большом количестве каротиноиды в гонадах и яйцах в форме хромопротеинов (Meusy, Rayen, 1988). Используя визуальный метод оценки, авторы указывают на варьирование цвета гонад самок от бледно-желтого до коричневого или бурого, однако не приводят подробной таблицы цветов по стадиям зрелости половых желез (Gu, He, 1997; Hu, Hu, 1997; Kobayashi, 1999a, 2003).

Из представленных выше данных видно, что начиная с 3-й стадии яичники, находящиеся на пограничных стадиях, в некоторых случаях имели одинаковый цвет. Например, светло-коричневый цвет встречался у животных, гонады которых находились в конце 3-й — начале 4-й стадий, а темно-фиолетовый и коричневый цвета могли принадлежать самкам, гонады которых находились на 4- и 5-й стадиях. В то же время яичники 1-й стадии всегда были только светло-желтыми, а яичники 2-й стадии были окрашены оттенками желтого цвета. Темно-коричневый (бурый) цвет принадлежал только зрелым гонадам. Следует отметить, что яичники, находящиеся на аналогичных стадиях зрелости как у яйценосных, так и у неяйценосных самок, не различались по цвету и имели одинаковые цветовые характеристики.

На начальных этапах развития яичники в основном заполнены оогониями и ооцитами на стадиях хромосомных преобразований и превителлогенеза, т.е. в это время поступления запасных веществ в половые клетки еще не наблюдается, и гонады окрашены в бледные цвета (от песочного до бежевого). На стадии первичного вителлогенеза в ооцитах начинаются процессы накопления запасных веществ (и пигментов в том числе), при этом цвет гонад становится более насыщенным, но не интенсивным (светло-фиолетовый и светло-коричневый). В дальнейшем процессы вителлогенеза начинают преобладать над процессами превителлогенеза, и цвет гонад постепенно ме-

няется на темно-фиолетовый и коричневый (шоколадный). На преднерестовой стадии, когда гонада практически полностью заполнена закончившими трофоплазматический рост ооцитами, насыщенность и интенсивность окраски яичников становится максимальной, и они приобретают бурый цвет. По мере созревания гонад в них закономерно увеличивается концентрация каротиноидов (табл. 24).

Таблица 24

Изменчивость концентрации каротиноидов в гонадах самок японского мохнаторукого краба в зависимости от стадии зрелости (Задорожный и др., 2008)

Table 24

Changes of carotenoid's concentration in ovaries Japanese mitten crab females depending on maturation stage (Задорожный и др., 2008)

Стадия зрелости	Цвет яичника*	Концентрация каротиноидов, мг/100 г сырой ткани
1	Светло-желтый (кремовый)	1,4 ± 0,3
2	Желтый (бежевый)	2,6 ± 1,5
3	Светло-коричневый	7,8 ± 1,6
3	Светло-фиолетовый	9,7 ± 4,3
4	Коричневый (шоколадный)	16,8 ± 0,9
4	Темно-фиолетовый	18,8 ± 1,5
5	Темно-коричневый (бурый)	22,0 ± 2,5

* В цитируемой работе названия цветов несколько отличаются от приведенных в более ранней работе (Kalinina, Semenкова, 2005) (см. табл. 23).

Таким образом, закономерное изменение цвета яичников у японского мохнаторукого краба по мере созревания в первую очередь зависит от интенсивности вителлогенеза и накопления запасных питательных веществ и пигментов в ооцитах. Впоследствии шкала цветов яичников была успешно применена на практике для оценки стадий зрелости особей в полевых условиях.

Репродуктивный цикл. По окончании массовой линьки (с третьей декады августа) в реках Приморья у половозрелых особей мохнаторукого краба начинаются процессы роста и созревания гонад. При этом стадии зрелости половых желез самок зависят от их линичной стадии. Например, в сентябре в р. Раздольной особи на 1- и 2-й линичных стадиях имели гонады на начальных стадиях развития (1–3-я стадии зрелости), в то время как у самок с твердым панцирем (3-я линичная стадия) гонады находились на более поздних стадиях зрелости (4–5).

По мере роста и созревания гонад их объем существенно увеличивается, причем у самок в более значительной степени, чем у самцов (Pillay, Nair, 1971; Yamaguchi, Takamatsu, 1980). У самок средние значения *GSI* в период, когда половые железы в основном находятся на начальных стадиях зрелости (вторая декада августа — первая декада сентября), варьируют от 1,3 до 2,4 %. В дальнейшем средние значения *GSI* у самок возрастают до 5,5–9,6 %, достигая максимальных значений к третьей декаде мая. При этом у самцов средние значения *GSI* в августе-сентябре варьируют от 0,7 до 1,3 %, а в октябре-мае — от 1,8 до 3,7 % (табл. 25).

Летом (в июне) гонады половозрелых самок японского мохнаторукого краба, выловленных в низовьях р. Раздольной, находились на разных стадиях зрелости. Особи, пойманные в 16 км от устья, находились на начальных стадиях развития гонад (2–3-й стадиях зрелости), при этом средний *GSI* составил от 2,5 до 7,1 %, а на расстоянии 8 и 4 км — на 4- и 5-й стадиях. *GSI* варьировал от 13,8 до 15,0 % (Винникова, Калинина, 2004).

В третьей декаде августа и первой декаде сентября половые железы самок также находились на разных стадиях зрелости (табл. 25). Так, более 50 % особей (соответственно 59 и 57 %) имели гонады на начальных стадиях развития (1–3-й стадиях зре-

Стадии зрелости яичника и *GSI* особей японского мохнаторукого краба в различных водоемах Приморья в 2002–2005 гг. (Семенькова, Калинина, 2006)

Maturation stage of ovary and *GSI* of Japanese mitten crab specimens in different waterbodies of Primorye, 2002–2005 (Семенькова, Калинина, 2006)

Водоем	Дата	Стадии зрелости яичника, %						<i>GSI</i> , %			
		1	2	3	4	5	6	Самки	<i>n</i>	Самцы	<i>n</i>
Р. Раздольная	20.10.02	–	–	–	20	80	–	$\frac{5,8 \pm 0,2}{1,4-6,0}$	58	*	*
	22.11.04	–	–	–	–	100	–	$\frac{7,8 \pm 0,2}{5,2-11,5}$	51	$\frac{2,6 \pm 0,2}{2,3-3,1}$	30
	25.08.05	5	18	36	41	–	–	$\frac{1,3 \pm 0,1}{0,6-2,8}$	23	$\frac{0,8 \pm 0,1}{0,4-1,6}$	23
	1–3.09.05	2	26	29	–	43	–	$\frac{2,4 \pm 0,1}{0,3-3,0}$	52	$\frac{1,3 \pm 0,1}{0,4-2,1}$	47
Р. Артемовка	09–16.09.03	3	3	4	68	22	–	*	136	*	*
	16.10.04	–	–	–	–	100	–	$\frac{5,5 \pm 0,1}{1,6-8,4}$	105	$\frac{2,2 \pm 0,1}{0,6-5,3}$	103
	16–18.09.03	2	5	3	19	71	–	*	113	*	*
Р. Петровка	19.11.04	–	–	–	–	100	–	$\frac{6,3 \pm 0,4}{4,9-8,3}$	45	$\frac{1,8 \pm 0,1}{1,4-2,4}$	13
Оз. Карасье	06–14.05.06	–	–	3	20	77	–	$\frac{8,5 \pm 0,4}{0,3-11,5}$	34	*	*
	19–28.05.05	–	–	–	–	100	–	$\frac{9,6 \pm 0,2}{4,7-14,2}$	46	$\frac{3,7 \pm 0,1}{1,7-4,4}$	48
Р. Тумановка	18.08.05	3	37	25	30	5	–	$\frac{1,9 \pm 0,1}{0,4-2,5}$	67	$\frac{0,7 \pm 0,2}{0,3-1,7}$	41

* Нет данных.

лости), и в них в основном наблюдались процессы цитоплазматического роста ооцитов (превителлогенеза) и начала трофоплазматического роста (вителлогенеза) ооцитов. При этом в третьей декаде августа яичники у 41 % крабов находились на 4-й стадии зрелости (вторичного вителлогенеза), а в первой декаде сентября 43 % самок имели гонады на 5-й (преднерестовой) стадии, т.е. в основном были заполнены зрелыми ооцитами. Во второй декаде октября 80 % самок имели преднерестовые гонады и только у 20 % особей половые железы находились на 4-й стадии зрелости. В третьей декаде ноября уже все особи имели гонады на 5-й стадии зрелости. При этом средний *GSI* у самок увеличился с 1,3 до 7,8 %, а у самцов — от 0,7 до 2,6 % (Семенькова, Калинина, 2006).

В р. Артемовка в первой и второй декадах сентября большая часть самок имели гонады на 4- и 5-й стадиях зрелости (соответственно 68 и 71 %), а доля особей с яичниками на начальных стадиях развития не превышала 10 %. Во второй декаде октября в р. Артемовка и во второй декаде ноября в р. Петровка все самки имели гонады на 5-й стадии зрелости. Средний *GSI* в октябре и ноябре составил у самок 5,5 и 6,3 %, а у самцов соответственно 2,2 и 1,8 % (табл. 25).

В оз. Карасьем с первой по третью декаду мая преобладали самки, находящиеся на 4- и 5-й стадиях зрелости. При этом средний *GSI* у самок варьировал от 8,5 до 9,6 %, а у самцов составил 3,7 % в третьей декаде мая (табл. 25). В р. Тумановка в середине августа яичники у крабов в основном находились на 2-, 3- и 4-й стадиях зрелости (соответственно 37, 25 и 30 %), а некоторые особи уже имели зрелые гонады на 5-й стадии. При этом средний *GSI* для самок составил 1,9 %, а для самцов 0,7 % (табл. 25).

Для р. Раздольной удалось рассмотреть сезонную динамику состояния гонад у половозрелых самок с августа по май (от половозрелой линьки до нереста) (табл. 26). В течение года у исследованных половозрелых самок индивидуальные значения *GSI* изменялись от 0,4 до 19,8 % (в среднем от 1,1 до 9,8 %) (Калинина, Колпаков, 2008; Калинина и др., 2009). С августа по декабрь, по мере роста яичников, их масса существенно увеличивалась и достигала наибольших значений у особей со зрелыми гонадами (5-я стадия зрелости яичника). В зимние месяцы средние значения *GSI* оставались примерно на одном уровне (8,3 % в декабре и 8,7 % в феврале), а индивидуальные не опускались ниже 5,0 %. В марте отмечены самые высокие индивидуальные и средние значения *GSI* (соответственно 19,8 и 9,8 %). В третьей декаде мая гонады животных, приступивших к размножению, характеризовались более низкими значениями *GSI*: у яйценосных самок индивидуальные значения *GSI* варьировали от 1,2 до 4,2 % (в среднем 2,2 %).

Таблица 26

Сезонная динамика средних значений *GSI* и стадий зрелости яичника у японского мохнаторукого краба р. Раздольной

Table 26

Seasonal dynamics of *GSI* average values and ovary maturation stages of Japanese mitten crab in Razdol'naya River

Месяц (дата)	Кол-во, экз.	CW, мм	Доля самок на разных стадиях зрелости яичника, %					<i>GSI</i> , %
			2	3	4	5	6	
Август	26	62,3 (45–71)	58	34	8	–	–	1,1 (0,4–2,8)
Сентябрь	32	64,0 (54–72)	10	–	25	65	–	3,7 (0,7–8,9)
Октябрь	58	55,3 (49–69)	–	–	20	80	–	5,8 (1,4–6,0)
Ноябрь	81	54,6 (49–69)	–	–	–	100	–	7,8 (5,2–11,5)
Декабрь	30	68,0 (60–76)	–	–	–	100	–	8,3 (5,0–11,5)
Февраль	7	67,0 (61–72)	–	–	–	100	–	8,7 (6,5–11,5)
Март	23	66,0 (51–76)	–	–	–	100	–	9,8 (4,4–19,8)
Апрель	12	61,8 (58–68)	–	–	–	100	–	9,2 (5,9–14,0)
Май (14.05.2006)	18	62,8 (58–68)	–	–	–	100	–	8,8 (5,1–14,3)
Май (25–30.05.2006)	7 22*	55,6 (47–63) 62,8* (53–72)	– 18	– 41	– 18	100 5	– 18	8,5 (6,1–10,4) 2,2* (1,2–4,2)

* Яйценосные самки. Приведены средние значения *GSI*, в скобках указаны пределы изменчивости.

Ко второй половине ноября яичники у всех исследованных самок находились на 5-й (преднерестовой) стадии и в основном были заполнены ооцитами, закончившими трофоплазматический рост, т.е. готовыми к созреванию и оплодотворению. Однако в это время нереста не наблюдалось, и с декабря по март яичники самок находились на 5-й стадии зрелости. В весенние месяцы (апрель-май) в яичниках наблюдалась активизация гаметогенетических процессов. По сравнению с зимними месяцами отмечено увеличение количества оогоний и ооцитов цитоплазматического роста, формирующих небольшие зоны среди клеток дефинитивных размеров (Калинина, Колпаков, 2008). В яичнике при этом продолжали идти процессы вителлогенеза.

Во второй половине мая были отмечены первые особи с яичниками на посленерестовой стадии, т.е. приступившие к размножению. Яичники на посленерестовой стадии зрелости заполнены преимущественно ооцитами малого роста (2-я стадия роста) и невыметанными дефинитивными ооцитами (6-я стадия роста). Последние располагаются в основном по периферии и находятся в той или иной степени резорбции. Между ооцитами малого роста отдельными небольшими зонами располагаются оогонии и ооциты на стадии хромосомных преобразований (1-я стадия роста). Отли-

чительной особенностью посленерестовой стадии является присутствие в яичнике в большом количестве фолликулярных оболочек, оставшихся после выметанных ооцитов и занимающих значительные площади. Фолликулярные клетки также окружают невыметанные ооциты, активно участвуя в их резорбции.

Таким образом, визуальные наблюдения изменчивости морфологии абдомена у самок, гистологические исследования гонад, данные по динамике значений *GSI*, а также результаты мечения (см. главу 4) показывают, что в летне-осенний период у большинства крабов, которые росли до этого времени в реке, наблюдалась линька половозрелости. В Приморье у японского мохнаторукого краба период развития яичников от половозрелой линьки (в августе) до полного созревания (в ноябре) составляет около 3 мес. При этом в ноябре нерест не наблюдали, а крабы уходили на зимовку со зрелыми гонадами. У мохнаторукого краба, обитающего в реках Японии, рост гонад у большей части особей происходит примерно в этот же период времени (с августа по декабрь) за 3–4 мес (Kobayashi, 1999a). Однако у побережья японских островов в декабре температура прибрежных вод составляет около 10 °С, что позволяет мохнаторукому крабу нереститься в зимние месяцы.

На различия в сроках размножения беспозвоночных одного вида, обитающих в разных климатических условиях, указывают многие авторы (Кауфман, 1977; Милейковский, 1981; Касьянов, 1989). О влиянии географической широты обитания на время созревания китайского мохнаторукого краба говорят в своей работе Гу и Хэ (Gu, He, 1997). Они отмечают, что чем выше широта обитания этого мохнаторукого краба, тем раньше у него происходит созревание гонад и нерест. В нашем случае более ранние, чем в Японии, сроки (осенние месяцы) созревания гонад наблюдаются у японского краба в Приморье. Более короткий период времени, затрачиваемый на развитие яичников в нашем регионе, также, скорее всего, объясняется различиями в климатических условиях.

В нерестовой миграции и соответственно в размножении в основном участвуют особи, которые перезимовали в реке в половозрелом состоянии, а также крабы, которые по физиологическим причинам пропустили нерест и обитали в реке. Этот факт также убедительно доказывают поимки крабов с метками на следующий год (см. главу 4). Следует также отметить, что крабы, пойманные в весенне-летний период, имели тот же самый размер карапакса, что и в осенний период (табл. 27).

Таблица 27

Поимки меченых особей японского мохнаторукого краба и их размеры в р. Раздольной в 2005–2006 гг.

Table 27

Recaptures of tagged specimens of Japanese mitten crab and its sizes in Razdol'naya River, 2005–2006

Дата выпуска	Место мечения, км от устья	Пол	СW, мм	Дата поимки	Место поимки, км от места мечения	СW, мм
05.09.2005	16	♀	60	07.05.2006	8	60
05.09.2005		♀	75	08.05.2006	8	75
07.09.2005		♀	69	03.05.2006	8	69
07.09.2005		♀	59	27.06.2006	22 (море)	59
07.09.2005		♂	50	27.06.2006	22 (море)	50
25.10.2005	8	♀	62	07.06.2006	8	62
25.10.2005		♀	61	21.05.2006	19 (море)	61
25.10.2005		♂	58	17.05.2006	19 (море)	58

Линька половозрелости у мохнаторукого краба в водоемах Приморья проходит приблизительно в то же время, что и в Японии, однако там сразу после окончания линьки краб начинает мигрировать к морю для размножения (Kobayashi, Matsuura, 1995a). Например, в р. Сайго (префектура Фукуока) линька половозрелости наблюдается с августа

по октябрь, после чего крабы мигрируют вниз по течению с сентября по февраль. В р. Каминокава (префектура Кагосима) у основной части особей она отмечена в августе, а нерестовые миграции они совершают с сентября до января. Однако небольшая часть особей претерпевает половозрелую линьку в мае-июне, мигрирует к морю в течение летних месяцев и окончательно созревает к сентябрю-октябрю (Kobayashi, Matsuura, 1991, 2003). Возможно, и в водоемах Приморья часть крабов линяют в более ранние сроки, о чем свидетельствуют поимки готовившихся к линьке или полинявших самцов в конце мая — середине июня в оз. Карасьем.

Данные о количестве линек и линочном приросте у японского мохнаторукого краба отсутствуют. Однако такие сведения имеются по китайскому мохнаторукому крабу. Согласно исследованиям Паннинга (Panning, 1938), краб линяет 6–8 раз в течение первого года, 4–5 раз — в течение второго года и 2–3 раза — в течение третьего года жизни. По результатам других авторов до достижения половой зрелости у самок этого краба должно пройти 11 постличиночных линек (Zhang et al., 2001). Линочный прирост у *E. sinensis* составляет от 13,3 до 26,2 % и уменьшается с размером (Kamps, 1937; цит. по: Panning, 1939). У других видов прибрежных крабов (*Pachygrapsus crassipes*, *Plagusia dentipes*, *Sesarma haematocheir*) были отмечены близкие значения линочного прироста, который составлял от 17,4 до 30,0 % (Muraoka, 1963; Suzuki, 1981).

ГЛАВА 7. БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Спаривание. В водах Приморья спаривание особей японского мохнаторукого краба происходит в апреле-мае (Барабанщиков, 2002). Спаривающихся самцов и самок обнаруживали в ловушках, сетях и драгах для добычи моллюсков, а также на мелководьях. Процесс спаривания особей японского мохнаторукого краба подробно изучен и описан японскими исследователями, которые проводили наблюдения как в лабораторных условиях, так и в естественной среде, где спаривающиеся особи встречаются преимущественно в низовьях рек и прибрежной зоне моря (Morita, 1974; Kobayashi, Matsuura, 1994a, 1995a; Kobayashi, 1999a, 2003).

Для ряда видов крабов характерно предкопулятивное поведение (*precopulatory behavior*) самцов, некоторые крабы сем. Majidae спариваются только в то время, когда у самок мягкий панцирь (Hartnoll, 1968). Аналогичные особенности отмечены и у *Paralithodes camtschaticus*, спариванию особей которого предшествует линька самки, а перед ней наблюдается так называемая стадия «рукопожатия» (*handshaking*): встретив самку, самец захватывает ее клешнями за клешни и держит так до 16 сут (Powell et al., 2001). Сопряжение особей японского мохнаторукого краба начинается без предкопулятивного поведения самцов, при этом самцы и самки имеют твердый панцирь (межлиночная стадия) (Hartnoll, 1968; Kobayashi, Matsuura, 1994b).

Обнаружив самку, самец мохнаторукого краба захватывает ее, и начинается процесс совокупления. При этом его продолжительность по данным разных авторов варьирует. Согласно Морита (Morita, 1974), продолжительность совокупления составляет 37–51 мин при температуре воды 9–10 °С, другие японские авторы (Kobayashi, Matsuura, 1994b) указывают меньшее время — 14–50 мин. По их данным продолжительность совокупления зависит от температуры воды, размеров спаривающихся особей и предположительно от количества спермы.

Закончив копуляцию, самец удерживает самку несколько часов (так называемая «посткопулятивная охрана» (*postcopulatory guarding*)), и затем в тот же день самки откладывают яйца на плеоподы (Lee, Kho, 1993; Kobayashi, Matsuura, 1994b). Некоторые самки отклоняют самцов в течение нескольких дней или недель только потому, что их яичники еще недостаточно созрели (Kobayashi, Matsuura, 1994b). После того как гонады созрели и готовы к оплодотворению, самки спариваются с самцами и откладывают яйца уже через несколько часов. У некоторых видов крабов время откладывания яиц после совокупления может варьировать от нескольких часов до месяцев. Так, например, *Ch. opilio* откладывает яйца в течение 24 ч после совокупления (Watson, 1972), а такие крабы, как *Maja squinado* (Carlisle, 1957), *Cancer magister* (Butler, 1960), *Cancer pagurus* (Edwards, 1966) в течение 5–6 мес.

Один самец японского мохнаторукого краба способен оплодотворить за короткое время несколько самок, а самки после одного спаривания откладывают яйца несколько раз за сезон размножения (Kobayashi, Matsuura, 1994a, b; Федосеев и др., 2001). Похожими биологическими особенностями обладают и крабы-стригуны, самки которых способны хранить сперму в семяприемнике длительный срок (годы!) и откладывать яйца более одного раза, не линяя и давая несколько пометов жизнеспособных личинок после единовременного спаривания (Conan et al., 1990).

Спаривание мохнаторуких крабов происходит при определенной солености воды. Так, спаривание китайского мохнаторукого краба наблюдали в естественных условиях при солености от 5 до 27 ‰, а в лаборатории — при 31 ‰, но предпочтительная соленость для спаривания составляет 10–17 ‰ (Peters, 1938; Hoestland, 1948; Hymanson et al., 1999), оптимальная температура — 9–12 °С (Anger, 1991). Спаривание может происходить и при солености около 5 ‰, однако самки не откладывают яйца (Линь и др., 1999). После того как гонады самок достигают зрелости при наличии благоприятных

внешних условий для нереста, самки могут откладывать яйца и без спаривания, но такие неоплодотворенные яйца не развиваются и опадают (Линь и др., 1999).

Для прикрепления яиц к плеоподам по данным некоторых авторов требуется соленость 25–26 ‰ (Panning, 1939; Hoestland, 1948; Haahtela, 1963; Ingle, 1986; Veldhuizen, Stanish, 1999). Паннинг (Panning, 1939) сообщал, что яйца китайского мохнаторукого краба не прикрепляются к плеоподам при низкой солености, утверждая, что цементоподобное вещество, которое прикрепляет яйца к волоскам плеопод, затвердевает только в воде с соленостью 25 ‰. В экспериментах Петерса (Peters, 1938) при солености 26–32 ‰ большинство яиц оказались прикрепленными к плеоподам. Китайские исследователи, по-видимому, основываясь на наблюдениях в естественной среде, указывают, что яйца успешно прикрепляются при солености 15 ‰ и температуре 14–15 °С (Zhao, 1980). В Калифорнии яйценосных самок *E. sinensis* встречали при солености 6–10 ‰, хотя неизвестно, при какой солености были отложены яйца (Veldhuizen, Stanish, 1999). Наиболее благоприятная соленость и температура воды для развития эмбрионов — соответственно 15–17 ‰ и 15–20 °С, но вообще успешное развитие возможно при солености 3–27 ‰ (Zhao, 1980).

Сведения о значениях солености и температуры воды, при которых происходят спаривание и нерест японского мохнаторукого краба в водах Приморья, практически отсутствуют. Имеются данные, что температура воды в начале нереста самок составляет 7–10 °С (Барабанщиков, 2002). Соленость воды в местах, где встречаются яйценосные самки, изменяется в пределах 10–35 ‰ как в течение всего сезона, так и в течение суток. По нашим данным, в устьевой зоне р. Амба и ее побережье, где в основном были сконцентрированы самки, соленость воды менялась в течение дня и варьировала от 4 до 31 ‰. Температура воды в июле-августе в среднем составляла 28 °С, достигая на мелководьях 32–35 °С. В Тавричанском лимане (мыс Речной — о. Речной) температура воды составляла 16 °С, соленость — 30 ‰. В лабораторных условиях японские авторы выяснили, что нормальное эмбриональное развитие японского мохнаторукого краба происходит при температуре воды 17–23 °С и солености 14,0–31,5 ‰ (Lee, Kho, 1993).

Число кладок. Оценка числа кладок важна не только для понимания закономерностей размножения и экологии воспроизводства, но также для решения практических задач, связанных с культивированием крабов, акклиматизацией и мероприятиями по восстановлению промысловой численности. Однако непосредственный подсчет числа пометов в течение всей жизни практически любого вида ракообразных чрезвычайно затруднителен. Обычно для этих целей требуются либо многолетние наблюдения в природе, либо проведение долгосрочного эксперимента (Хмелева, 1988).

Так, Кобаяси и Мацуура (Kobayashi, Matsuura, 1995a) в лабораторных условиях выяснили, что самки японского мохнаторукого краба откладывают яйца максимум три раза, при этом объем яиц в последней кладке значительно уменьшается. Похожую тенденцию они наблюдали и в естественных условиях. Первую откладку яиц авторы классифицировали как стадию А, вторую — как стадию В и третью — как стадию С. По количеству и типу яйценосных самок были выделены две группы, которые нерестятся в разные периоды: первый период — между сентябрем и декабрем, второй — между январем и маем. Численность яйценосных самок и мертвых крабов во второй период больше, чем в первый. Указанные группы самок различаются по времени созревания, откладывания яиц и последующей смерти. Небольшое количество крабов, относящихся к первой группе, может мигрировать в море в начале сентября. Осенью и в начале зимы они нерестятся до трех раз, а после завершения размножения погибают зимой. Вторая группа, включающая большее количество особей, мигрирует в море в середине осени и нерестится зимой, весной и в начале лета. После завершения размножения эти крабы гибнут весной или в начале лета (Kobayashi, Matsuura, 1995a).

В середине июня в Тавричанском лимане (мыс Речной — о. Речной) практически все пойманные самки имели объем кладки, характерный для стадии А, значит, особи

отнерестились первый раз (рис. 63). В июле в устьевой зоне р. Амба в уловах преобладали самки стадий В и С практически в равных количествах, следовательно, они отложили яйца на плеоподы второй и третий раз. В августе самок на стадии С (третья кладка) было в 1,5 раза больше, чем на стадии В (вторая кладка), к тому же увеличилось количество особей, выпустивших личинок (рис. 63).

Исходя из литературных данных (Kobayashi, Matsuura, 1995a; Kobayashi, 1999a, 2003) и собственных наблюдений (рис. 63), можно сделать вывод, что после вылупления личинок из первой порции яиц происходит откладывание их второй порции. При этом у яйценосных самок развитие яичников происходит по той же схеме, что и у неядценосных (развитие яичников у неядценосных самок подробно рассмотрено в главе 6). Как видно из данных табл. 28, у яйценосных самок (стадия А), пойманных в Тавричанском лимане, яичники находились на разных стадиях зрелости. Так, 88,4 %

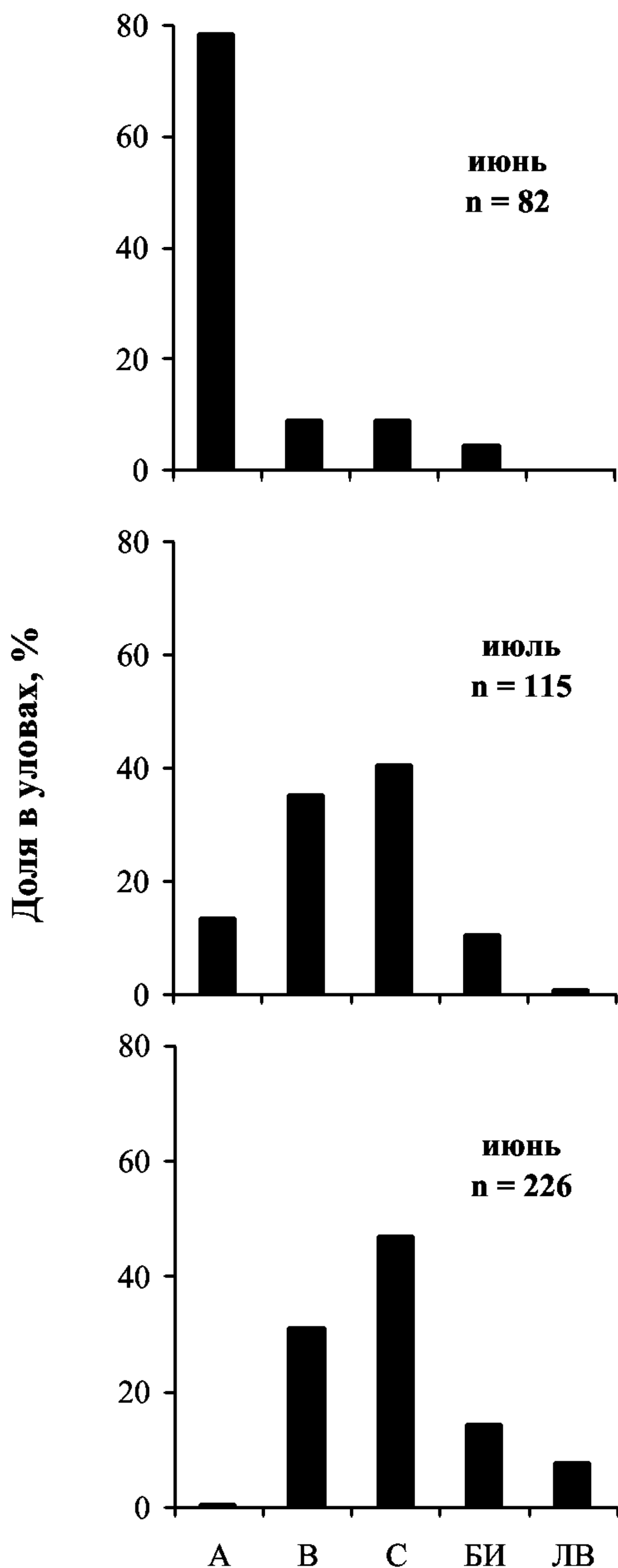


Рис. 63. Функциональные группы самок японского мохнаторукого краба в Тавричанском лимане летом 2004 г.: А, В и С — стадии яйценосных самок (соответственно первая, вторая и третья порции яиц); БИ — без «икры»; ЛВ — личинки выпущены

Fig. 63. Functional groups of Japanese mitten crab females in Tavrichanskii Liman in summer, 2004: A, B and C — stages of oviparous females (first, second and third portion of eggs, respectively); БИ — without eggs; ЛВ — larvae released

особей имели гонады на 5-й стадии, т.е. в основном были заполнены зрелыми ооцитами. При этом GSI увеличивался от 3,1 до 12,9 % (табл. 28). В устьевой зоне р. Амба наблюдалась аналогичная картина. Яичники у яйценосных самок (стадии В и С) также находились на разных стадиях зрелости. Особи в основном имели гонады на 3- и 5-й стадиях (соответственно 23,3 и 42,8 %). При этом средний GSI был значительно ниже (от 1,4 до 3,4 %) (табл. 28), с чем связано уменьшение объема кладки с каждым разом.

Таблица 28
Стадии зрелости яичников и GSI яйценосных самок японского мохнаторукого краба в разных районах

Table 28
Ovary's maturation stages and GSI of oviparous females of Japanese mitten crab in different regions

Дата, район	Стадия зрелости яичника	Доля, %	GSI		n
			lim	$M \pm m$	
Июнь Тавричанский лиман	1	1,4	–	1,4	1
	2	–	–	–	–
	3	5,8	1,8–4,5	$3,1 \pm 0,6$	4
	4	1,4	–	1,4	1
	5	88,4	4,3–21,2	$12,9 \pm 1,0$	61
	6	3,0	1,3–1,7	$1,5 \pm 0,2$	2
Июль-август Устьевая зона р. Амба	1	0,5	–	1,1	1
	2	13,6	0,5–3,0	$1,4 \pm 0,1$	28
	3	23,3	0,6–4,5	$1,5 \pm 0,1$	48
	4	6,8	1,1–2,3	$1,7 \pm 0,1$	14
	5	42,8	1,3–11,8	$3,4 \pm 0,4$	88
	6	13,0	0,5–1,9	$1,1 \pm 0,1$	27

У яйценосных самок стадии С и у особей на стадии ЛВ, отловленных с июня по август в вышеуказанных районах, обнаружили повторно созревающие гонады на разных стадиях зрелости. Так, в июле у большинства (45,5 %) самок стадии С по состоянию гонад (стадия зрелости 6) было видно, что яйца были отложены относительно недавно. Кроме того, 36,6 % самок находилось на 3- и 4-й стадиях зрелости, а в августе самок с 6-й стадией в уловах было всего 8,2 %, бóльшая же часть особей имела гонады на 2- и 3-й стадиях (соответственно 30,6 и 48,9 %). Среди самок на стадии ЛВ преобладали особи с гонадами 2- и 5-й стадий зрелости (соответственно 37,5 и 50,0 %).

Расчеты по формуле для определения теоретически возможного числа пометов у ракообразных показали, что самки японского мохнаторукого краба в этих двух районах могут давать около 7 пометов (минимальная CW 42 мм, максимальная — 79 мм): $N = 1,35 \cdot (79/42)^{2,5} = 6,5$. Однако если учесть, что максимальная CW самки в наших сборах составляет 89 мм (см. табл. 12), то возможное количество пометов увеличивается до 9. Полученные расчетным путем данные несопоставимы с результатами японских исследователей и нашими наблюдениями в полевых условиях*, однако теоретически такое число пометов вполне допустимо. Известно, что обычно число кладок за период жизни самок в любой точке ареала ниже, чем они способны дать при оптимальных условиях, т.е. потенциальные репродуктивные возможности полностью никогда не реализуются. При этом причины могут быть самыми разными: неблагоприятные абиотические условия, ухудшение обеспеченности пищей и т.д. (Хмелева, 1988).

На всем протяжении исследований в сборах присутствовали неядценосные самки ($n = 30$), причем их число увеличивалось к августу (рис. 63). При этом гонады этих

* В ходе экспериментов по культивированию японского мохнаторукого краба на НПЦМ «Заповедное» в 2007 г. число пометов достигало 5 (в среднем 3) (Соколов, 2008).

самок находились как на начальных стадиях развития (2–3-й стадии зрелости — 25 %), так и на последних (4–5-й стадии — 75 %). Для объяснения данного факта может быть предложено несколько версий. Во-первых, возможно, что эти самки не встретили самцов, которые могли бы их оплодотворить. Во-вторых, возможно, что в исследуемых реках, как и в водоемах Японии (Kobayashi, Matsuura, 1995a), по срокам нереста также выделяется две группы самок. Поэтому пойманные самки без кладок могли принадлежать к позднее мигрирующей группе.

Таким образом, резюмируя вышеизложенное, на основе визуальных наблюдений в природе и анализа физиологического состояния можно сделать предположение, что в водах Приморья самки нерестятся несколько раз (не менее трех) за сезон размножения, а по расчетным данным количество пометов может достигать 6–9.

Плодовитость. По нашим данным, количество яиц у самок японского мохнаторукого краба в р. Амба варьировало от 15 до 676 тыс. яиц (среднее — 262 тыс. яиц), в р. Раздольной — от 29 до 598 тыс. яиц (среднее — 323 тыс. яиц), при этом средняя величина у самок из р. Раздольной была достоверно выше (в обоих районах анализировались особи с CW 50–72 мм). Подобные различия в количестве яиц могут быть объяснены двумя версиями: во-первых, более благоприятными условиями обитания мохнаторукого краба в р. Раздольной, по сравнению с р. Амба. Известно, что кроме физиологической обусловленности и влияния таких факторов, как температура, соленость, плотность популяции и пресс хищников, плодовитость зависит, прежде всего, от степени обеспеченности пищей (Никольский, 1974; и мн. др.), которая может регулировать количество яиц в кладке в пределах изменений, характерных для каждого вида (Хмелева, 1988). Во-вторых, наоборот, в результате отклика на антропогенное воздействие (загрязнение, промысел), вызывающее повышенную смертность, которая компенсируется за счет увеличения плодовитости.

Количество яиц в кладке самки одного и того же размера различалось в несколько раз (табл. 29). Это обусловлено тем, что подсчитывались порции первого, второго или третьего нерестов. Из данных табл. 29 видно, что в первой кладке количество яиц наибольшее, во второй — их меньше, в третьей — число яиц минимально.

Таблица 29

Количество яиц в кладке японского мохнаторукого краба в разных районах

Table 29

Number of eggs in one clutch of Japanese mitten crab in different regions

Район	n	№ кладки	Ширина карапакса, мм		Кол-во яиц в кладке, тыс. шт.	
			<i>lim</i>	$M \pm m$	<i>lim</i>	$M \pm m$
Устьевая зона р. Амба	40	1	53–72	$61,1 \pm 0,8$	143–676	$407,0 \pm 20,4$
	33	2	42–79	$59,3 \pm 1,6$	47–388	$215,0 \pm 16,2$
	28	3	47–76	$60,3 \pm 1,4$	15–150	$54,8 \pm 5,7$
Мыс Речной — о. Речной	41	1	50–72	$60,6 \pm 1,0$	156–598	$374,0 \pm 19,7$
	8	2	53–68	$60,3 \pm 1,9$	106–323	$203,0 \pm 25,6$
	4	3	54–62	$58,3 \pm 1,9$	29–50	$37,2 \pm 4,6$

Снижение числа яиц в каждой последующей кладке известно и у других животных, которые имеют только один репродуктивный сезон (Begon, Parker, 1986; Ito, 1997). Имеющиеся к настоящему времени данные позволяют определить F лишь у нескольких размерных групп мохнаторукого краба из р. Амба (табл. 30).

Количество яиц в первой и второй кладках находится в пропорциональной зависимости от ширины карапакса и массы тела самок. В то же время количество яиц в третьей кладке не связано с размерно-весовыми параметрами (рис. 64). Полученные материалы показали, что зависимость плодовитости (F , тыс. яиц) от CW (мм) и массы (W , г) для японского мохнаторукого краба из р. Амба может быть выражена уравнением для первой кладки:

$$F = 19,65CW - 785,14, F = 3,12W + 26,57,$$

для второй кладки:

$$F = 8,94CW - 283,48, F = 1,44 + W64,02.$$

Аналогичные зависимости для краба из р. Раздольной для первой кладки выражаются уравнением:

$$F = 17,90CW - 709,65, F = 3,26W - 12,36,$$

для второй кладки:

$$F = 7,76CW - 264,72, F = 1,83W - 1,44.$$

Наши данные по плодовитости мохнаторукого краба вполне согласуются с исследованиями других авторов. В работе Кобаяси (Kobayashi, 2001) указывается, что плодовитость японского мохнаторукого краба возрастает с увеличением ширины карапакса и уменьшается от нереста к нересту. По его данным, плодовитость составляет 230 тыс. яиц при CW 40 мм, 390 тыс. яиц — при 50 мм, 650 тыс. яиц — при 60 мм и 980 тыс. яиц — при 70 мм. Количество яиц в первой кладке изменялось от 120 тыс. (CW 40 мм) до 600 тыс. (CW 70 мм), во второй — от 80 до 300 тыс., в третьей — от 20 до 80 тыс. яиц.

Таблица 30

Плодовитость разных размерных групп японского мохнаторукого краба р. Амба, тыс. яиц

Table 30

Fecundity of different size groups of Japanese mitten crab, Amba River, thousands of eggs

Размерная группа, мм	<i>lim</i>	$M \pm m$
50–54	529–548	$538,3 \pm 12,5$
55–59	541–618	$564,9 \pm 25,5$
60–64	530–816	$658,5 \pm 15,9$
65–69	825–884	$854,3 \pm 29,0$

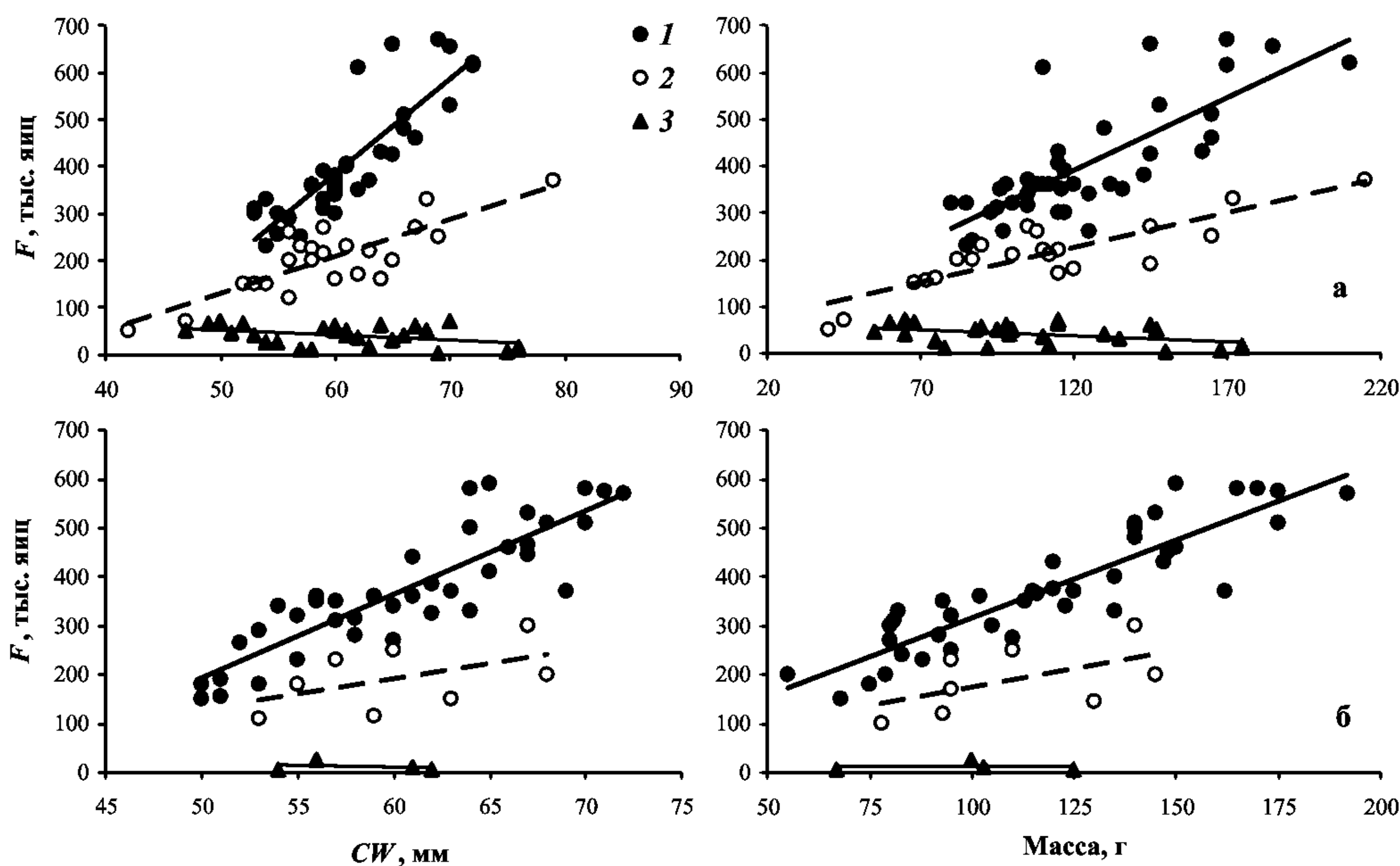


Рис. 64. Зависимость количества яиц в кладке от ширины карапакса (мм) (слева) и массы тела (г) (справа) у японского мохнаторукого краба из рек Амба (а) (июнь-август, 2004–2005 гг.) и Раздольная (б) (июнь 2004 г.): 1, 2 и 3 — соответственно первая, вторая и третья кладки

Fig. 64. Relationship of egg number in clutch from carapace width (mm) (left column) and body weight (g) (right column) of Japanese mitten crab from Amba River (а) (June-August, 2004–2005) and Razdol'naya River (б) (June, 2004): 1, 2 and 3 — first, second and third clutch, respectively

Для каждой из кладок была выявлена положительная зависимость между количеством яиц и *CW* (Kobayashi, 2001). Зависимость между плодовитостью и *CW* выражается линейной функцией и у других видов прибрежных крабов (Fukui, 1988). Многочисленными исследованиями было показано, что плодовитость животных находится в прямой зависимости от их линейных размеров и массы.

По данным Е.И. Барабанщикова (2002), в водоемах Приморья количество яиц в кладке у самок изменялось от 3–5 до 800 тыс. яиц*, при этом общая плодовитость может достигать 1500–2000 тыс. яиц. По данным А.С. Соколова (2008), суммарная плодовитость самок из р. Раздольной в условиях эксперимента составляла 270–2610 тыс. яиц (в среднем 1150 тыс. яиц, $n = 12$). У самок родственного китайского мохнаторукого краба в одной кладке насчитывается около 300–500 тыс. яиц, самки могут нереститься 2–3 раза, а общая плодовитость составляет 250–1000 тыс. яиц (Lee, Yamazaki, 1990; Cohen, 1995; Линь и др., 1999).

Размер яиц. В Тавричанском лимане преобладали самки, находящиеся на стадии развития эмбрионов *c*, средний диаметр яиц у них составил 394 мкм (328–430 мкм). В устьевой зоне р. Амба наиболее часто встречались особи на стадии *b*, средний размер яиц у которых составил 378 мкм (300–450 мкм). Размер яиц меняется в зависимости от стадии развития. На стадии *c* средний и максимальный диаметры яиц достигают наибольших размеров (табл. 31). Увеличение размеров яиц по мере развития известно у многих декапод (Henmi, 1989; Zimmerman, Felder, 1991; Клитин, 2003). Связи между диаметром яиц, с одной стороны, и шириной карапакса и массой самок, с другой стороны, не выявлено (рис. 65).

Таблица 31

Изменение диаметра яиц (мкм) японского мохнаторукого краба в зависимости от их стадии развития в разных районах, лето 2004 г.

Table 31

Variability of egg diameter (μm) of Japanese mitten crab depending on its development stage in different regions in summer, 2004

Район	n	Стадия	lim	$M \pm m$
Тавричанский лиман	7	<i>a</i>	328–367	$346,3 \pm 5,0$
	10	<i>b</i>	335–377	$357,0 \pm 4,1$
	36	<i>c</i>	378–430	$413,0 \pm 2,1$
Устьевая зона р. Амба	25	<i>a</i>	300–365	$344,0 \pm 4,5$
	43	<i>b</i>	323–387	$370,3 \pm 2,4$
	33	<i>c</i>	333–450	$414,3 \pm 4,7$

В Приморье, по данным Е.И. Барабанщикова (2002), диаметр яиц японского мохнаторукого краба составляет 375–475 мкм. В водоемах Японии средний диаметр яиц варьирует от 292 до 434 мкм в зависимости от стадии развития и сезона. Температура воды рассматривается как главный фактор, определяющий размер яиц. Известно, что яйца, отложенные в теплый сезон, более мелкие (Kobayashi, Matsuura, 1995d).

Продолжительность эмбрионального развития у мохнаторукого краба в водах Приморья пока не установлена, однако имеются данные о продолжительности развития яиц в водах Японии: в зависимости от температуры воды она изменяется от 15 до 79 дней (Kobayashi, Matsuura, 1995d). Большинство прибрежных крабов, обитающих в

* Данные этого автора основаны на смешанном материале (см. сноску на с. 3), поэтому можно полагать, что минимальные из приводимых оценок (3–5 тыс. яиц) относятся к другому виду (*Hemigrapsus* sp.). В этом убеждает и то, что минимальная плодовитость отмечена Е.И. Барабанщиковым (2002, рис. 10, с. 236) у самок с *CW* 17,5–27,5 мм. По нашим данным, *E. japonica* созревает в водоемах Приморья при *CW* не менее 40 мм (см. раздел «Размер наступления половой зрелости»), в водах Японии — не менее 36 мм (Kobayashi, Matsuura, 1991).

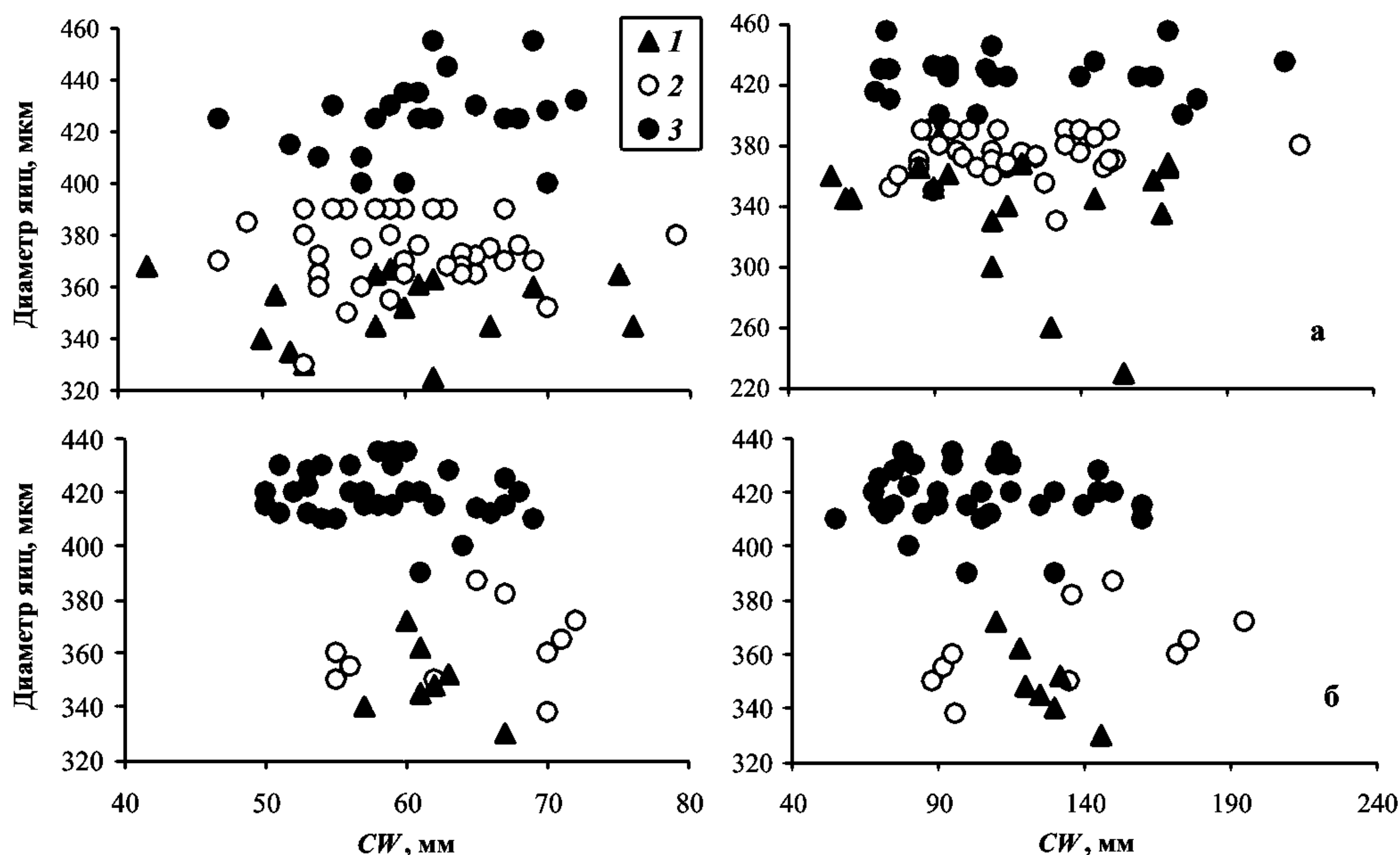


Рис. 65. Соотношение диаметра яиц (мкм), ширины карапакса (мм) (слева) и массы тела (г) (справа) у японского мохнаторукого краба из рек Амба (а) и Раздольной (б). Стадии зрелости яиц: 1 — стадия а; 2 — стадия б; 3 — стадия с

Fig. 65. Correlation of egg diameter and carapace width (mm) (left column) and body weight (g) (right column) of Japanese mitten crab from Amba River (а) and Razdol'naya River (б). Development stage of eggs: 1 — stage а; 2 — stage б; 3 — stage с

водах Японии, размножаются летом (*Hemigrapsus sanguineus*, *H. penicillatus*, *Gaeticte depressus*) или зимой (*Acmaeopleura parvula*) и соответственно имеют ограниченную продолжительность развития яиц (10–30 дней у летнерестующих и 40–90 дней у зимнерестующих видов) (Fukui, 1988).

Сроки размножения. По данным, полученным в прибрежье р. Амба, первые яйценосные самки появляются в уловах в конце апреля и встречаются до начала сентября, т.е. сезон размножения мохнаторукого краба длится приблизительно 5 мес. Согласно исследованиям японских авторов (Kobayashi, Matsuura, 1995d), на юге Японии (префектура Фукуока) этот краб размножается приблизительно 10 мес (с начала осени до начала лета), при этом температура воды во время репродуктивного сезона варьирует от 10 до 27 °С. В северных районах Японии период размножения короче: с декабря по июнь (Kobayashi, 1999a).

Поведение. Наблюдения за поведением особей японского мохнаторукого краба в период размножения проводили в приустьевом районе р. Амба, где были отмечены наносы коряг, покрытых энтероморфой. Самок в основном находили под корягами, где можно было обнаружить до 10–15 особей. Самцы часто свободно передвигались по песчаному дну и были хорошо заметны на глубинах от 0,1 до 0,7 м. Крабы были широко рассредоточены в устьевой зоне. Средний улов на ловушку составлял 2–3 экз./сут.

Поведение самцов и самок различалось. Яйценосные самки вели скрытный образ жизни, что, по-видимому, связано с избеганием ими освещенности, а также укрытием от самцов, которые могут преследовать и нападать на них, травмируя кладку. Известно, что самки вынашивают яйца под абдоменом в целях не только защиты, но и инкубирования, в ходе которого эмбрионы снабжаются кислородом (Линь и др., 1999). Самцы, напротив, были активны и свободно передвигались по дну, по-видимому, в поисках самок для спаривания. Подобное поведение особей японского краба в естественных

условиях описано в работе японских авторов (Kobayashi, Matsuura, 1994a). Многие самки прятались в песок или под камнями, самцы же свободно передвигались по дну. Эпибионты (в основном зеленые водоросли) на карапаксе и ногах наиболее часто обнаруживались у самцов, что, по предположению авторов, связано с их более активными перемещениями. У крабов, пойманных в море, часто отмечали отсутствие ходильных ног и клешней, а также их облысение (Kobayashi, Matsuura, 1997). Облысевшие клешни и отсутствующие конечности мы также наблюдали при лове крабов в эстуарной и прибрежной зоне моря.

При возникновении опасности краб обычно проявляет защитную реакцию: может принимать угрожающую позу, разводя в стороны клешни, нападать (особенно крупные самцы), либо затаиваться или убегать (Дулькейт, 1937). При поимке крабов у них часто легко отпадают клешни и ноги, что, по-видимому, также является защитной реакцией.

Посленерестовая гибель. В литературе имеются противоречивые данные относительно смертности мохнаторуких крабов после размножения. Большинство авторов полагает, что особи японского и китайского крабов погибают после размножения в прибрежной зоне моря (Kobayashi, Matsuura, 1995a, 2003; Xu, Li, 1996), другие же при наблюдении крабов после нереста отмечали их нормальное физиологическое состояние (Gu, He, 1997).

По данным наших сборов ослабленных и мертвых крабов в устьевой зоне р. Амба и ее морском побережье было сделано предположение, что весьма значительная часть особей после размножения действительно элиминируется. Причем наибольшее количество мертвых самцов было отмечено в августе, а самок — в сентябре. Так, в третьей декаде июля здесь обнаружили 19 мертвых самцов и одну яйценосную самку. В середине августа количество обнаруженных мертвых самцов и самок увеличилось соответственно до 33 и 5 экз. В середине сентября в устьевой зоне не было встречено ни одной особи, только в самом устье — 30 самок. Они были слабыми, практически не передвигались. Панцири были полностью покрыты зелеными водорослями и заилены, что свидетельствовало о малой подвижности. Большинство животных находилось в предлиночном состоянии. На берегу же было обнаружено 25 мертвых самок, все они были уже без яиц.

В водах Японии самцы и самки, которые мигрируют в море и участвуют в размножении, погибают без последующей линьки. Неоднократно также наблюдали мертвых яйценосных самок (Kobayashi, 2003). Гибель крабов приходится на два периода: сентябрь-январь (массовая гибель в ноябре-декабре) и ноябрь-май (наибольшее число особей гибнет в апреле-мае). Причем самцы погибают раньше, чем самки (Kobayashi, 1999a). По мнению японских исследователей (Kobayashi, Matsuura, 1995b, 2003), смерть крабов может быть результатом повышенных затрат энергии в ходе катадромной миграции и размножения. Главная причина посленерестовой гибели крабов, по-видимому, связана с завершением онтогенетического цикла и определяется генетически запрограммированной продолжительностью жизни (Олифиренко и др., 2004).

Вместе с тем имеются данные о том, что осенью в водоемах Приморья какая-то часть японского мохнаторукого краба перемещается из морского побережья обратно в реки. Предположительно осенняя миграция этих крабов продолжается до конца октября — начала ноября (Олифиренко и др., 2004). Кроме того, в уловах в осенний период часто встречаются крабы, у которых на карапаксе и ногах отмечены гидроидные полипы, баянусы или следы от них, что свидетельствует о пребывании этих крабов в море. Таким образом, в будущих исследованиях необходимо найти ответы на следующие вопросы: действительно ли половозрелые особи японского мохнаторукого краба совершают перемещения обратно в реку после нереста? Если да, то какая часть особей выживает после нереста? Сколько раз такие особи способны принимать участие в размножении, и сколько лет они живут после половозрелой линьки?

Некоторые черты биологии личинок и молоди. Развитие мохнаторуких крабов включает пелагический этап, в течение которого личинка проходит пять стадий зоза и одну стадию мегалопы (Liang et al., 1974; Ishida, 1976; Kim, Hwang, 1995; Montru et al., 1996; Ng et al., 1998; Корниенко, Корн, 2005). Пелагическое развитие, в особенности через стадию живущей в планктоне личинки, обеспечивает носителю подобной стратегии лучшие возможности для расселения вида за пределы репродуктивных зон и заселения новых биотопов. Именно в этом, по мнению ряда биологов, заключается основной биологический смысл планктонной личиночной стадии (Милейковский, 1976). Считается, что именно во многом благодаря пелагическому типу развития для многих крабов, в том числе и для мохнаторуких (особенно для *E. sinensis*, как показано выше, в главе 3), характерно широкое распространение. В связи с этим, по-видимому, можно предполагать, что широкий разнос личинок мохнаторуких крабов, их высокая численность и адаптации к условиям окружающей среды и определяют успех репродуктивной стратегии этих крабов. Добавим, что, обитая в пелагиали, личинки краба имеют доступ к огромным пищевым ресурсам толщи воды. Именно поэтому пелагические стадии в раннем онтогенезе характерны для огромного количества видов и групп беспозвоночных и рыб.

По наблюдениям в Японии и Китае выклюнувшиеся в эстуарии при солености воды около 20 ‰ (10–25) личинки японского и китайского мохнаторуких крабов поднимаются в приповерхностные и поверхностные слои воды, где и развиваются последние стадии зоза, распространяясь с помощью поверхностных течений на смежные акватории (в том числе с более высокой соленостью). По прошествии от 2 нед до 3 мес со дня появления в планктоне личинки, готовясь к оседанию, опускаются в придонные слои (Anger, 1991; Kobayashi, 1999a). Мегалопы, еще сохраняющие способность к плаванию, попав в поле действия придонных течений, направленных к эстуариям рек, переносятся в эти распресненные районы (рис. 66). Небезынтересной особенностью

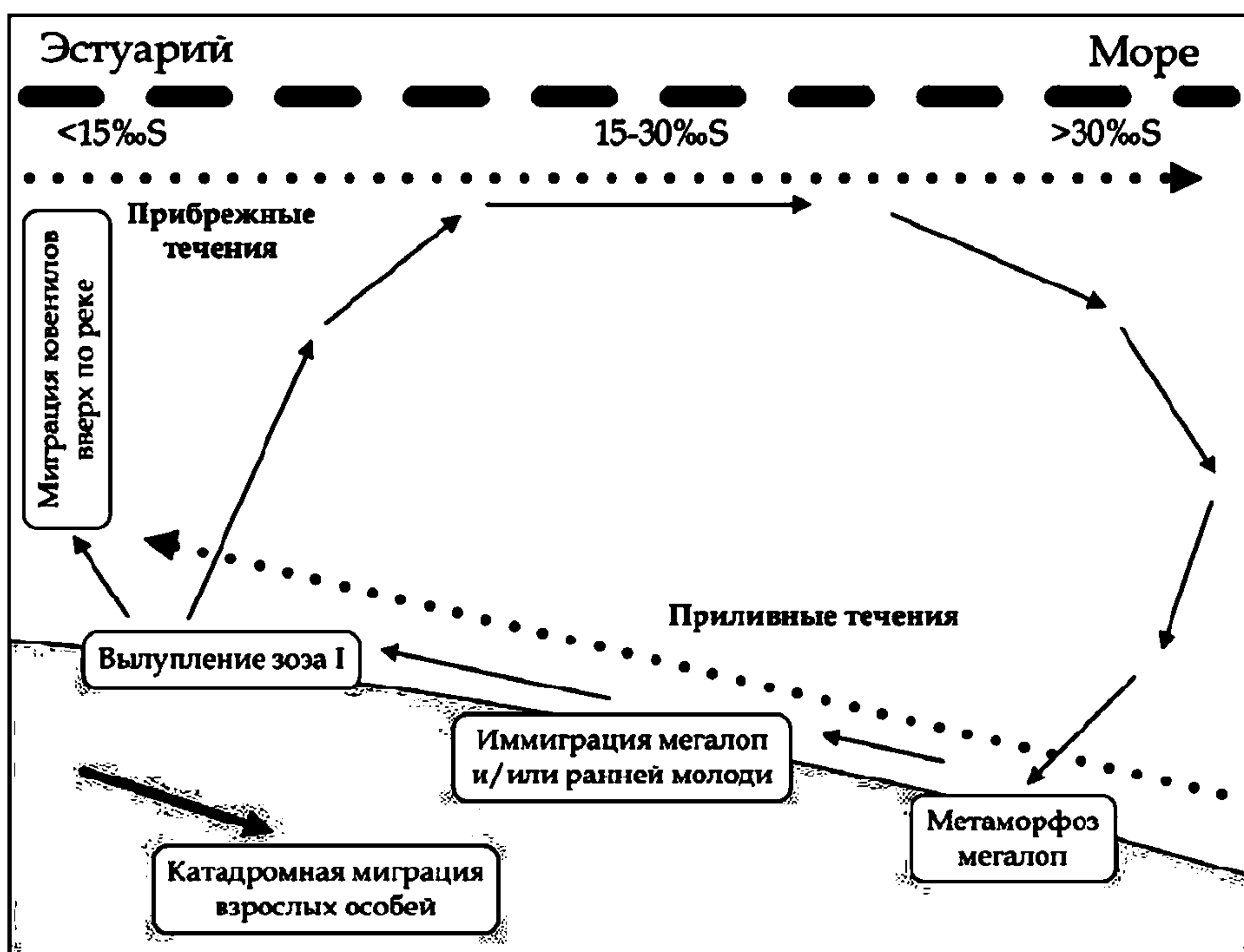


Рис. 66. Схема онтогенетических миграций мохнаторуких крабов (по: Anger, 1991)
Fig. 66. Scheme of ontogenetic migrations of mitten crabs (by: Anger, 1991)

мегалоп японского мохнаторукого краба являются положительный реотаксис и формирование повышенных концентраций в присутствии зарослей водорослей (Kobayashi, 2006). Осев на дно, после метаморфоза мегалопы превращаются в мальков, которые могут оставаться в эстуарной части реки некоторое время (точные сроки пребывания здесь мальков не известны) или немедленно мигрировать вверх по течению в реки (Panning, 1938; Anger, 1991).

Согласно данным Исиды (Ishida, 1976), выживаемость ранних стадий зоэа (I–IV) японского мохнаторукого краба уменьшается с понижением солености. Однако V стадия зоэа, мегалопы и первая взрослая стадия уже могут жить в пресной воде. Аналогичные результаты были получены и по экологии личинок *E. sinensis*. Личинки китайского мохнаторукого краба предпочитают теплую воду (не ниже 15–18 °C), при этом температура воды ниже 12 °C препятствует развитию зоэа I. При низкой солености и температуре у этого краба иногда наблюдается дополнительная (VI) стадия зоэа и дополнительная стадия мегалопы (Anger, 1991; Montru et al., 1996). Изменения в развитии, связанные с неблагоприятными условиями окружающей среды, наблюдали также и у крабов из родственного семейства Grapsidae: *Cyclograpsus integer* (Gore, Scotto, 1982), *Aratus pisoni* (Diaz, Bevilacqua, 1987) и у *Metasesarma rubripes* (Montru et al., 1990). Зоэа I–III могут рассматриваться как эвригалинные стадии. При оптимальной температуре они легко выносят соленость воды между 10 и > 30 ‰. У зоэа IV–V постепенно уменьшается толерантность к низким соленостям и появляется предпочтение к водам с морской соленостью. У мегалоп по сравнению с зоэа, наоборот, увеличивается толерантность к пониженной солености.

После постепенной акклиматизации от морской к солоноватой воде возможен метаморфоз мегалоп при низкой солености (≤ 5 ‰), при которой зоэа не выживают (Anger, 1991). В естественных условиях мегалоп часто находили в прибрежной зоне Северного моря (Hinrichs, Grell, 1937) и в эстуарии р. Эльба, включая пресноводную зону (Schnakenbeck, 1933; Panning, 1936, 1939). Это показывает, что метаморфоз китайского мохнаторукого краба возможен в пограничных зонах между морскими и пресными водами, при этом, по-видимому, необходимо некоторое время для акклиматизации к низкой солености на стадии мегалопы.

По мнению Паннинга (Panning, 1936), теоретически мегалопы могут мигрировать в эстуарий р. Эльба со скоростью 40 км в день. Однако лабораторные эксперименты Ангера (Anger, 1991) с разной соленостью показали, что это маловероятно, так как резкое уменьшение солености вызывает высокую или даже полную смертность. Похожие различия условий обитания личинок и мальков или личинок и взрослых животных известны также и у других видов прибрежных крабов (Diaz, Bevilacqua, 1986; Anger et al., 1990; Montru et al., 1990).

Личиночное и мальковое развитие японского мохнаторукого краба в водоемах Приморья до последнего времени было изучено слабо, к примеру, о личинках и мальках японского мохнаторукого краба даже не упоминается в недавней обобщающей работе В.А. Омеляненко (2006), посвященной прибрежному меропланктону зал. Петра Великого. В полевых условиях были выполнены лишь ограниченные наблюдения за распространением и численностью личинок этого вида в эстуариях Приморья (Барбанщиков, 2001, 2002, 2004).

В последние годы исследования биологии личинок японского мохнаторукого краба были существенно расширены (Корниенко, Корн, 2005; Корниенко и др., 2007; Щербанова, 2008). В частности, в условиях эксперимента установлено, что при температуре 20–22 °C личиночное развитие японского мохнаторукого краба от вылупления из яйцевых оболочек до линьки на стадии мегалопы длится около 23 сут, длительность каждой стадии зоэа составляет 4–5 сут. Размеры карапакса зоэа увеличиваются от $0,55 \pm 0,30$ мм у зоэа I до $1,51 \pm 0,14$ мм у зоэа V (Корниенко, Корн, 2005). При температуре 25 °C продолжительность личиночного развития этого вида от вылупления из яйцевых обо-

лочек до линьки в мегалопу составила 17 сут, а размеры карапакса зоэа изменяются от $0,50 \pm 0,02$ мм у зоэа I до $1,31 \pm 0,05$ мм у зоэа V (Kim, Hwang, 1990). При температуре 21–23 °С продолжительность личиночного развития составила 20 сут, размеры личинок изменялись от 0,34 мм у зоэа I до 1,40 мм у зоэа V (Lai et al., 1986).

В водах Японии продолжительность личиночного развития мохнаторукого краба в зависимости от температуры воды изменяется от 2 нед до более чем 3 мес (Kobayashi, 1999a). Приведенные выше данные подтверждают хорошо известный факт, что при повышении температуры длительность развития и размер личинок у многих беспозвоночных умеренных и высоких широт уменьшаются. Некоторые расхождения в указанных выше размерах личинок можно также объяснить разными кормами, которые использовались при выращивании личинок.

Личинки японского мохнаторукого краба в зал. Восток встречались на протяжении 4 мес — с конца июня до конца сентября, но плотность их была сравнительно небольшой и не превышала 10 экз./м³ (Корниенко, Корн, 2005). В Амурском заливе в 2006 г. зоэа мохнаторукого краба присутствовали в планктоне с конца июня и до конца июля, а в 2007 г. — с середины июня до середины августа (Щербакова, 2008). В планктоне обнаружены все стадии развития от зоэа I до зоэа V. В 2006 г. личинки мохнаторукого краба обнаружены над глубинами 5–14 м на акватории, прилегающей к западному побережью Амурского залива вблизи устьев рек Барабашевка, Амба, Раздольная (частота встречаемости 53,8 %). Наибольшие плотности (7,5–10,5 экз./м³) отмечены севернее п-ова Песчаного (вблизи устьев рек Раздольная и Амба) (рис. 67).

В 2007 г. личинки обнаружены на всех станциях над глубинами до 26 м (рис. 68). Плотность личинок в два раза превысила максимальную концентрацию зоэа предыдущего года и варьировала в диапазоне от 0,8 до 20,0 экз./м³ (Щербакова, 2008). Наибольшие плотности (15–20 экз./м³) отмечены в северо-западной, наиболее опресненной части залива в непосредственной близости от устья р. Раздольной.

Температура воды во время развития личинок составляла 14–23 °С, соленость поверхностного слоя — 24–32 ‰. Продолжительность развития крабов в планктоне в 2006 г. составляла 28–30 дней, в 2007 г. — около 2 мес. В 2007 г. выпуск личинок был более растянутым, так как зоэа I встречались в планктоне более месяца (Щербакова, 2008).

В водоемах Японии оседание мегалоп на дно и превращение их в молодых особей происходит главным образом в середине осени (октябрь) и в конце весны (май-июнь). В то же время небольшое количество личинок оседает также в ноябре и январе-феврале

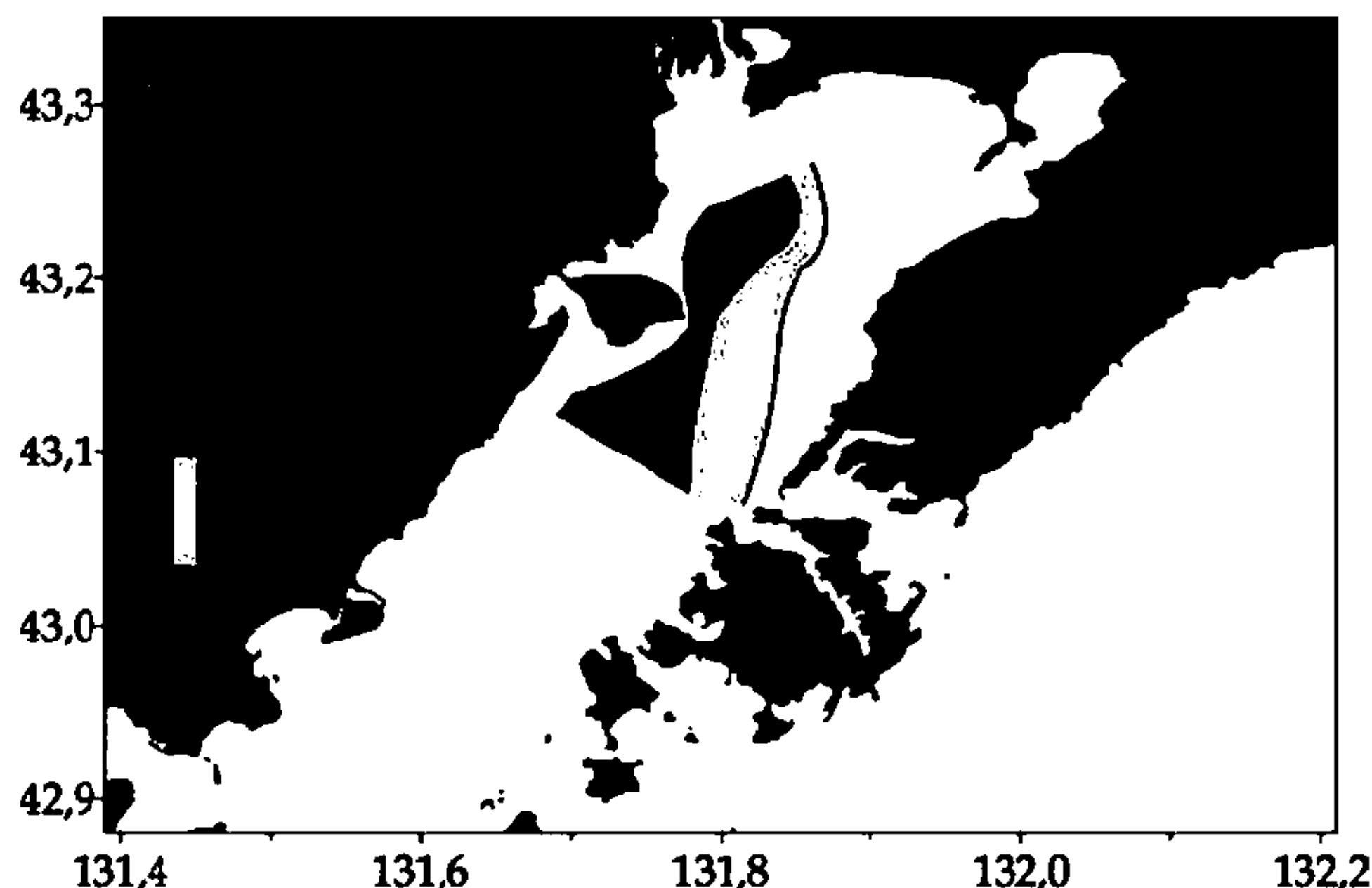


Рис. 67. Распределение личинок японского мохнаторукого краба в Амурском заливе летом 2006 г. (рис. 1 из: Щербакова, 2008)

Fig. 67. Distribution of Japanese mitten crab larvae in Amurskii Bay in summer, 2006 (fig. 1 from: Щербакова, 2008)

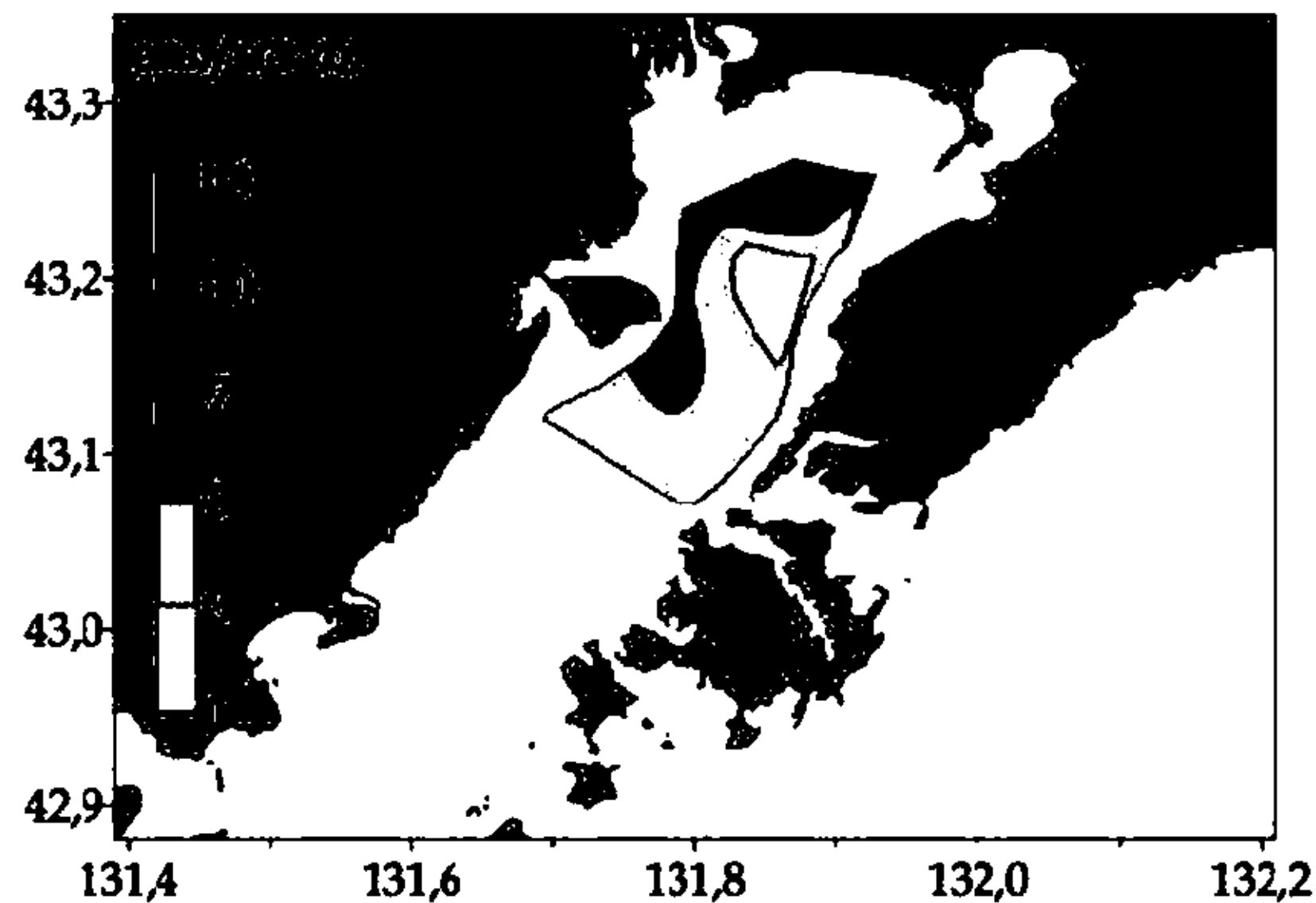


Рис. 68. Распределение личинок японского мохнаторукого краба в Амурском заливе летом 2007 г. (рис. 2 из: Щербакова, 2008)

Fig. 68. Distribution of Japanese mitten crab larvae in Amurskii Bay in summer, 2007 (fig. 2 from: Щербакова, 2008)

в верхней части эстуариев рек (Kobayashi, 1998). Вместе со взрослыми крабами мегалоп и мальков находили в местах с большим количеством укрытий: под камнями и валунами, на устричных банках и в зарослях водорослей (Kobayashi, 1998).

Самые мелкие крабы имеют ширину карапакса около 2 мм. После достижения минимального размера 3,6 мм они начинают мигрировать вверх по течению реки. Однако большинство личинок, которые осели зимой, не выживают из-за низкой температуры ($< 10\text{ }^{\circ}\text{C}$). Молодь краба, которая появилась осенью и зимой, остается в эстуарии и не растет до весны. Их миграция вверх по течению происходит в марте-июне. Они начинают расти в марте и достигают ширины карапакса около 10 мм в июне (8–9 мес после оседания), а молодь, появившаяся в мае-июне, растет очень быстро, достигая 10 мм в сентябре (4 мес после оседания личинок). Молодь начинает мигрировать вверх по течению в июле и заканчивает миграцию в августе (Kobayashi, 1998). В Китае мальки китайского краба мигрируют вверх по течению с февраля по начало мая (Tan, 1984), а в Европе — с марта по июль (Peters, 1938).

В водоемах Приморья вышеописанные процессы проходят в течение июля-сентября (Барабанщиков, 2002). По сообщению к.б.н. А.Б. Олифиренко, в начале сентября 2005 г. во время проведения бентосной съемки в эстуарии р. Раздольной в уловах дночерпателя встречались мальки японского мохнаторукого краба. Ранняя молодь краба здесь была также отловлена мальковым неводом нами в сентябре-октябре 2006 г. (рис. 69, табл. 32).

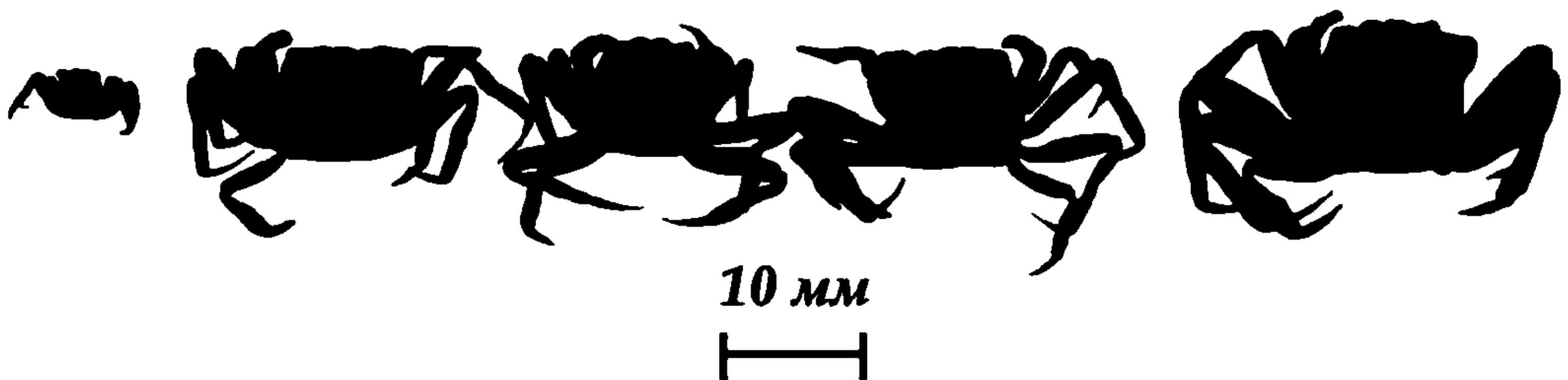


Рис. 69. Ранняя молодь японского мохнаторукого краба из эстуария р. Раздольной (5.09.2006)

Fig. 69. Youngest specimens of Japanese mitten crab from the estuary of Razdol'naya River (5.09.2006)

Таблица 32
Характеристика среды обитания ранней молоди японского мохнаторукого краба в низовьях
р. Раздольной

Table 32
Environmental characteristics of youngest specimens of Japanese mitten crab habitats in
downstream of Razdol'naya River

Дата	Район наблюдений	Орудия лова	СW, мм	n	Грунт	Глубина, м
Начало сентября 2005 г.	Основное русло (0,8–5,0 км от устья)	Дночерпатель	< 10,0	3	Илисто-песчаный	1,5–2,0
5.09.2006	Протока Семеновская (11 км от устья)	Мальковый невод	$\frac{3-10}{7,0 \pm 1,1}$	5	Ил с примесью ракуши корбикулы	1,0–1,5
12.10.2006	Основное русло (16 км от устья)	Мальковый невод	8,0	1	Ил	1,0–1,5

Литературные сведения о максимальных перемещениях вверх по течению реки для молоди японского краба отсутствуют. Однако имеются интересные данные о миграциях китайского мохнаторукого краба, ювенильные особи которого могут мигрировать вверх по течению рек на расстояние более 1000 км (Schaferna, 1935). Молодь этого краба была обнаружена в р. Янцзы (Китай) в 1500 км от устья, а в р. Эльба — в 700–800 км (Германия) (Cohen, 1995). Крабы перемещались со скоростью 1–3 км/сут и были наиболее активны ночью (Panning, 1939; Tan et al., 1991; Vincent, 1996).

Репродуктивная стратегия. Определение типа жизненной стратегии вида может служить отправной точкой для оценки устойчивости популяций к промысловому прессу и является исходной базой для разработки рекомендаций по рациональному использованию ресурсов (Adams, 1980). В рамках классификации, предложенной Вайнмиллером (Winemiller, 1989; Winemiller, Rose, 1992)*, японский мохнаторукий краб обладает признаками, характерными для периодичной «*periodic*» (высокая плодовитость, мелкие яйца, пелагическая планктотрофная личинка, переживание взрослыми особями неблагоприятного периода (зимовка)), оппортунистичной «*opportunistic*» (раннее созревание, растянутый сезон размножения, порционный нерест, сравнительно мелкие размеры половозрелых особей) и равновесной «*equilibrium*» (вынашивание яиц на плеоподах) жизненных стратегий. Таким образом, его можно отнести к промежуточным «*intermediate*» стратегам. Перечисленные особенности его биологии направлены на формирование высокого репродуктивного потенциала в условиях высокой изменчивости гидрологических условий (временной (межгодовой, сезонной и краткопериодной) и пространственной).

Жизненный цикл. Выполненный комплекс исследований позволяет охарактеризовать жизненный цикл японского мохнаторукого краба в водах Приморья (на северном краю ареала) и выявить его особенности по сравнению с водами Японии.

Жизненный цикл японского мохнаторукого краба включает две жизненные формы — пелагическую (планктотрофная личинка) и бентосную (молодь и взрослые особи) (рис. 70). Личинки являются относительно стенобионтной формой и обитают в хорошо прогретой опресненной пелагиали заливов и бухт, продолжительность существования

* Часто используемое в экологии деление на *r*- и *K*-стратегов в значительной степени условно, так как большинство гидробионтов (в том числе и крабов) обладают определенной комбинацией признаков, представляющих собой результат действия как *r*-, так и *K*-отбора (Гилларов, 1990; Клитин, Низяев, 1999). Система Вайнмиллера (Winemiller, Rose, 1992) включает четыре категории вместо двух, что позволяет более адекватно классифицировать животных по типу жизненной стратегии.

этой формы — около одного месяца. Развитие личинок проходит через пять стадий зоэа и одну стадию мегалопы. Мегалопа ведет придонный образ жизни, она оседает на дно и превращается в ювенильного краба. Молодь и взрослые особи эврибионтны и на разных этапах жизненного цикла входят в состав сообществ мобильного эпибентоса рек, эстуариев и морского побережья, продолжительность существования — несколько лет.

У краба, обитающего в водах Японии, выделяется две сезонных группировки (ранняя и поздняя), различающихся сроками размножения (Kobayashi, 1999a). Для ранней группы сроки наступления линьки половозрелости неизвестны, катадромная миграция у крабов этой группировки происходит в августе-сентябре, размножение — в сентябре-январе, выклев личинок и их развитие в толще воды приходится на период с

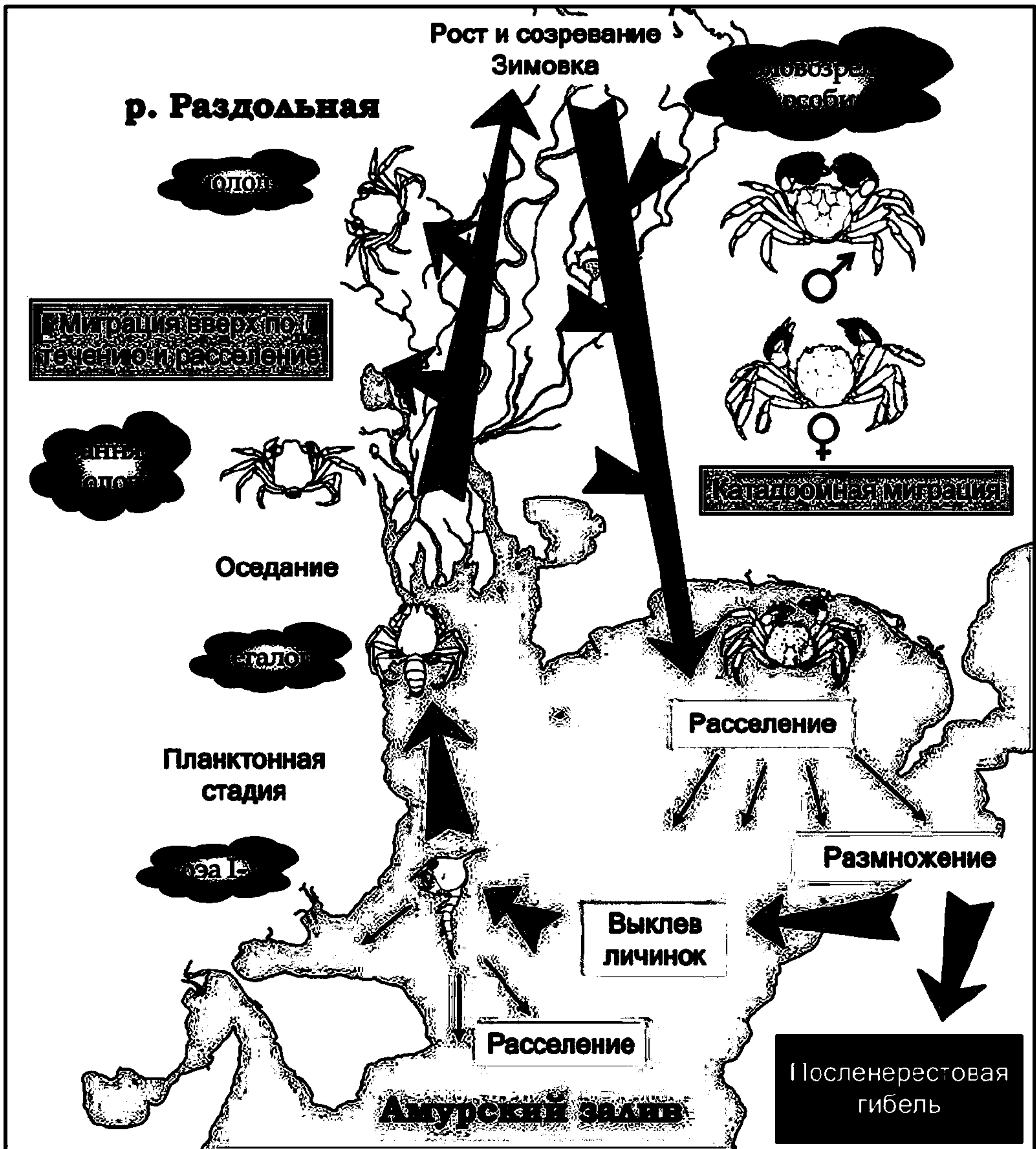


Рис. 70. Схема жизненного цикла и миграций японского мохнаторукого краба в р. Раздольной и кутовой части Амурского залива

Fig. 70. Scheme of life history and migrations of Japanese mitten crab in Razdol'naya River and in closed part of Amurskii Bay

конца сентября по февраль, оседание мегалоп происходит в октябре, ноябре-декабре и январе-феврале, миграция ювенильных крабов вверх по реке — в ноябре и марте, посленерестовая гибель производителей — в сентябре-январе (табл. 33). У крабов поздней группы линька половозрелости наступает в августе-октябре, катадромная миграция — в сентябре-феврале, размножение — в декабре-июне, выклев личинок и их развитие в толще воды приходится на период с февраля по июнь, оседание мегалоп происходит в мае-июне, миграция ювенильных крабов вверх по реке — в июне-июле, посленерестовая гибель производителей — в ноябре-мае (табл. 33). Таким образом, в водах Японии сезон размножения японского мохнаторукого краба длится около 10 мес — с сентября по июнь. Крабы поздней группировки наиболее многочисленны.

Таблица 33

Этапы жизненного цикла японского мохнаторукого краба

Table 33

Phases of life history of Japanese mitten crab

Этап жизненного цикла	Период	
	Приморье	Япония
Линька половозрелости	Июнь-октябрь	<u>Нет данных</u> Август-октябрь
Зимовка	Ноябрь-март	—
Катадромная миграция половозрелых особей	Апрель-июль	<u>Август-сентябрь</u> Сентябрь-февраль
Размножение (спаривание, откладывание яиц, вынашивание)	Май-август	<u>Сентябрь-январь</u> Декабрь-июнь
Личинка, пелагическое развитие	Май-август	<u>Конец сентября — февраль</u> Февраль-июнь
Мегалопа, оседание	Август-сентябрь	<u>Октябрь, ноябрь-декабрь, январь-февраль</u> Май-июнь
Миграция ювенильных крабов вверх по реке	Август-октябрь	<u>Ноябрь, март</u> Июнь-июль
Посленерестовая гибель	Июль-сентябрь	<u>Сентябрь-январь</u> Ноябрь-май

Примечание. Над чертой — ранняя сезонная группировка, под чертой — поздняя.

В водах Приморья, в силу суровости климата, у японского мохнаторукого краба остается только одна сезонная группировка, период размножения сокращается до 4,5–5,0 мес, а в жизненном цикле появляется такой этап, как зимовка (ноябрь-март) (табл. 33). Взрослые особи осенью не приступают к размножению, а зимуют в эстуарии на зимовальных ямах со зрелыми гонадами и начинают катадромную миграцию только весной будущего года. Окологодовой цикл неполовозрелых особей включает нагул в бассейне реки (апрель-октябрь), линьку (июнь-октябрь) и зимовку (ноябрь-март).

ГЛАВА 8. РОСТ И ВОЗРАСТ

Известно, что от скорости созревания половых желез у крабов зависит продолжительность жизни: чем быстрее созревает особь, тем короче бывает жизненный цикл (Cao et al., 1995; Jin et al., 2002). Продолжительность жизни японского мохнаторукого краба до сих пор была точно не установлена. В сравнительном плане интересны опубликованные сведения о возрасте китайского мохнаторукого краба, при этом разные авторы в зависимости от условий обитания указывают разную продолжительность его жизни. Так, в Китае в естественных условиях жизненный цикл китайского мохнаторукого краба длится около 24 мес (Xu, Li, 1996). В искусственных условиях крабы могут достигать половозрелости в первую осень или зиму при условии, что летом мегалопы или молодь находились в теплых водах. Эти крабы известны как «скороспелые» (*precocious*), или раносозревающие. Продолжительность жизни раносозревающих самок длится 12 мес, «скороспелых» самцов — 10 мес (Jin et al., 2002). В холодной горной провинции Китая Хицзян крабы живут около четырех лет (Jin et al., 2002), в Европе — 3–5 лет (Panning, 1939), а в Северной Америке (Калифорния) — 2–3 года (Veldhuizen, Foss, 2001). В одном российском источнике указывается, что максимальный возраст китайского краба составляет от 6 до 10 лет (Жизнь животных, 1988). Продолжительность жизни таких мелких прибрежных крабов, как *Hemigrapsus sanguineus*, *Hemigrapsus penicillatus* и *Gaetice depressus* в Японии составляет 2–3 года (Fukui, 1988), у некрупного шельфового вида *Ch. opilio* в Охотском море может изменяться от 10 до 19 лет (Михайлов и др., 2003), его предельный возраст может достигать 25 лет (Иванов, Соколов, 1997).

По данным Кобаяси (Kobayashi, 1998), в водах Японии отмечается два пика оседания мегалоп: в мае-июне и октябре-декабре. Крабы, осевшие в начале лета, за год вырастают до *SW* 12–16 мм, к двум годам — до 24–28 мм. Крабы, осевшие осенью, к следующему лету вырастают соответственно до 6–10 и 16–20 мм. Основываясь на данных анализа размерного состава, предполагается, что требуется еще 1–2 года для достижения половой зрелости. По мнению д-ра Сатоши Кобаяси, основанному на ряде косвенных данных, в водах Японии продолжительность жизни японского мохнаторукого краба не превышает 4–5 лет (эл. письмо от 31.08.2006). Высказывалось мнение, что в Приморье японский краб может достигать возраста 6–10 лет и даже больше, в связи с тем что в его жизненном цикле имеется продолжительная пауза, связанная с периодом зимовки (Барабанщиков, 2002).

Нами для определения зависимости между размером и возрастом использованы данные по размерному составу (см. главу 1). При отнесении той или иной модальной группы к определенной возрастной когорте исходили из следующих соображений: у японского мохнаторукого краба в Приморье период размножения растянут (4–5 мес), самки выпускают до 4 порций личинок (Семенькова, 2005; Семенькова, Калинина, 2006), в размерном составе сеголеток четко выделяются 3–4 когорты (рис. 71). Поэтому на рис. 4 (б) моды 16 и 27 мм относим к возрасту 1 год (в среднем 21,5 мм), моды 49, 53 и 58 мм — к возрасту 2 года (в среднем 53,3 мм), 63, 66 и 70 мм — 3 года (66,3 мм), 76 и 78 мм — 4 года (77,0 мм), 84 мм — 5 лет, т.е. в течение 2–3 лет различия между когортами разных порций нереста сохраняются. При отнесении той или иной когорты к определенной возрастной группе ориентировались на ширину разрыва между когортами (на рис. 4 (б) граница между группами проходит в районе 33–44 мм (1 и 2 года), 60–61 мм (2 и 3 года), 73 мм (3 и 4 года), 81 мм (4 и 5 лет)), а также старались, чтобы прирост следующей возрастной группы не превышал прироста предыдущей группы.

Аналогично рассуждая, подобные «связки» были выявлены и в других выборках, после чего была составлена табл. 34, позволяющая рассчитать средние размеры для каждого возраста. Результаты представлены в табл. 35 и на рис. 72 и 73. Использован-

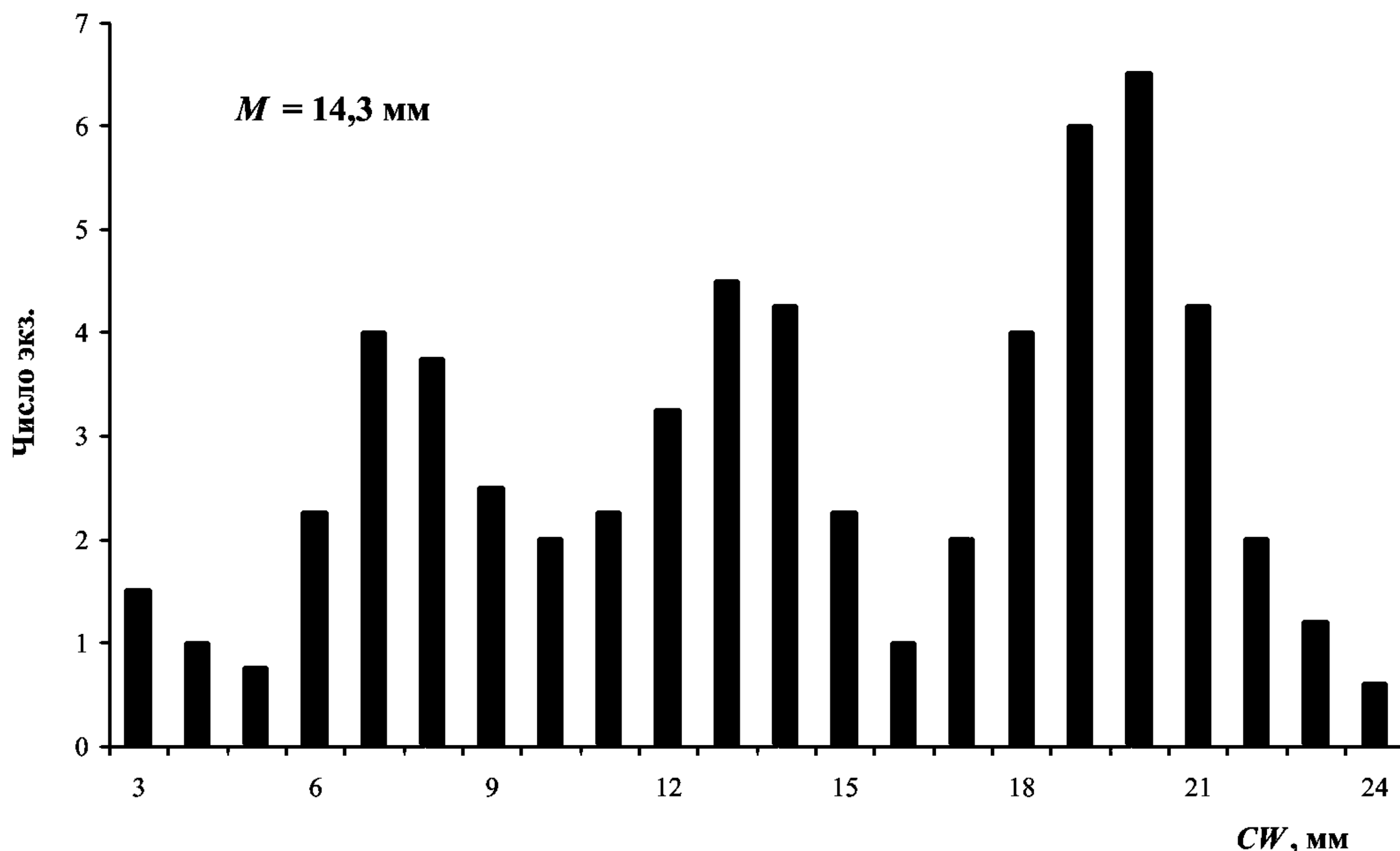


Рис. 71. Размерный состав сеголеток японского мохнаторукого краба (4–7.09.2006, р. Раздольная, $n = 62$)

Fig. 71. Size composition of Japanese mitten crab underyearlings (4–7.09.2006, Razdol'naya River, $n = 62$)

ный подход, очевидно, довольно субъективен и несет в себе много допущений. Тем не менее он позволил предварительно сориентироваться в таком важнейшем прикладном вопросе, как продолжительность жизни и темп роста*.

Значительное перекрывание размеров соседних возрастных групп у этого флюктуирующего вида, по-видимому, определяется во многом случайной повышенной выживаемостью той или иной когорты сеголеток, а также межгодовой изменчивостью темпа роста молоди в зависимости от динамики гидрологических условий. Темпы роста самцов и самок весьма близки, но одновозрастные самцы в возрасте старше двух лет несколько крупнее самок и живут дольше (соответственно 7 и 6 лет) (табл. 35, рис. 72). Аналитическое описание группового линейного роста японского мохнаторукого краба выполнили с помощью уравнения Берталанфи. При этом отмечено хорошее соответствие эмпирических данных с расчетными (рис. 73). Для самцов и самок уравнения соответственно приняли вид:

$$\begin{aligned} CW_{mal} &= 95,3[1 - e^{-0,377(t-0,223)}], \\ CW_{fem} &= 83,7[1 - e^{-0,484(t-0,251)}]. \end{aligned}$$

Уравнения весового роста приняли соответственно вид:

$$\begin{aligned} W_{mal} &= 557,5[1 - e^{-0,377(t-0,223)}]^{3,4}, \\ W_{fem} &= 306,1[1 - e^{-0,484(t-0,251)}]^3. \end{aligned}$$

* Уже после отправки рукописи в печать опубликована статья С. Кобаяси, посвященная исследованию роста японского мохнаторукого краба в р. Сайго (Япония) с помощью анализа размерного состава методом Бхаттачария (Kobayashi, 2011). Автором получены следующие величины: средний размер (CW) крабов (оба пола) в возрасте 17 мес (1+) 28,9 мм; 2 года — 39,1 и 39,7 мм (две сезонные группировки); 29 мес (2+) — 46,6 и 47,8 мм; 3 года — 54,8 и 56,8 мм; 41 мес (3+) — 61,0 и 65,3 мм; 4+ лет — 79,2 мм. Как видим, полученные результаты вполне сопоставимы с нашими.

Таблица 34

Модальные размеры (*CW*, мм) японского мохнаторукого краба разного возраста в водоемах Приморья

Table 34

Modal sizes (*CW*, mm) of different age groups of Japanese mitten crab in waters of Primorye

Водоем	Год	Сезон	Пол	Возраст, годы (± 3 мес)							<i>n</i>
				1	2	3	4	5	6	7	
Р. Суходол	1996	Июнь	Самцы	21,50	53,30	66,3	77,0	84,0			165
			Самки	22,50	54,0	62,0	72,5			62	
	1997		Самцы	28,50	55,0	64,5	74,5	84,0	89	134	
			Самки	26,80	54,0	62,5	72,0	81,0		100	
	1999		Самцы	27,0	49,0	62,0	74,0	82,5	88	110	
Оз. Известняк	2002	Май	Самки	27,0	54,0	64,0	71,0	79,0	82		68
			Самцы	18,0	47,70	61,5	70,8	81,5	91	94	112
Р. Раздольная	2004	Июнь	Самки	24,0	46,0	57,0	65,0	70,0			82
			Самцы	25,0	47,0	58,0	65,0	74,5			110
	2008	Июнь	Самки	25,90	48,25	61,5					120
			Самцы	25,80	52,0	62,0					126
	2007	Июль-август	Самки	26,0	47,0	59,0	68,0				33
			Самцы	27,0	47,90	64,0					37
			Оба пола	23,0	47,40	61,0	68,0				70
	2006	Август	Оба пола	25,85	52,50	65,0	73,0				66
	2003	Июнь-июль	Самки		48,0	64,0					240
			Самцы		45,50	61,3	74,0	81,0			313
	2004	Июнь	Самки			60,5	69,0	78,0	89		319
			Самцы		47,0	60,0	74,0	81,0	85	91	357
	2005	Май	Самки		42,20	63,3	71,5				375
			Самцы		44,30	64,0	77,0	82,0	88		502
	2006	Май	Самки		48,70	65,0	78,0				342
			Самцы		46,0	63,0	79,0	86,0			332
Р. Тесная	2005	Июнь	Самки			63,0	74,0	78,0			109
			Самцы			60,0	69,5	77,0	81		56
Оз. Карасье	2005	Июнь	Самки		48,0	63,0	73,0	78,0			257
			Самцы		49,0	62,7	76,0	83,0			290
Р. Амба	2004	Июль-август	Самки		47,0	61,5	76,0				340
			Самцы		47,60	62,0	72,5				144
Р. Артемовка	2006	Май	Самки		45,0	55,0	66,0	70,0			67
			Самцы		47,0	56,0	65,0	70,0			45
	1998	Май	Самки		44,50	54,0	63,0	70,0			9
			Самцы		42,30	54,5	63,5	73,5	79		35
	1999	Май	Самки		59,50	66,0	73,0				104
Самцы				46,0	59,0	67,3	75,0	79		86	

Средняя удельная скорость линейного и весового роста приведена в табл. 36. Так как японский мохнаторукий краб созревает при ширине карапакса больше 40 мм (см. табл. 21, рис. 57), можно считать, что возраст его полового созревания составляет 2 года и более. По сравнению с водами Японии краб на севере ареала живет дольше (соответственно 5 и 7 лет).

Таблица 35
Средние размеры (CW , мм) японского мохнаторукого краба разного возраста в водоемах
Приморья

Table 35
Average sizes (CW , mm) of different age groups of Japanese mitten crab in waters of Primorye

Возраст, лет	$M \pm m$	lim	n
Самцы			
1	$24,7 \pm 1,4$	18,0–28,5	7
2	$47,9 \pm 0,8$	42,3–55,0	16
3	$61,2 \pm 0,7$	54,5–66,3	17
4	$71,9 \pm 1,3$	63,5–79,0	15
5	$79,6 \pm 1,3$	70,0–86,0	14
6	$85,0 \pm 1,7$	79,0–91,0	8
7	$92,5 \pm 1,5$	91,0–94,0	2
Самки			
1	$25,4 \pm 0,7$	22,5–27,0	6
2	$47,9 \pm 1,0$	42,2–54,0	14
3	$60,9 \pm 0,8$	54,0–65,0	16
4	$70,4 \pm 1,2$	63,0–78,0	14
5	$75,2 \pm 1,5$	70,0–81,0	9
6	$85,5 \pm 3,5$	82,0–89,0	2
Оба пола			
1	$24,9 \pm 0,7$	18,0–28,5	15
2	$48,0 \pm 0,6$	42,2–55,0	32
3	$61,2 \pm 0,5$	54,0–66,3	35
4	$71,1 \pm 0,8$	63,0–79,0	31
5	$77,9 \pm 1,1$	70,0–86,0	23
6	$85,1 \pm 1,4$	79,0–91,0	10
7	$92,5 \pm 1,5$	91,0–94,0	2

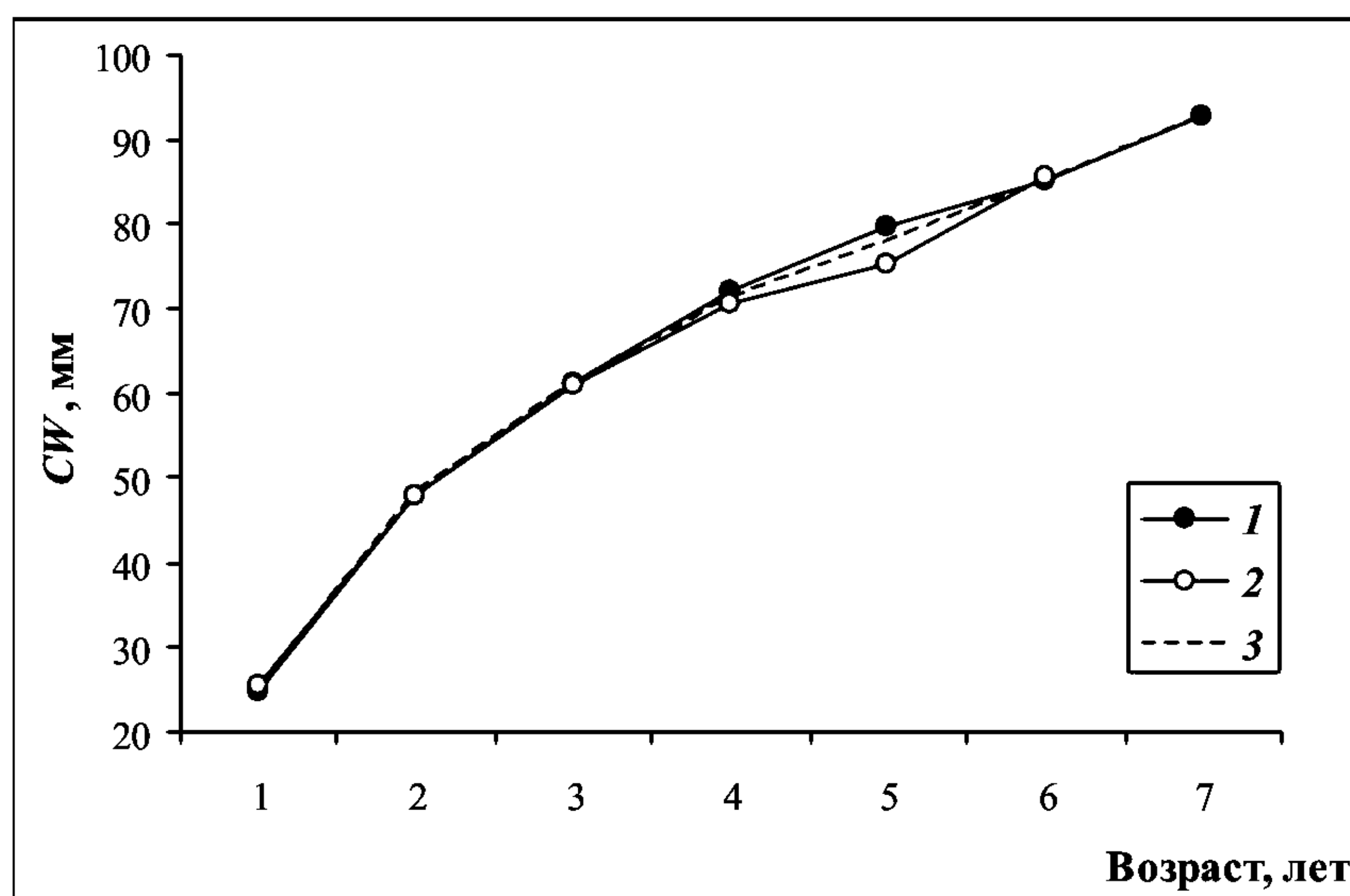


Рис. 72. Рост японского мохнаторукого краба в водах Приморья по эмпирическим данным: 1 — самцы; 2 — самки; 3 — оба пола

Fig. 72. Growth curves of Japanese mitten crab in waters of Primorye by empirical data: 1 — males; 2 — females; 3 — both genders

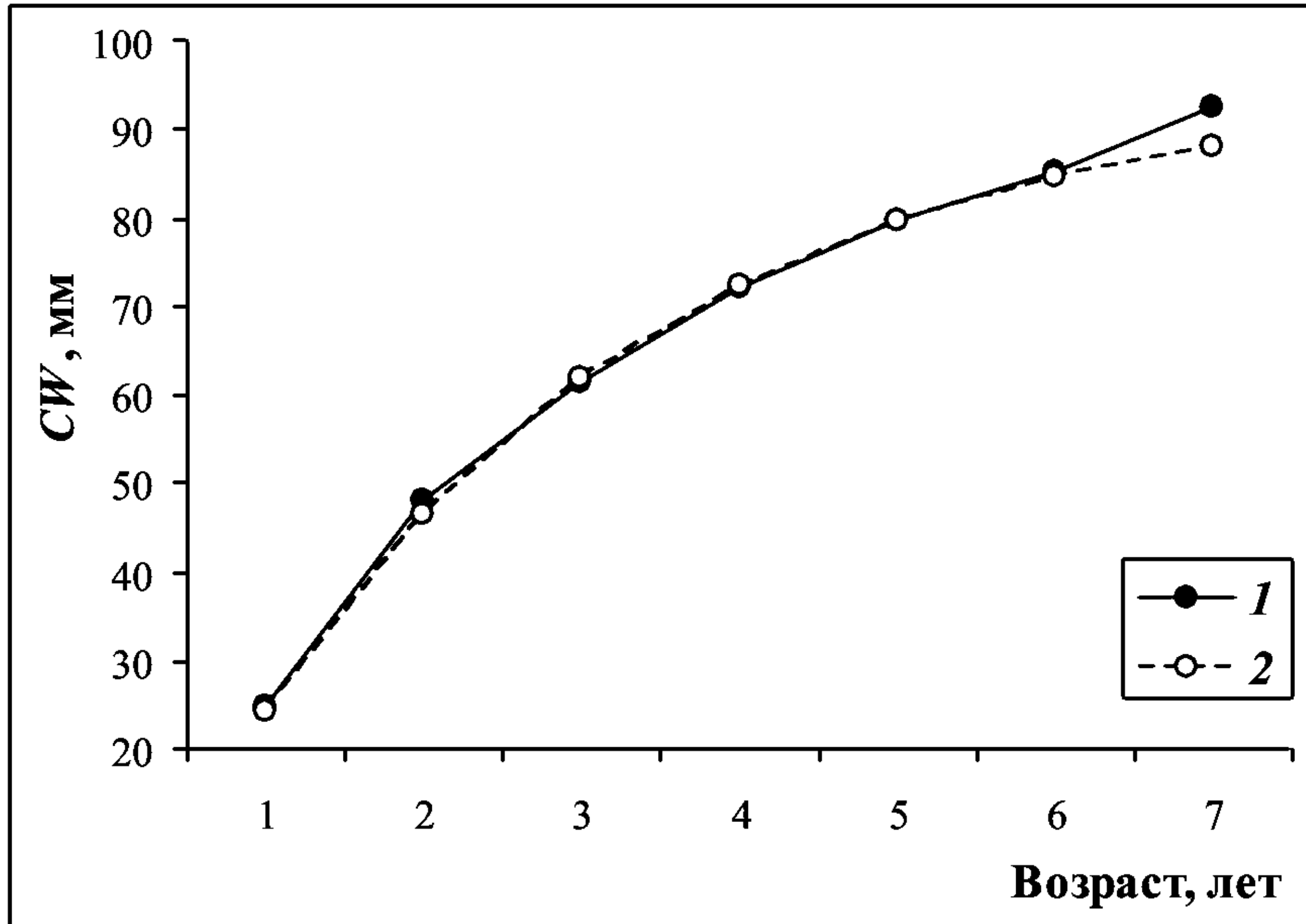


Рис. 73. Рост самцов японского мохнаторукого краба по эмпирическим (1) и расчетным (2) данным (пример)

Fig. 73. Growth curves of Japanese mitten crab males by empirical (1) and theoretic (2) data (example)

Таблица 36

Линейный и весовой рост японского мохнаторукого краба в водах Приморья
(по расчетным данным)

Table 36

Linear and weight growth of Japanese mitten crab in waters of Primorye (by theoretic data)

Возраст, лет	CW, мм	q_p , год ⁻¹	q_p , сут ⁻¹	Масса, г	q_w , год ⁻¹	q_w , сут ⁻¹
Самцы						
0	2,0	—	—	0,0011	—	—
1	24,2	2,49321	0,00683	5,3	8,48015	0,02322
2	46,5	0,65310	0,00179	48,6	2,21592	0,00607
3	61,9	0,28607	0,00078	128,5	0,97231	0,00266
4	72,4	0,15669	0,00043	218,8	0,53223	0,00146
5	79,6	0,09481	0,00026	302,1	0,32260	0,00088
6	84,5	0,05974	0,00016	370,1	0,20302	0,00056
7	87,9	0,03945	0,00011	423,2	0,13407	0,00037
Самки						
0	2,0	—	—	0,0042	—	—
1	25,4	2,54243	0,00696	8,6	7,62632	0,02088
2	47,8	0,63070	0,00173	56,9	1,89209	0,00518
3	61,5	0,25343	0,00069	121,7	0,76030	0,00208
4	70,0	0,12931	0,00035	179,3	0,38793	0,00106
5	75,3	0,07213	0,00020	222,6	0,21639	0,00059
6	78,5	0,04202	0,00012	252,6	0,12605	0,00035

Примечание. За начальную принята CW мегалопы — 2 мм (Kobayashi, 1998).

ГЛАВА 9. ПИТАНИЕ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Питание

Состав пищи и его биотопическая изменчивость. Японский мохнаторукий краб является чистильщиком водоемов от различных отходов животного и растительного происхождения, поедает икру и молодь рыб, повреждает рыбу, попавшую в сети или находящуюся в садках, и приводит в негодность снасти. Охотясь, он исследует речное дно, роется в иле, вытаскивает личинок насекомых, моллюсков, личинок миног, отнимает пищу у более слабых крабов и съедает линяющих раков рода *Cambaroides* (Дулькейт, 1937).

Китайский мохнаторукий краб в Китае в основном питается водной растительностью и детритом, а также креветками, рыбой, водными насекомыми, олигохетами и гастроподами. Различий в питании самцов и самок не выявлено (Tan, 1984; Sin et al., 2003). Вселившийся в воды Европы и Северной Америки китайский мохнаторукий краб также всеяден. Его молодь поедает растительность и мелких беспозвоночных. В зал. Сан-Франциско он питается червями, хирономидами, двустворчатými моллюсками, креветками и другими мелкими беспозвоночными, а также икрой и мальками лососевых и других рыб, мертвыми животными и растениями, поврежденной или пойманной в сети рыбой (Thiel, 1938; Tan, 1984).

Нами исследовано питание японского мохнаторукого краба в трех биотопах (Семенькова и др., 2006б): эстуарии (р. Раздольная), морском побережье (р. Амба) и прибрежном лагунном озере (оз. Пресное) (табл. 37, 38). В низовьях р. Раздольной в течение июля-декабря основной пищей японского мохнаторукого краба была растительность (водоросли, высшая растительность и древесные остатки) (79,4 % по массе), второстепенными кормовыми объектами были рыбы (11,3 %) и ракообразные (креветки рода *Palaemon*, разноногие и равноногие раки, мизиды) (5,5 %) (см. табл. 37)*. И наконец весьма незначительную долю рациона составляли гидроиды, личинки насекомых, двустворчатые моллюски и земноводные (в сумме 2,5 %). В небольшом количестве в желудках краба отмечен песок и ил (1,2 %).

Основу пищи краба, обитающего в озере, составляли 5 групп компонентов (водоросли, опавшие листья деревьев, рыбы, брюхоногие моллюски и бокоплавцы) (в сумме 93,4 % по массе) (табл. 38). Крабы из морского побережья р. Амба питались преимущественно водорослями, прибрежными крабами сем. *Varunidae*, разноногими раками, растительными остатками, двустворчатými моллюсками и рыбой (в сумме 92,3 %) (табл. 38).

В целом различия в составе пищи у крабов из разных биотопов недостоверны (рис. 74). Однако следует отметить, что по сравнению с рекой для озера характерны: повышенная доля листьев (38,5 против 7,6 %), появление гастропод (14,0 %), снижение доли водорослей (17,0 против 49,0 %), увеличение доли гаммарид (13,9 %). Для прибрежного морского биотопа было характерно исчезновение из пищи краба личинок насекомых, снижение доли растительных остатков (11,5 %), сравнительно высокая доля двустворчатых моллюсков (10,1 %) и гидроидов (1,6 %), появление в пищевом спектре прибрежных крабов (15,2 %).

Состав пищи японского мохнаторукого краба был наиболее разнообразен в море ($H 2,76$ бит), несколько менее разнообразен был пищевой спектр в озере (2,45 бит), наименьшая ширина пищевой ниши отмечена в р. Раздольной (2,21 бит) (см. табл. 37, 38).

* Произвести идентификацию пищевых объектов до вида не удалось, так как в желудках встречались лишь отдельные фрагменты организмов, а значительная масса пищи была сильно измельчена или переварена.

Таблица 37

Состав пищи (% по массе) японского мохнаторукого краба в разные сезоны в эстуарии
р. Раздольной

Table 37

Diet composition (% on weight) of Japanese mitten crab during different seasons in the estuary
of Razdolnaya River

Компонент пищи	Месяц					В среднем
	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Декабрь	
Высшая растительность						
В том числе:	93,98	36,85	—	42,19	16,67	30,40
Листовой опад	90,06	—	—	—	—	7,55
Высшие растения	3,92	36,85	—	42,19	16,67	22,85
Algae, в том числе:	—	49,48	51,18	53,77	63,43	49,01
<i>Enteromorpha</i> sp.	—	5,21	—	—	—	1,64
Hydrozoa	—	—	0,29	—	—	0,07
Bivalvia	3,92	—	0,88	—	—	0,54
Insecta larvae, в том числе:	0,14	—	—	—	11,11	1,98
Chironomidae	0,14	—	—	—	—	0,01
Trichoptera	—	—	—	—	11,11	1,97
Crustacea, в том числе:	—	1,04	12,89	3,16	8,80	5,51
Mysidacea	—	—	0,25	—	—	0,06
Gammaridae	—	—	2,25	—	1,39	0,78
Isopoda	—	—	—	—	0,52	0,09
Decapoda	—	—	10,39	—	—	2,44
<i>Palaemon</i> sp.	—	—	—	—	6,89	1,22
Pisces	—	12,63	30,38	0,88	—	11,30
Amphibia	—	—	0,10	—	—	0,02
Минеральные частицы, ил	1,96	—	4,28	—	—	1,17
Размерная группа (CW), мм	14–67	53–80	38–81	8–81	52–82	8–82
Ср. масса, г	36,5	151,3	105,5	60,2	99,8	100,5
Ср. масса пищи, г	0,170	0,192	1,431	0,088	0,180	0,875
Кол-во желудков, экз.	10	31	46	16	23	126
Доля пустых желудков, %	70,0	67,7	9,5	18,8	73,9	41,3
SFI, ‰	51,8	11,7	123,9	35,7	19,0	87,1
H, бит	0,63	1,48	1,79	1,22	1,59	2,21

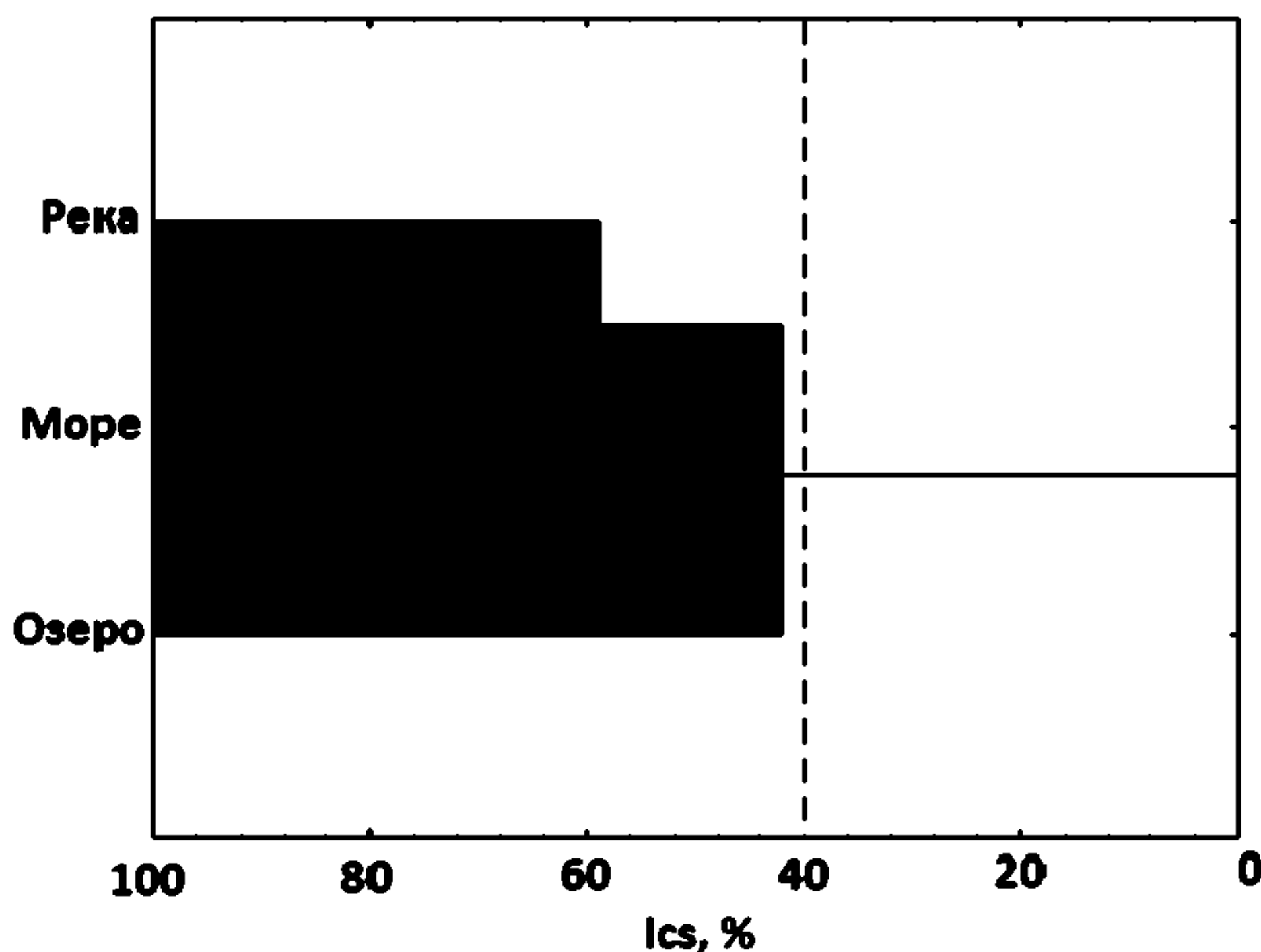


Рис. 74. Дендрограмма сходства состава пищи японского мохнаторукого краба в разных биотопах. Пунктиром показан уровень значимого сходства

Fig. 74. Hierarchical dendrogram of similarity of Japanese mitten crab diet composition from different biotopes. Dotted line shows the significant level of similarity

Таблица 38
Состав пищи (% по массе) японского мохнаторукого краба в оз. Пресном и морском прибрежье (устье р. Амба)

Table 38
Diet composition (% on weight) of Japanese mitten crab of Presnoye Lake and shallow waters of Amurskii Bay (the mouth of Amba River)

Компонент пищи	Озеро (октябрь)	Море (июль)
Листовой опад	38,5	—
Высшие растения	—	11,5
Algae	17,0	33,4
Hydrozoa	—	1,6
Bivalvia	0,5	10,1
Gastropoda	14,0	—
Trichoptera	2,1	—
Gammaridae	13,9	13,7
Isopoda	—	0,1
Mysidacea	—	0,1
Decapoda	3,5	3,7
<i>Palaemon</i> sp.	0	1,8
Varunidae	0	15,2
Pisces	10,0	8,4
Минеральные частицы, ил	0,5	0,4
Размерная группа (CW), мм	52–84	49–72
Ср. масса, г	159,4	115,0
Ср. масса пищи, г	1,480	0,182
Кол-во желудков, экз.	30	68
Доля пустых желудков, %	0	55,9
<i>SFI</i> , ‰	105,5	16,9
<i>H</i> , бит	2,45	2,76

Более широкий пищевой спектр может свидетельствовать о большей напряженности пищевых отношений (Джиллер, 1988) или, иными словами, о менее благоприятных условиях для питания краба в море и в озере, по сравнению с рекой.

Недавно исследование пищевых предпочтений японского мохнаторукого краба выполнено и в водах Японии (Kobayashi, 2009). Установлено, что и в этом регионе *E. japonica* питается главным образом остатками сосудистых растений (*Phragmites* spp., *Egeria densa*). Кроме того, в составе пищевого спектра отмечены водоросли (*Cladophora* sp., *Ulva* sp.), насекомые и их личинки (Chironomidae, Trichoptera, Coleoptera), крабы (*E. japonica*, *H. sanguineus*, *H. penicillatus*), рыбы, моллюски и полихеты. В пище краба встречаются также различные предметы искусственного происхождения (кусочки пластика, полиэтиленовой пленки, тканей, металла), что говорит о безвыборочном способе добычи пищи с поверхности дна.

Сезонная изменчивость состава пищи. Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют рассмотреть сезонную изменчивость состава пищи японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной в течение трех сезонов: лета, осени и зимы (табл. 37, рис. 75).

В июле доля пустых желудков в выборке составила 70 %, *SFI* был равен 51,8 ‰, доля линяющих особей в выборке была максимальной — 90 % (рис. 75), основу рациона составили растительные остатки (94 % по массе), в небольшом количестве встречались двустворчатые моллюски и хирономиды. В августе пищевой спектр был несколько

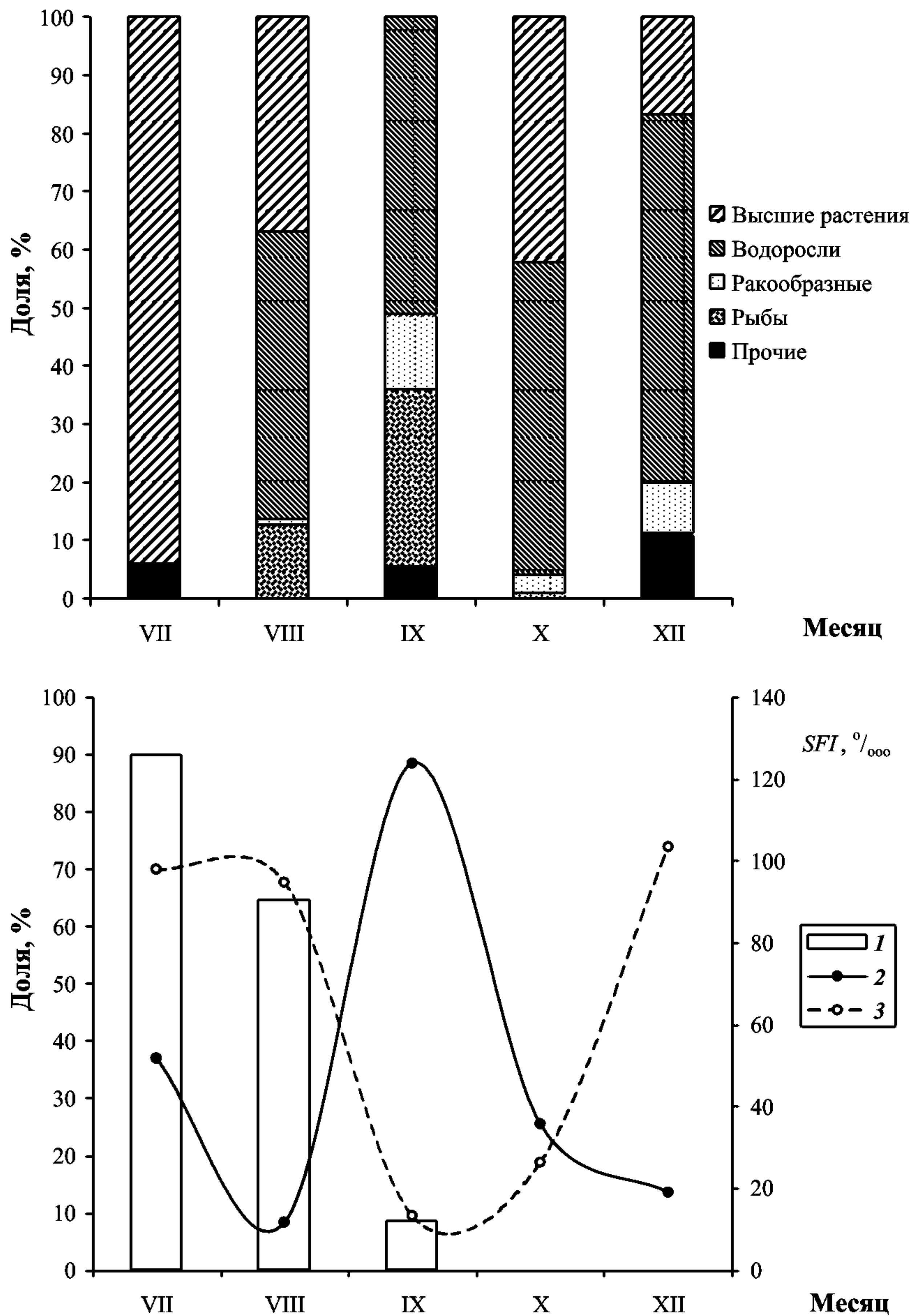


Рис. 75. Сезонная изменчивость состава пищи (% по массе) (вверху) и интенсивности питания (внизу) японского мохнаторукого краба в эстуарии р. Раздольной: 1 — доля линяющих особей в выборке, %; 2 — SFI , ‰; 3 — доля особей с пустыми желудками, %

Fig. 75. Seasonal variability of diet composition (% on weight) (upper part) and feeding intensity (down part) of Japanese mitten crab in the estuary of Razdol'naya River: 1 — proportion of molting specimens in sample, %; 2 — SFI , ‰; 3 — proportion of specimens with empty stomachs, %

шире и включал высшие растения (36,9 %) и водоросли (49,5 %), а также рыб (12,6 %) и ракообразных (1,0 %). Доля пустых желудков была примерно такой же (67,7 %), SFI был минимальным за все время наблюдений (11,7 %), доля линяющих несколько снизилась — 64,5 % (рис. 75). Таким образом, подтвердились полученные ранее данные о низкой пищевой активности линяющих особей японского краба (Семенькова и др., 2006б). Причина этого состоит в том, что у декапод только что перенесшие линьку

особи некоторое время не могут питаться, пока не затвердеют их покровы и ротовые органы (Куличкова, 1955; и мн. др.).

В сентябре пищевой спектр у краба был максимально широким и включал 8 групп кормовых объектов. Наиболее высока была доля водорослей (51,2 %), рыб (30,4 %) и ракообразных (12,9 %), встречались также гидроиды, двустворчатые моллюски и земноводные (в сумме 1,3 %). Доля пустых желудков была минимальна (9,5 %), и, напротив, отмечено максимальное значение *SFI* — 123,9 ‰, доля линяющих особей была невысокой — 8,7 % (рис. 75). Увеличение доли наиболее калорийной пищи (рыбы и раки) (Борисов и др., 2004) в рационе, а также увеличение интенсивности питания свидетельствуют о том, что в сентябре происходил активный послелиночный откорм краба, призванный восполнить энергетические потери, связанные с недавно перенесенной линькой и сопутствующим голоданием.

В октябре пищедобывательная активность краба снижалась (*SFI* — 35,7 ‰, доля пустых желудков — 18,8 %), основу пищи составляли растительные остатки и водоросли (табл. 37, рис. 75). В декабре интенсивность питания была наиболее низка: *SFI* не превысил — 19 ‰, доля непитающихся особей достигла 73,9 %. В этом месяце краб питался преимущественно водорослями, растительными остатками, личинками ручейников и раками. Исчезли из рациона рыбы.

В интегрированном виде вышесказанное отображено на рис. 75 и 76. Во-первых, интенсивность питания японского мохнаторукого краба подвержена значительной сезонной изменчивости. Минимальная активность питания приурочена к периодам линьки (июль-август) и зимовки (декабрь), максимальная — к периоду постлиночного и предзимовального (сентябрь-октябрь) нагула. Во-вторых, несмотря на все вариации, состав пищи краба в течение августа-декабря довольно сходен: на дендрограмме эти месяцы объединяются в один кластер (рис. 76), особняком стоит июль (предлиночное состояние у крабов). В этом месяце пища краба почти полностью состоит из растительных остатков, из животной пищи в небольшом количестве отмечены лишь двустворки и хирономиды. Очевидно, что в пред- и постлиночный периоды крабу трудно добывать животную пищу.

Онтогенетическая изменчивость пищевого спектра. Как и у подавляющего большинства животных, состав рациона разных размерных групп японского мохнаторукого краба различается (Семенькова и др., 2006б). По мере роста в пище снижается

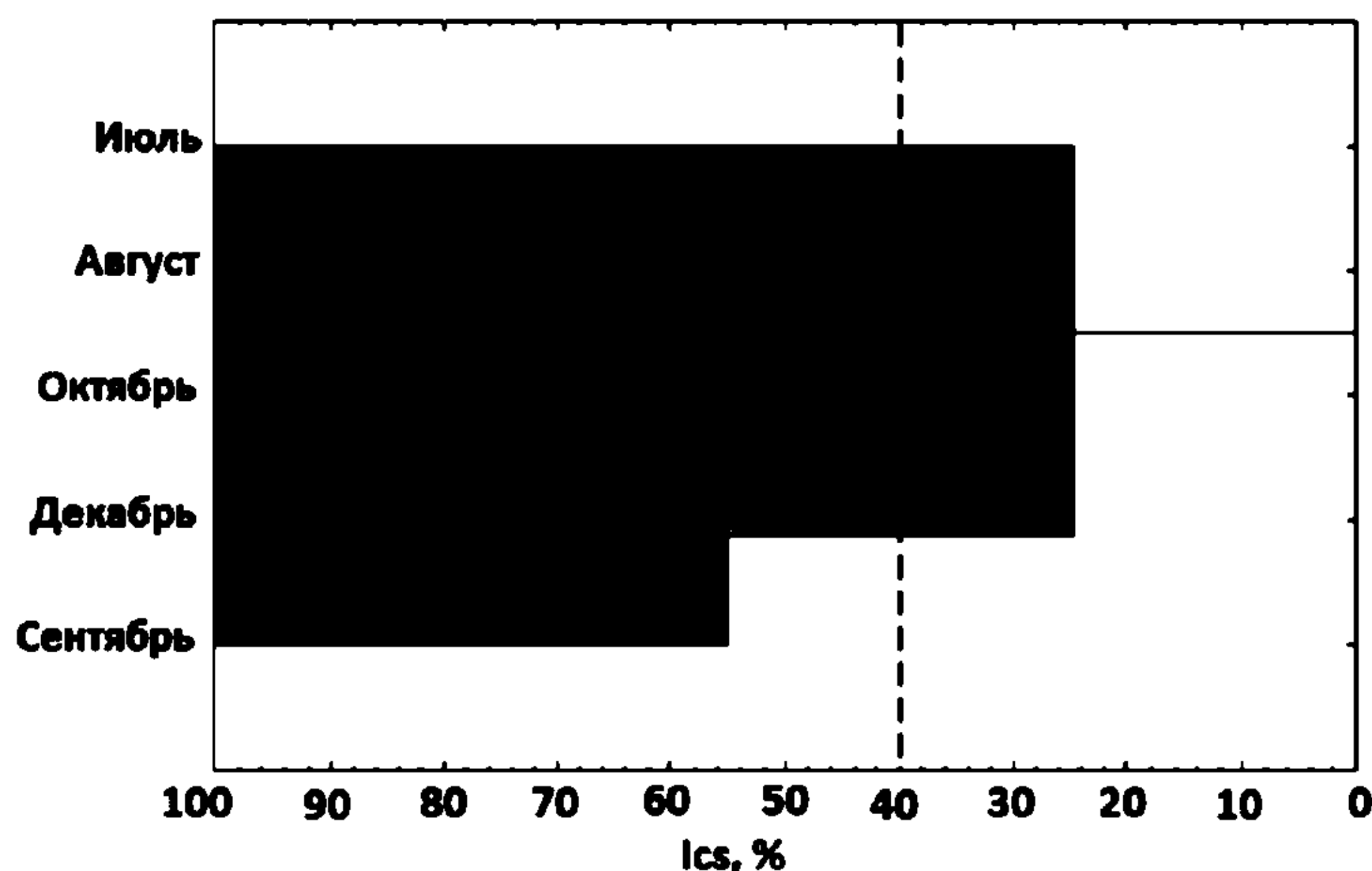


Рис. 76. Дендрограмма сходства состава пищи японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной в разные месяцы

Fig. 76. Hierarchical dendrogram of similarity of Japanese mitten crab diet composition during different months

доля растительных остатков и водорослей и увеличивается доля рыб (рис. 77, а). Рыба появляется в пище крабов с CW более 45 мм, в целом изменение пищевых предпочтений происходит при достижении крабом CW 40–60 мм. Следует отметить, что по мере роста происходит расширение пищевой ниши: для крабов размером 10–40 мм индекс Шеннона равен 0,37–0,96 бит, максимальная величина индекса приходится на особей размером 40–70 мм — 1,71–2,07 бит, у наиболее крупных (= старых) крабов пищевой спектр сужается (0,80–1,35 бит) (рис. 77, б).

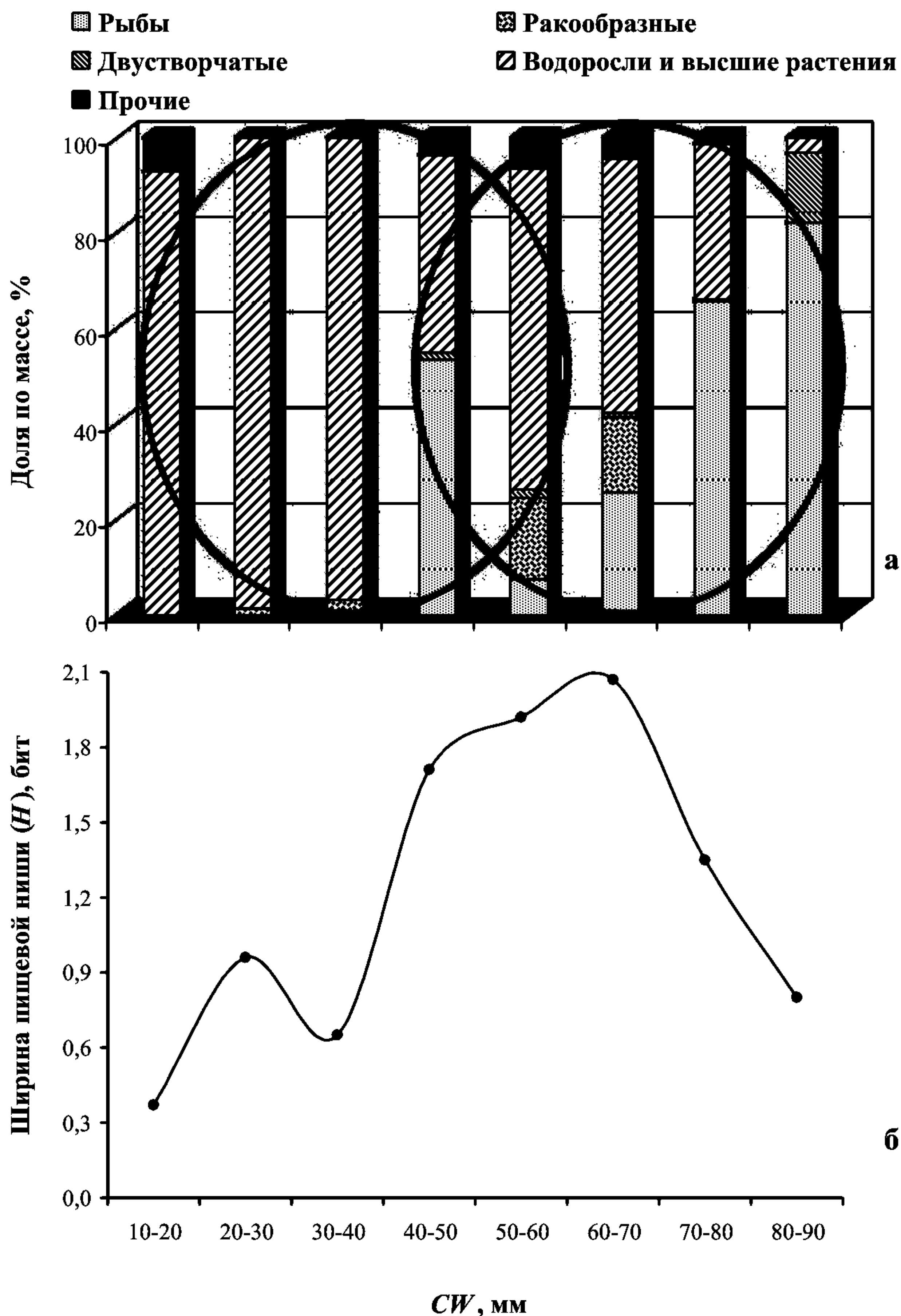


Рис. 77. Размерная изменчивость состава пищи японского мохнаторукого краба в водах Приморья: **а** — соотношение пищевых компонентов (%) в рационе разных размерных групп; **б** — изменение ширины пищевой ниши (индекс Шеннона) в зависимости от размера крабов

Fig. 77. Size variability of diet composition of Japanese mitten crab in waters of Primorye: **а** — proportion of trophic components (%) on weight) into ration of different size groups; **б** — changes of trophic niche width (Shannon's index) depending on crab's size

Состав пищи особей разного пола. Осенью интенсивность питания у самок и самцов была примерно одинаковой (табл. 39). Степень сходства состава пищи у самок и самцов японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной была довольно высокой (I_{CS} — 81,7 %) (табл. 39). В пище самок несколько выше была доля водорослей и креветок, у самцов — доля рыб.

Таблица 39
Состав пищи (% по массе) самок и самцов японского мохнаторукого краба в водах Приморья
(по: Семенькова и др., 2006б)

Table 39
Diet composition (% on weight) of females and males of Japanese mitten crab in the waters of Primorye (by: Семенькова и др., 2006б)

Компонент пищи	Р. Раздольная		Оз. Пресное	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Algae	63,3	56,8	19,9	14,1
Высшие растения	—	—	53,5	26,1
Hydrozoa	0,3	0,4	—	—
Bivalvia	0,2	0,9	0,5	0,5
Gastropoda	—	—	9,9	18,2
Gammaridae	2,2	0,5	6,2	21,7
Decapoda	11,5	6,6	0,7	6,3
Mysidacea	2,3	3,6	—	—
Insecta	—	—	2,6	2,0
Pisces	15,0	26,8	6,7	9,5
Amphibia	0,4	—	—	—
Песок	4,8	4,4	—	1,6
Кол-во желудков, экз.	25	17	15	15
$SFI, ‰$	135,4	122,3	96,6	114,2
$I_{CS}, \%$	81,7		66,2	

В оз. Пресном состав пищи самок и самцов различался более значительно, чем в р. Раздольной: индекс сходства не превысил 66,2 % (табл. 39). Как и на юге, самки больше предпочитали растительную пищу, самцы — животную. Интенсивность питания особей разного пола была примерно одинаковой.

Суточная ритмика питания и активности. Наиболее общая особенность суточного цикла поведения животных — это чередование периодов активности и покоя. Активность обычно приходится на одну часть суток — день или ночь (Дан, 1984; Мочек, 1987; Джиллер, 1988). Вместе с тем, кроме циркадного (околосуточного), у литоральных животных очень часто наблюдается околоприливный (*circatidal*) цикл активности (Нейман, 1984; Forward et al., 2005).

В питании японского мохнаторукого краба в низовьях р. Раздольной (сентябрь 2005 г., данные ловушечных учетов) в течение суток была отмечена следующая ритмика (рис. 78). Минимальное наполнение желудков отмечено в ночное время после 22 час (21,1–49,4 ‰), утром крабы начинали питаться, в 10 час SFI составил 124,4 ‰, а максимальное наполнение желудков (189,5 ‰) отмечено в 14 час, затем к 18 час наступил небольшой спад (138,9 ‰). Второй период активного питания наступил к 22 час (169,2 ‰) (Семенькова и др., 2006б). Данные сетных уловов краба демонстрируют аналогичную суточную динамику двигательной активности (предполагалось, что последняя пропорциональна числу выловленных особей): наибольшее количество животных было поймано утром (10 час) и вечером (22 час) (рис. 78). Результаты обработки данных 3 суточных неводных съемок (июль, август и октябрь 2006 г., дискретность 2 ч) в целом совпадают с приведенными выше данными (рис. 79).

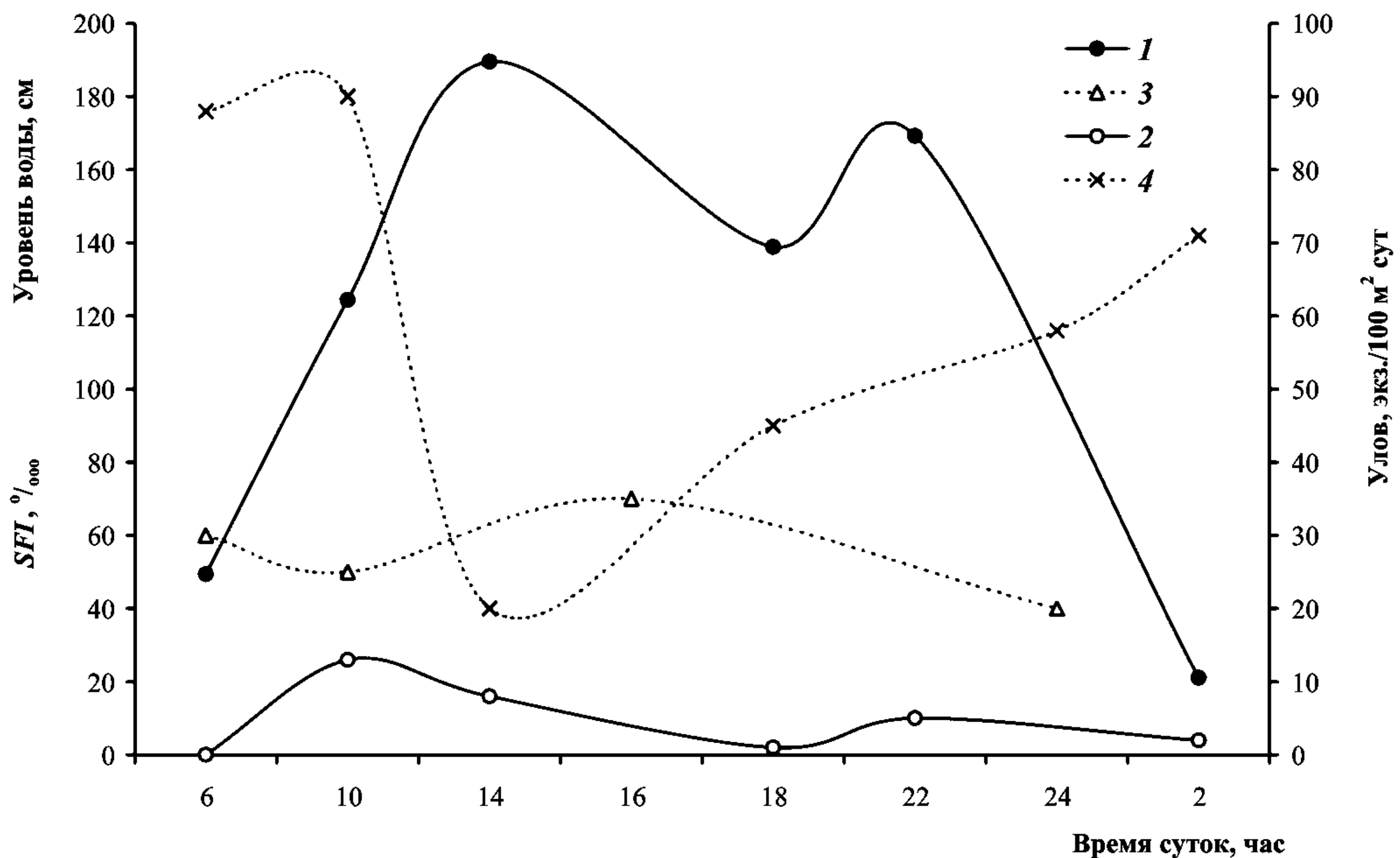


Рис. 78. Суточная изменчивость интенсивности питания японского мохнаторукого краба, его ловушечных уловов и некоторых сопутствующих факторов в р. Раздольной: 1 — SFI; 2 — улов краба; 3 — уровень воды; 4 — улов рыб (сентябрь 2005 г., по: Семенькова и др., 2006б)

Fig. 78. Daily variability of feeding intensity of Japanese mitten crab, its catch' values (by traps) and some accompanied factors in Razdol'naya River: 1 — SFI; 2 — crab catch value; 3 — water level; 4 — fish catch value (September, 2005, by: Семенькова и др., 2006б)

Таким образом, для японского мохнаторукого краба характерны два пика активности — в первой половине дня и на закате. В ходе эволюции у животных выработалась приуроченность кормления к тому времени суток, когда возможна его наибольшая эффективность. У дневных видов часто встречается двухвершинная форма кривой потребления пищи, так называемый «бигеминус». Для дневных животных вечерний пик потребления может быть адаптацией, направленной на создание запаса энергии перед ночным голоданием. Утренний максимум часто объясняют обострением голода после ночи (Дан, 1984).

На рис. 80 показаны изменения в составе пищи японского мохнаторукого краба в течение суток. Рыб наиболее активно японский мохнаторукий краб поедает утром (6 и 10 час) и вечером (22 час), ракообразных и водоросли — днем (14–18 час) и ночью (2 час) (Семенькова и др., 2006б). Соответственно на дендрограмме, отражающей степень сходства пищевых спектров краба в разное время суток, на значимом уровне выделяются два кластера (рис. 81): в первый вошли утренние (6 и 10 час) и вечерняя (22 час) выборки (доля рыб в пище 50–85 %), второй кластер образовали остальные выборки (доля водорослей 43–69 %).

Корреляционный анализ выявил достоверную взаимосвязь между уровнем локомоторной активности и интенсивностью питания японского мохнаторукого краба ($r = 0,82$) (табл. 40). Это вполне закономерно, так как питание — одна из функций организма, обслуживаемых локомоцией, поэтому очень часто пищедобывательная активность совпадает по фазе с двигательной (Брэйди, 1984). Зависимость между интенсивностью питания и временем суток также достоверна ($r = 0,81$). Коэффициенты корреляции между величиной уловов краба и временем суток и уловами краба и уловами рыб также довольно высоки ($r = 0,54$). Вместе с тем связь ни одной из

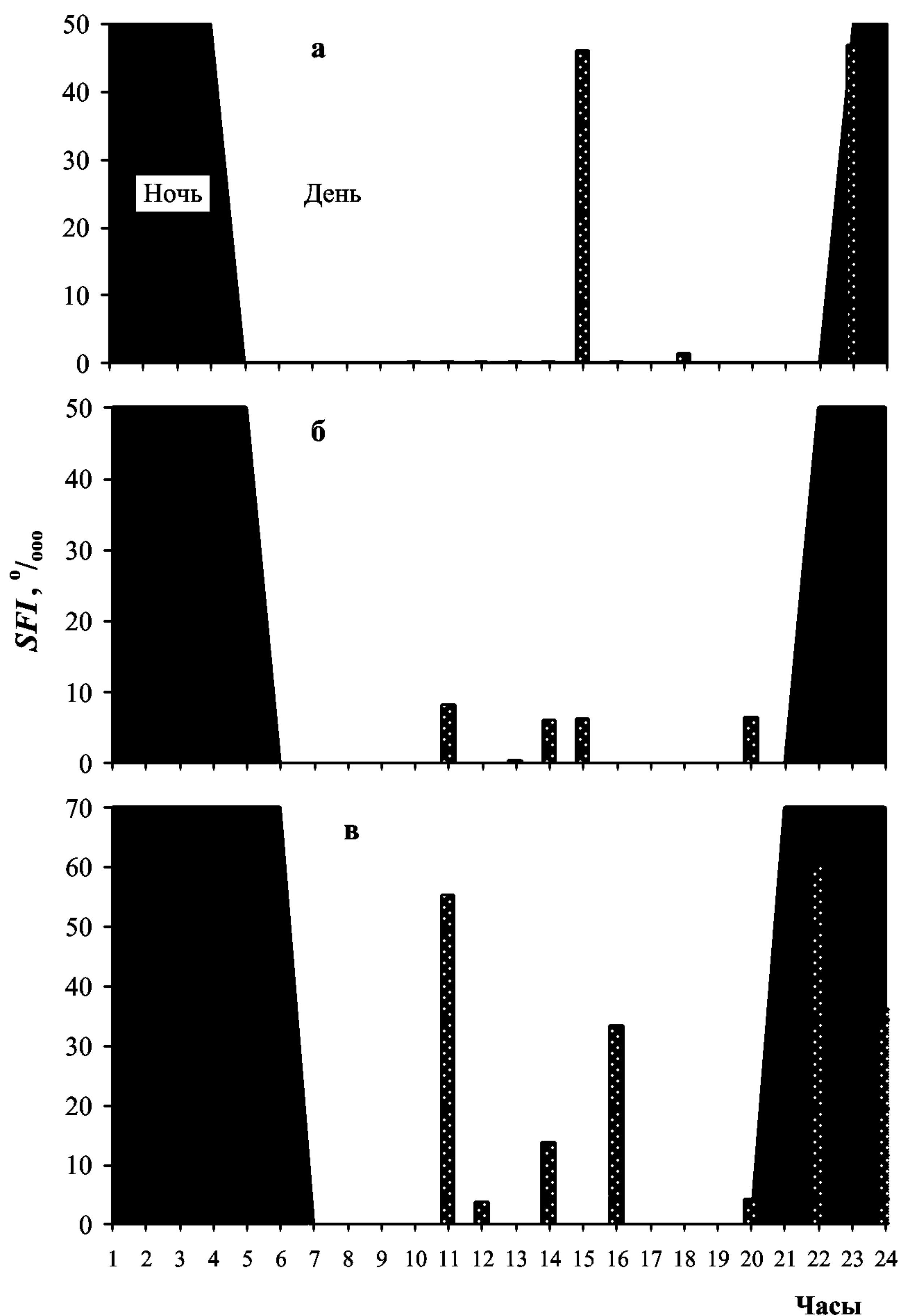


Рис. 79. Суточная изменчивость интенсивности питания японского мохнаторукого краба в р. Раздольной по результатам суточных станций (невод): **а** — июль ($n = 10$); **б** — август ($n = 31$); **в** — октябрь ($n = 16$)

Fig. 79. Daily variability of feeding intensity of Japanese mitten crab at the Razdol'naya River by results of daily seine surveys : **а** — July ($n = 10$); **б** — August ($n = 31$); **в** — October ($n = 16$)

величин с уровнем воды не достигает значимых величин*. Таким образом, ведущая роль в изменении интенсивности питания японского краба принадлежит циркадному циклу и в первую очередь, по-видимому, изменению освещенности.

* У берегов южного Приморья наблюдаются смешанные полусуточные приливы, для которых характерно неравенство амплитуд последовательных приливов и промежутков между ними (Гидрометеорология ..., 2003).

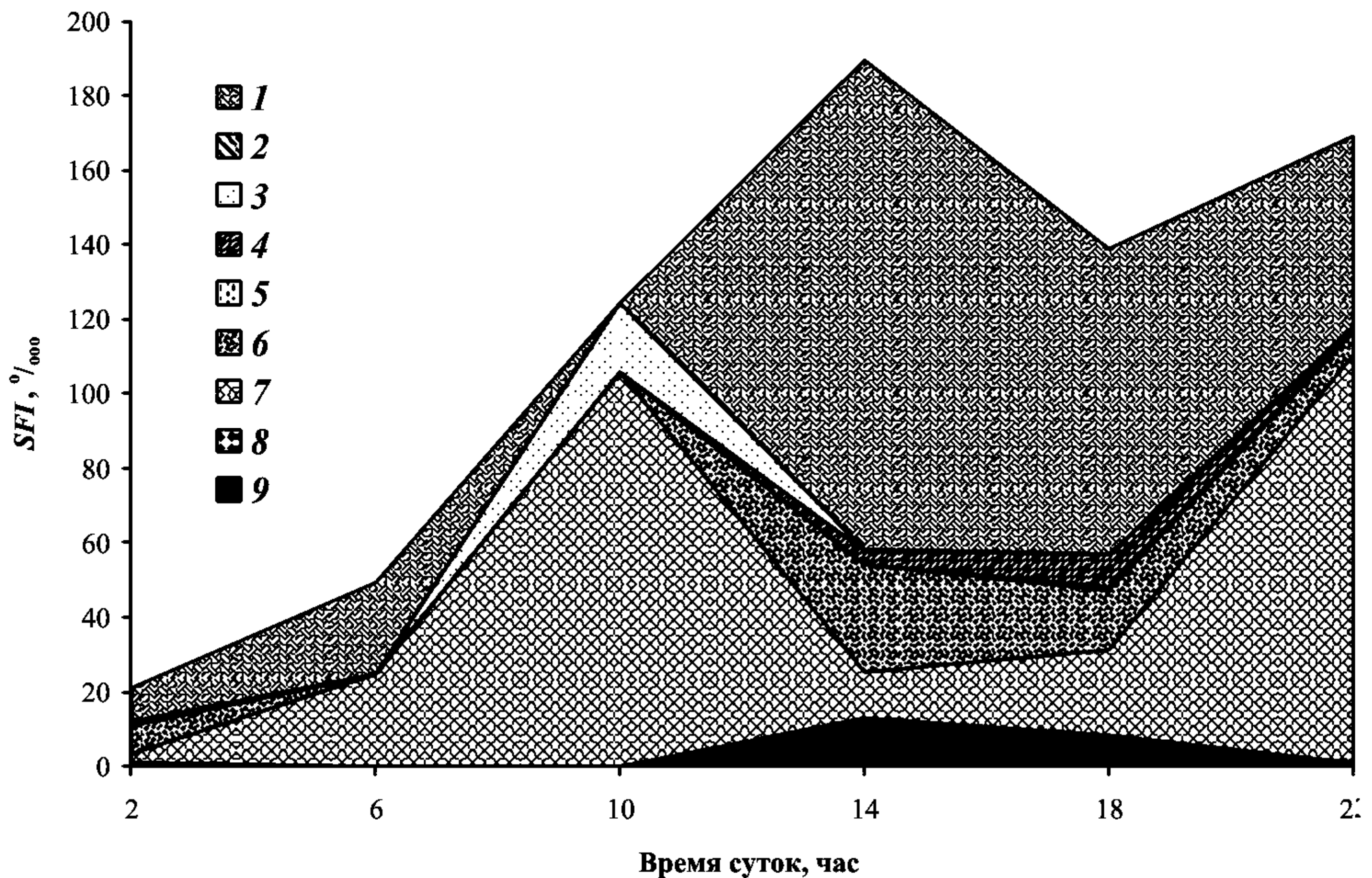


Рис. 80. Суточная изменчивость состава пищи у японского мохнаторукого краба в р. Раздольной (сентябрь 2005 г.): 1 — Algae + высшие растения; 2 — Hydrozoa; 3 — Bivalvia; 4 — Gammaridae; 5 — Mysidacea; 6 — Decapoda; 7 — Pisces; 8 — Amphibia; 9 — песок, ил

Fig. 80. Daily variability of diet composition of Japanese mitten crab at the Razdol'naya River (September, 2005): 1 — Algae + superior plants; 2 — Hydrozoa; 3 — Bivalvia; 4 — Gammaridae; 5 — Mysidacea; 6 — Decapoda; 7 — Pisces; 8 — Amphibia; 9 — sand, mud

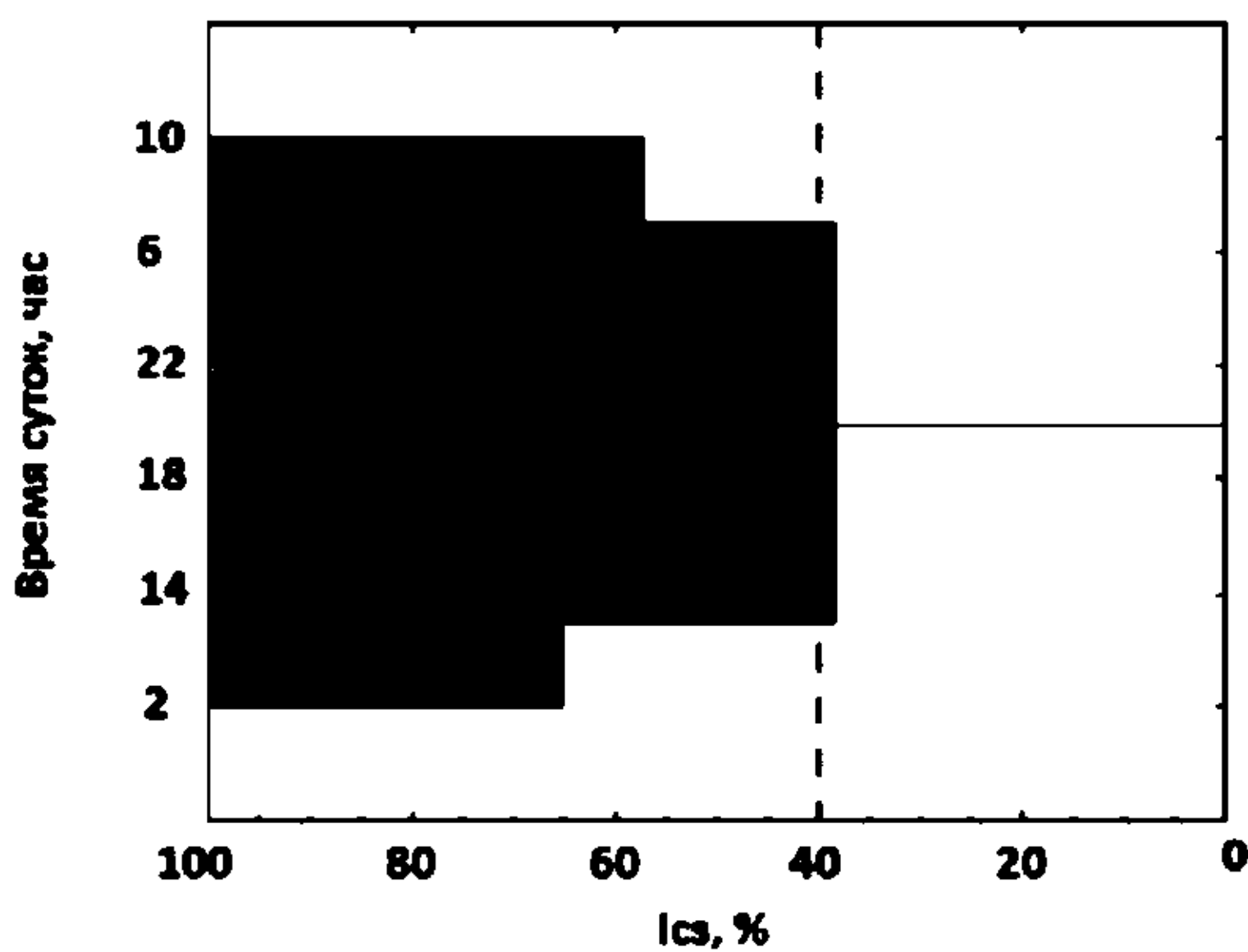


Рис. 81. Дендрограмма сходства состава пищи японского мохнаторукого краба в эстуарии р. Раздольной в разное время суток

Fig. 81. Hierarchical dendrogram of diet composition similarity of Japanese mitten crab at the Razdol'naya River by data from different parts of day

Вместе с тем определенную роль в изменении интенсивности питания и состава пищи японского мохнаторукого краба играют и другие факторы. Для хищников, жертвы которых обладают собственными ритмами, различия в степени доступности пищи в течение суток имеют большое значение. Коэффициент корреляции между величиной улова рыб и *SFI* краба составил 0,69 (табл. 40).

Рыбы наиболее обильны в пище краба (см. рис. 80) (так же, как и в сетных уловах (см. рис. 78)) в период «стоячей» воды на пике прилива или отлива, когда им не надо преодолевать силу течения и они наиболее активны*. Вместе с тем суточный ритм у

* Для некоторых морских птиц показано, что пищедобывательная активность может коррелировать с приливным циклом из-за различной доступности рыбы в приливных течениях (Slater, 1976).

Таблица 40
Корреляционная матрица изменения активности японского мохнаторукого краба
в зависимости от ряда факторов

Table 40
Correlation matrix of activity level of Japanese mitten crab depending on some factors

Фактор	Улов рыб	Улов краба	Уровень воды	SFI краба	Время суток
Улов рыб	0	–	–	–	–
Улов краба	0,54 0,17	0	–	–	–
Уровень воды	–0,24 0,57	–0,12 0,77	0	–	–
SFI краба	0,69 0,13	0,82 0,04	0,23 0,66	0	–
Время суток	–0,24 0,57	–0,54 0,17	–0,70 0,06	–0,81 0,05	0

Примечание. Верхняя строка — значение коэффициента корреляции Пирсона, нижняя строка — уровень значимости (p), при $p \leq 0,05$ связь достоверна.

животных определяется не только внешними причинами, он формируется во взаимодействии экзогенных и эндогенных факторов (Palmer, 1973; Нейман, 1984).

Суточный пищевой рацион. По предварительным данным, в р. Раздольной в средней части эстуария DR японского мохнаторукого краба, имеющего два пика потребления пищи в течение суток, был равен 2,8 % массы тела (Семенькова и др., 2006б). Впоследствии по уточненным данным в этой части реки DR японского мохнаторукого краба составил 1,9 %. В низовьях реки DR составил, как у объекта с дневным пиком питания (Новикова, 1949), около 2 % массы тела. В оз. Пресном DR составил около 1,8 % массы тела.

Величина DR японского мохнаторукого краба заметно выше, чем у крабов сем. Lithodidae (синий *Paralithodes platypus* (DR 0,75 %), камчатский *P. camtschaticus* (DR 0,80 %)) (Надточий и др., 1998, 1999), и сопоставима с таковой у представителей сем. Majidae (крабы-стригуны опилио *Ch. opilio* (DR 2,0 %) и Бэрда *Ch. bairdi* (DR 2,40 %)) (Надточий и др., 2001, 2002).

Таким образом, для *E. japonica*, как и для других грапсоидных крабов (Kobayashi, 2003, 2009), характерна всеядность и оппортунистическая утилизация пищевых ресурсов. Наряду с эвригалинностью и высокой миграционной активностью это обеспечивает возможность существования японского мохнаторукого краба в очень широком диапазоне условий среды. Его пищевой спектр включает как растительную, так и животную пищу. Основу пищи составляют водоросли, растительные остатки и рыбы. Второстепенными кормовыми объектами служат креветки, двустворчатые и брюхоногие моллюски, бокоплав, личинки насекомых, мизиды, гидроиды и земноводные. В озере краб питается преимущественно древесными остатками и водорослями. В реке и море в его пище выше доля животных. Только что перенесшие линьку особи японского мохнаторукого краба некоторое время не могут питаться, пока не затвердеют их покровы и ротовые органы. Интенсивность питания снижается в период линьки и зимовки, повышается во время постлиночного и предзимовального нагула. С ростом в пище краба снижается доля растительной и увеличивается количество животной пищи. Наиболее широка пищевая ниша среднеразмерных особей. Интенсивность питания особей разного пола одинакова. Самки в большей степени предпочитают растительную пищу, самцы — животную. Для японского мохнаторукого краба характерна активность с двумя пиками в первой половине дня и на закате, при этом пищедобывательная активность совпадает по фазе с двигательной. Ведущая роль в изменении интенсивности питания японского мохнаторукого краба принадлежит циркадному циклу, и в первую очередь, по-видимому, изменению освещенности в течение суток.

Обнаружена суточная изменчивость состава пищи: утром и вечером краб наиболее активно поедает рыб, а ракообразных и водоросли — днем. Вероятно, определенную роль в изменении интенсивности питания и состава пищи японского мохнаторукого краба играет и околоприливный цикл (через изменение доступности того или иного вида жертв). Суточный пищевой рацион японского мохнаторукого краба варьирует в пределах 1,8–2,0 %.

Биоценотическое окружение и консортивные связи

Биоценотическое окружение. Для выявления видов рыб и беспозвоночных, обитающих в одних биотопах с японским мохнаторуким крабом и формирующих его биоценотическое окружение, проанализировали данные 159 ловов малькового невода, выполненных в июле-октябре 2005–2006 гг. в эстуариях рек южного Приморья (Раздольная, Шкотовка, Суходол, Гладкая). Всего японский мохнаторукий краб встретился в 47 ловах. Из рыб наиболее часто вместе с крабом в уловах встречались пятнистый коносир *Konosirus punctatus*, речная абботтина *Abbottina rivularis*, ханкайский *Acanthorhodeus chankaensis* и обыкновенный *Rhodeus sericeus* горчаки, большеголовый пескарь *Gobio macrocephalus* и пескарь-губач Черского *Sarcocheilichthys czerskii*, молодь красноперок *Tribolodon* spp. и пиленгаса *Liza haematocheila*, японский молочный бычок *Acanthogobius lactipes*, дальневосточный бычок Таранца *Gymnogobius taranetzi*, пресноводный дальневосточный бычок *Gymnogobius urotaenia* (табл. 41).

Видовую принадлежность пищевых объектов краба установить очень трудно, в связи с этим интересно попытаться очертить наиболее вероятный круг его жертв. Учитывая частоту встречаемости, обилие по численности и массе*, а также экологию вида (донно-придонный или пелагический), с высокой долей вероятности в состав возможных кормовых объектов можно включить: ханкайского и обыкновенного горчаков, речную абботтину, большеголового пескаря, молодь красноперок, щиповку Лютера, китайскую девятииглую колюшку *Pungitius sinensis* и бычков сем. Gobiidae.

Консортивные связи. В эстуарии р. Суходол установлено формирование консорций, в которых детерминантами выступают заросли водорослей и морских трав (Гусарова и др., 2009а). Состав и соотношение животных макробентоса, непосредственно связанных с растениями (концентр I порядка), в разных консорциях существенно отличаются.

Во внешней части эстуария (биотоп 1, см. главу 2) в присутствии разреженных зарослей *Z. marina* биомасса японского мохнаторукого краба составляла 0,32 г/м² (см. рис. 36), биомасса бентоса летом 2007 г. составляла 82,0 г/м², (кормовой бентос — 4,10 г/м²) (Гусарова и др., 2009б), преобладали двустворчатые моллюски, полихеты, немертины, изоподы (табл. 42). В лагуне в смешанных зарослях кладофоры *C. glomerata*, zostеры *Z. japonica*, энтероморфы *E. prolifera* и руппии *R. maritima* (биотоп 2) биомасса краба была максимальной (2,39 г/м²), биомасса бентоса составила 24,30 г/м², (кормовой — 13,70 г/м²), преобладали декаподы, гастроподы, амфиподы, полихеты и изоподы (табл. 42). В средней части эстуария в разреженных зарослях энтероморфы (биотоп 3) биомасса краба была равна 0,45 г/м², биомасса бентоса 32,10 г/м² (кормовой — 28,30 г/м²), преобладали полихеты, гастроподы, декаподы, немертины и амфиподы (табл. 42). В верхней части эстуария на илистом дне в отсутствие зарослей краб в уловах не отмечен, биомасса бентоса — 1,8 г/м², (кормовой — 1,1 г/м²), преобладали полихеты (табл. 42).

Таким образом, японский мохнаторукий краб в эстуариях вступает в разнообразные консортивные отношения (топические и трофические) с растениями и животными. Сравнивая данные табл. 35 и 42, можно отметить, что наиболее предпочитаемым биотопом для него являются плотные многовидовые заросли, где, кроме укрытий, он

* Известно, что большинство животных умеренных широт питается наиболее доступными и многочисленными объектами (Мочек, 1987).

Таблица 41
Состав рыб и беспозвоночных, встречающихся в уловах совместно с японским
мохнаторукимом крабом

Table 41
Species composition of fishes and invertebrates that occurs in the catches jointly with Japanese
mitten crab

Вид	Частота встречаемости, %	Доля, %	
		Численность	Масса
<i>Eriocheir japonica</i>	100,0	1,87	25,49
<i>Konosirus punctatus</i> пятнистый коносир	38,3	17,0	15,54
<i>Abbottina rivularis</i> речная абботтина	34,0	3,88	2,35
<i>Acanthorhodeus chankaensis</i> ханкайский горчак	57,4	14,66	6,22
<i>Acanthorhodeus</i> sp. желтоперый горчак	6,4	0,13	0,19
<i>Carassius gibelio</i> серебряный карась	6,4	0,07	0,06
<i>Culter alburnus</i> уклей	8,5	0,11	1,96
<i>Gobio macrocephalus</i> большеголовый пескарь	87,2	14,63	14,71
<i>Hemiculter leucisculus</i> корейская востробрюшка	8,5	0,35	0,17
<i>Leuciscus waleckii tumensis</i> туменский язь	6,4	0,04	0,18
<i>Phoxinus</i> sp. Гольян	6,4	0,21	0,12
<i>Pseudorasbora parva</i> амурский чебачок	19,1	0,46	0,40
<i>Rhodeus sericeus</i> обыкновенный горчак	42,6	2,56	1,61
<i>Sarcocheilichthys czerskii</i> пескарь-губач Черского	23,4	0,36	0,31
<i>Sarcocheilichthys</i> sp. пескарь-губач	4,3	0,05	0,03
<i>Tribolodon</i> sp. красноперки (2 вида)	44,7	8,27	11,71
<i>Cobitis lutheri</i> щиповка Лютера	34,0	2,36	0,80
<i>Silurus asotus</i> амурский сом	4,3	0,03	0,01
<i>Hypomesus nipponensis</i> японская малоротая корюшка	44,7	7,20	4,52
<i>Osmerus dentex</i> зубастая корюшка	2,1	0,02	0,08
<i>Salangichthys microdon</i> лапша-рыба	8,5	4,65	0,08
<i>Hyporhamphus sajori</i> японский полурыл	4,3	0,15	0,20
<i>Strongylura anastomella</i> дальневосточный сарган	2,1	0,02	0,03
<i>Syngnathus schlegeli</i> игла-рыба	2,1	0,70	0,06
<i>Pungitius sinensis</i> китайская девятииглая колюшка	29,8	4,76	0,69
<i>Sebastes schlegelii</i> темный морской окунь	4,3	1,37	2,50
<i>Eleginus gracilis</i> навага	6,4	0,12	0,20
<i>Liza haematocheila</i> пиленгас	29,8	3,04	6,08
<i>Pholis nebulosa</i> чешуеголовый маслюк	2,1	0,07	0,06
<i>Pholis picta</i> разукрапленный маслюк	2,1	0,01	0,02
<i>Acanthogobius flavimanus</i> золотистый бычок	34,0	0,62	0,51
<i>Acanthogobius lactipes</i> японский молочный бычок	29,8	1,30	0,30
<i>Gymnogobius urotaenia</i> пресноводный дальневосточный бычок	42,6	0,67	0,20
<i>Gymnogobius taranetzi</i> дальневосточный бычок Таранца	38,3	3,42	0,85
<i>Tridentiger bifasciatus</i> двухполосый трехзубый бычок	6,4	0,13	0,03
<i>Tridentiger brevispinis</i> короткоперый трехзубый бычок	12,8	0,33	0,21
<i>Channa argus</i> змееголов	2,1	0,02	0,06
<i>Perccottus glehnii</i> ротан-головешка	6,4	0,11	0,29
<i>Pleuronectes pinnifasciata</i> полосатая камбала	2,1	0,34	0,62
<i>Liopsetta obscura</i> темная камбала	4,3	0,12	0,09
<i>Crangon</i> sp. песчаный примс	6,4	0,61	0,06
<i>Hemigrapsus penicillatus</i> прибрежный кистеносный краб	2,1	0,18	0,19
<i>Palaemon</i> spp. креветки (2 вида)*	27,7	2,99	0,23
Число ловов		47	

* В эстуариях исследованных рек обитают 2 вида креветок рода *Palaemon*: *P. paucidens* и *P. macrodactylus* (Барабанщиков, 1999).

находит обилие корма (энтероморфа, гаммариды, изоподы, креветки и мелкие прибрежные крабы).

Таблица 42
Состав макрозообентоса в разных биотопах эстуария р. Суходол в июне-августе 2007 г.
(Гусарова и др., 2009б)

Table 42
Macrobenthos composition at the different biotopes of the estuary of Sukhodol Bay, June-August, 2007 (Гусарова и др., 2009б)

Таксон	Биотоп							
	1		2		3		4	
	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Polychaeta	3,29	4,01	0,87	3,60	13,60	42,41	0,85	48,11
Bivalvia	77,91	94,96	10,63	43,79	3,31	10,33	—	—
Gastropoda	—	—	3,12	12,85	13,04	40,67	0,07	3,78
Decapoda	—	—	7,54	31,04	1,38	4,31	—	—
Nemertini	0,38	0,47	—	—	0,15	0,47	—	—
Foronidea	—	—	—	—	—	—	0,63	35,52
Stomatopoda	—	—	—	—	—	—	0,16	8,81
Actiniaria	—	—	—	—	0,50	1,55	—	—
Amphipoda	0,04	0,05	2,02	8,30	0,08	0,25	0,07	3,78
Sipunculida	—	—	—	—	—	—	—	—
Turbellaria	—	—	—	—	—	—	—	—
Isopoda	0,38	0,46	0,10	0,43	—	—	—	—
Olygochaeta	0,04	0,04	—	—	—	—	—	—
Итого	82,04	100,0	24,28	100,0	32,06	100,0	1,76	100,0
Число станций	7		7		8		6	

Относительно мало известно о врагах мохнаторуких крабов. Скорее всего, ими являются хищные рыбы, водоплавающие птицы, млекопитающие: выдры и еноты (Panning, 1939; Veldhuizen, Nieb, 1998; Барабанщиков, 2002). Молодь японского мохнаторукого краба (СW 10–30 мм) часто обнаруживали в желудках рыб сем. Cottidae (Барабанщиков, 1999).

Паразиты и комменсалы

Паразиты*. В водах Приморья на японском мохнаторуком крабе впервые обнаружен корнеголовый рачок *Polyascus polygenea* — обычный вид корнеголовых (это группа паразитических усоногих ракообразных (Cirripedia), обитающих главным образом на десятиногих), известный как паразит прибрежных крабов из рода *Hemigrapsus* (рис. 82). В водах Японии на японском мохнаторуком крабе паразитирует второй вид корнеголовых — *Polyascus gregaria* (Okada, Miyashita, 1935; Kobayashi et al., 1997).

Основной хозяин *P. polygenea* — японский прибрежный краб *Hemigrapsus sanguineus*. Этот рачок был также найден на двух других видах рода *Hemigrapsus* — *H. longitarsis* и *H. penicillatus* (Рыбаков и др., 2006). Это колониальный вид саккулинид (Takahashi, Lützen, 1998). На одном хозяине развивается несколько последовательных поколений экстерн, каждая из которых производит не менее трех генераций личинок с интервалом приблизительно в 2 нед, причем плодовитость одной экстерны достаточно высока и составляет около 50 тыс. яиц (Корн и др., 2005). В результате плотность инвазионных личинок в прибрежной зоне моря может достигать весьма высоких цифр, обеспечивая высокую зараженность потенциальных хозяев. Так, в зал. Восток (зал.

* По неопубликованным данным А.В. Рыбакова (ИБМ ДВО РАН) и Е.Г. Семеньковой.

Петра Великого) зараженность *H. sanguineus* в 1998–1999 гг. варьировала в среднем от 7 до 67 %, достигая 84 % (Корн и др., 2000). Зараженность других видов обычно была ниже, *H. longitarsis* был заражен на 28,5 % (Рыбаков и др., 2006), а на *H. penicillatus* паразит был встречен лишь однажды, хотя было просмотрено несколько сотен экземпляров этого вида как самцов, так и самок (О.М. Корн, личное сообщение).

Зараженный японский мохнаторукий краб демонстрирует феномен, обычный для самцов крабов, зараженных корнеголовыми, и известный как «феминизация». Брюшко краба расширено (оно значительно шире, чем брюшко незараженного самца, но уже, чем брюшко самки), его членики подвижны друг относительно друга. Однако копуляторные придатки (плеоподы I) не редуцированы и яйценозные ножки не развиты (рис. 83).

Рис. 82. Самец японского мохнаторукого краба с экстерной *P. polygenea*

Fig. 82. Infected male of Japanese mitten crab with externa of *P. polygenea*

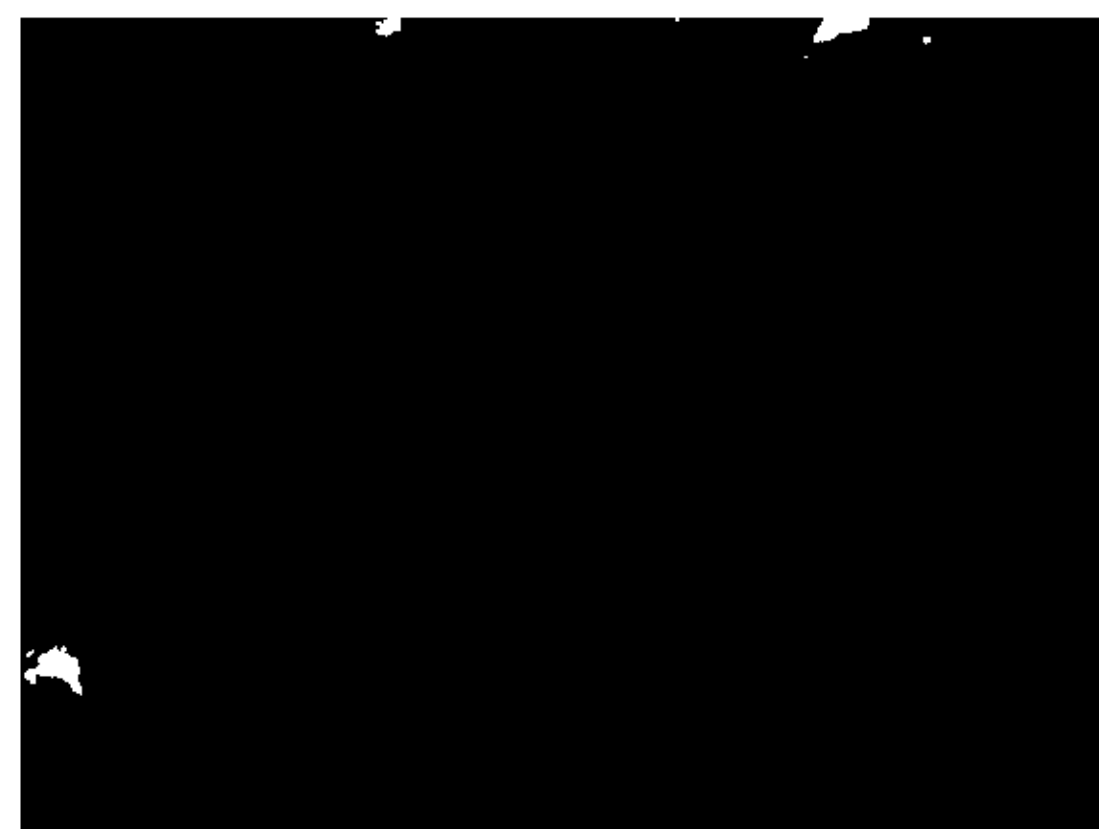


Рис. 83. Феминизированный абдомен самца японского мохнаторукого краба, зараженного *P. polygenea*

Fig. 83. Feminized abdomen of Japanese mitten crab male infected by *P. polygenea*



Феминизация, причем весьма далеко заходящая, характерна для *E. japonica*, зараженных *P. gregaria* (Okada, Miyashita, 1935). Окада и Мияшита выделили пять последовательных стадий феминизации: от первой (примерно соответствующей состоянию, наблюдаемому в нашем случае) до пятой (копуляторные придатки полностью редуцируются и развиваются четыре пары яйценозных ножек). В последнем случае брюшко зараженного самца становится практически неотличимым от брюшка здоровой самки; такого самца можно отличить только по наличию рудиментарных мужских половых отверстий на 5-м грудном сегменте и соответственно отсутствию женских половых отверстий на 3-м грудном сегменте (Okada, Miyashita, 1935).

Крабы с признаками феминизации встречались неоднократно в реках Раздольная, Артемовка, Партизанская и оз. Карасьем, однако количество феминизированных особей в уловах обычно в среднем не превышало 1 % (собственные наблюдения). Тем не менее, согласно Е.И. Барабанщикову (2002), в отдельные периоды доля таких крабов может достигать 15 %.

Мохнаторукие крабы являются главными переносчиками паразита — легочной трематоды *Paragonimus westermani* (Veldhuizen, Stanish, 1999). Эта трематода вызывает у людей симптомы туберкулеза или гриппа. В Азии отмечались высокие темпы заражения людей этим паразитом. Человек рискует заразиться, употребив сырого или плохо приготовленного инфицированного краба (Halat, 1996).

Комменсалы. Комменсализм — явление, при котором одна популяция извлекает пользу из объединения, а для другой это объединение безразлично (Одум, 1975). Например, экзоскелет камчатского краба служит субстратом для таких обрастателей-

сестонофагов, как гидроиды *Obelia longissima*, многощетинковые черви *Spirorbis validus*, усоногие раки *Balanus hesperius* и *B. balanoides* (Клитин, 2003). Кроме этого, под карапакс камчатского и других видов крабов откладывают икру рыбы рода *Caroproctus* (Liparidae) (карцинофилия) (Полтев, Мухаметов, 2009).

В летний период на панцире мохнаторуких крабов, распространенных в прибрежной зоне, часто встречаются обрастатели: гидроидные полипы *O. longissima*, усоногие раки *Balanus* sp., энтероморфа *Enteromorpha* sp., устрицы и мшанки, использующие экзоскелет этого краба также в качестве субстрата (Барабанщиков, 2002; наши наблюдения) (рис. 84). При этом количество обрастателей увеличивается к концу лета, что совпадает с окончанием сезона размножения мохнаторукого краба. В конце августа — начале сентября встречались особи, полностью покрытые энтероморфой.



Рис. 84. Обрастатели на панцире японского мохнаторукого краба: слева направо — усоногие раки, гидроидные полипы и энтероморфа

Fig. 84. Epibionts at the Japanese mitten crab carapace: from left to right — cirripeds, hydroid polypus and *Enteromorpha* sp.

Аналогичные наблюдения были проведены и в водах Японии (Kobayashi, Matsuura, 1994a). Обрастатели на панцире крабов являются индикаторами физиологического состояния краба, т.е. свидетельствуют об относительной давности линьки, а также о пребывании краба в море.

ГЛАВА 10. ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

Изучение популяционной структуры — важная задача рыбохозяйственной науки, поскольку без познания внутривидовой дифференциации невозможна рациональная эксплуатация ресурсов промысловых объектов (Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995). Известно, что внутривидовая генетическая изменчивость у японского мохнаторукого краба, как и у других декапод (Gooch, 1977; Chow, Fujio, 1987; Li et al., 1993; Gao, Watanabe, 1998), в целом невысокая. Методами биохимической генетики установлено высокое сходство группировок краба, обитающих в водах японских островов (Gao, Watanabe, 1998). Вместе с тем совсем недавно с помощью более чувствительного метода (рестрикционный анализ митохондриальной ДНК) (Yamasaki et al., 2006) выявлена заметно бóльшая генетическая изменчивость локальных группировок этого вида. В водах Японии обнаружено три региональных группы, одна из них с о-вов Огасавара не имела ни одного общего гаплотипа с группировками с о. Окинава и главных японских островов. Для двух последних групп общими оказались лишь два гаплотипа. Внутри выделенных групп значимых различий между отдельными выборками не наблюдалось. Кстати, на основе этих данных был описан новый вид рода *Eriocheir* с о-вов Огасавара — *E. ogasawaraensis* Komai, 2006 (Komai et al., 2006).

Так как в море и приустьевых пространствах рек в период размножения (летом) крабы могут перемешиваться, для многомерного анализа использованы выборки, полученные в реках и озерах в период максимальной разобщенности локальных группировок (весна и осень).

Результаты дискриминантного анализа показывают, что уровень морфологических различий для самцов из разных водоемов выше, чем для самок (табл. 43–46, рис. 85, 86). Вероятность верной классификации для самок составляла 69–90 %, для самцов — 69–95 % (табл. 43, 45). При этом в каждом районе преобладал свой морфотип краба (рис. 87, 88).

Изменчивость уровня различий между выборками не демонстрирует четкой картины (см. табл. 44, 46). В пространстве первых двух канонических переменных самки образуют одну довольно плотную группу (см. рис. 85). Однако выборки самцов довольно четко разделялись на три группы: крабы из рек Уссурийского залива (Артемовка и Петровка), из водоемов Амурского залива и зал. Ольги (р. Раздольная и оз. Пресное) и водоемов юго-западной части зал. Петра Великого (р. Тесная и оз. Карасье) (рис. 86).

Сходство фенотипов крабов из довольно удаленных друг от друга районов — р. Раздольной и оз. Пресного (по-видимому, конвергентное) — наводит на мысль, что выявленные различия имеют экологическую природу (сходства и различия среды оби-

Таблица 43

Матрица морфологической классификации самок японского мохнаторукого краба

Table 43

Matrix of morphological classification of Japanese mitten crab females

Водоем	Вероятность верной классификации, %	Р. Раздольная	Р. Петровка	Оз. Карасье	Р. Тесная	Р. Артемовка	Оз. Пресное
Р. Раздольная	68,9	73	9	7	3	7	7
Р. Петровка	73,9	4	34	0	1	7	0
Оз. Карасье	86,0	3	0	43	3	0	1
Р. Тесная	74,0	6	0	3	37	0	4
Р. Артемовка	86,1	6	8	0	0	87	0
Оз. Пресное	90,0	3	0	0	1	1	45
Общее число особей	79,2	95	51	53	45	102	57

Таблица 44

Уровень и достоверность морфологических различий самок японского мохнаторукого краба
Table 44

Level and significance of morphological differences of Japanese mitten crab females

Водоем	Р. Раздольная	Р. Петровка	Оз. Карасье	Р. Тесная	Р. Артемовка	Оз. Пресное
Р. Раздольная	—	5,09	10,02	6,51	11,63	8,56
Р. Петровка	5,04	—	11,51	6,84	6,77	7,79
Оз. Карасье	9,36	15,31	—	6,43	15,88	12,42
Р. Тесная	6,08	9,10	8,19	—	14,93	6,16
Р. Артемовка	7,09	6,80	15,07	14,16	—	14,79
Оз. Пресное	8,00	10,36	15,82	7,84	14,03	—

Примечание. Здесь и далее под диагональю — квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами выборок, над диагональю — значения *F*-статистики. Выделены достоверные значения.

Таблица 45

Матрица морфологической классификации самцов японского мохнаторукого краба

Table 45

Matrix of morphological classification of Japanese mitten crab males

Водоем	Вероятность верной классификации, %	Р. Раздольная	Р. Петровка	Оз. Карасье	Р. Тесная	Р. Артемовка	Оз. Пресное
Р. Раздольная	70,7	41	1	4	1	8	3
Р. Петровка	69,2	1	9	0	0	3	0
Оз. Карасье	93,9	2	0	46	0	0	1
Р. Тесная	94,0	0	0	1	47	0	2
Р. Артемовка	95,0	3	2	0	0	95	0
Оз. Пресное	86,0	6	0	1	0	0	43
Общее число особей	87,8	53	12	52	48	106	49

Таблица 46

Уровень и достоверность морфологических различий самцов японского мохнаторукого краба
Table 46

Level and significance of morphological differences of Japanese mitten crab males

Водоем	Р. Раздольная	Р. Петровка	Оз. Карасье	Р. Тесная	Р. Артемовка	Оз. Пресное
Р. Раздольная	—	5,08	8,03	10,35	12,50	4,67
Р. Петровка	16,32	—	8,59	8,43	2,20	7,38
Оз. Карасье	9,81	28,50	—	7,73	19,41	9,80
Р. Тесная	12,50	27,86	10,15	—	28,34	10,86
Р. Артемовка	11,0	6,54	19,12	27,53	—	20,07
Оз. Пресное	5,65	24,36	12,87	14,12	19,49	—

тания рассматриваемых группировок). Для Уссурийского залива характерно сравнительно быстрое нарастание глубин, реки в его бассейне небольшие. Для юго-западной части зал. Петра Великого характерны обширные мелководья, обилие лагунных озер, небольшие реки.

Таким образом, можно предположить, что японский мохнаторукий краб в водах Приморья образует единую суперпопуляцию, подразделяющуюся на относительно независимые группировки, по-видимому, популяционного или субпопуляционного ранга. О локальности группировок краба свидетельствуют такие факты, как:

— морфологическая дифференциация;

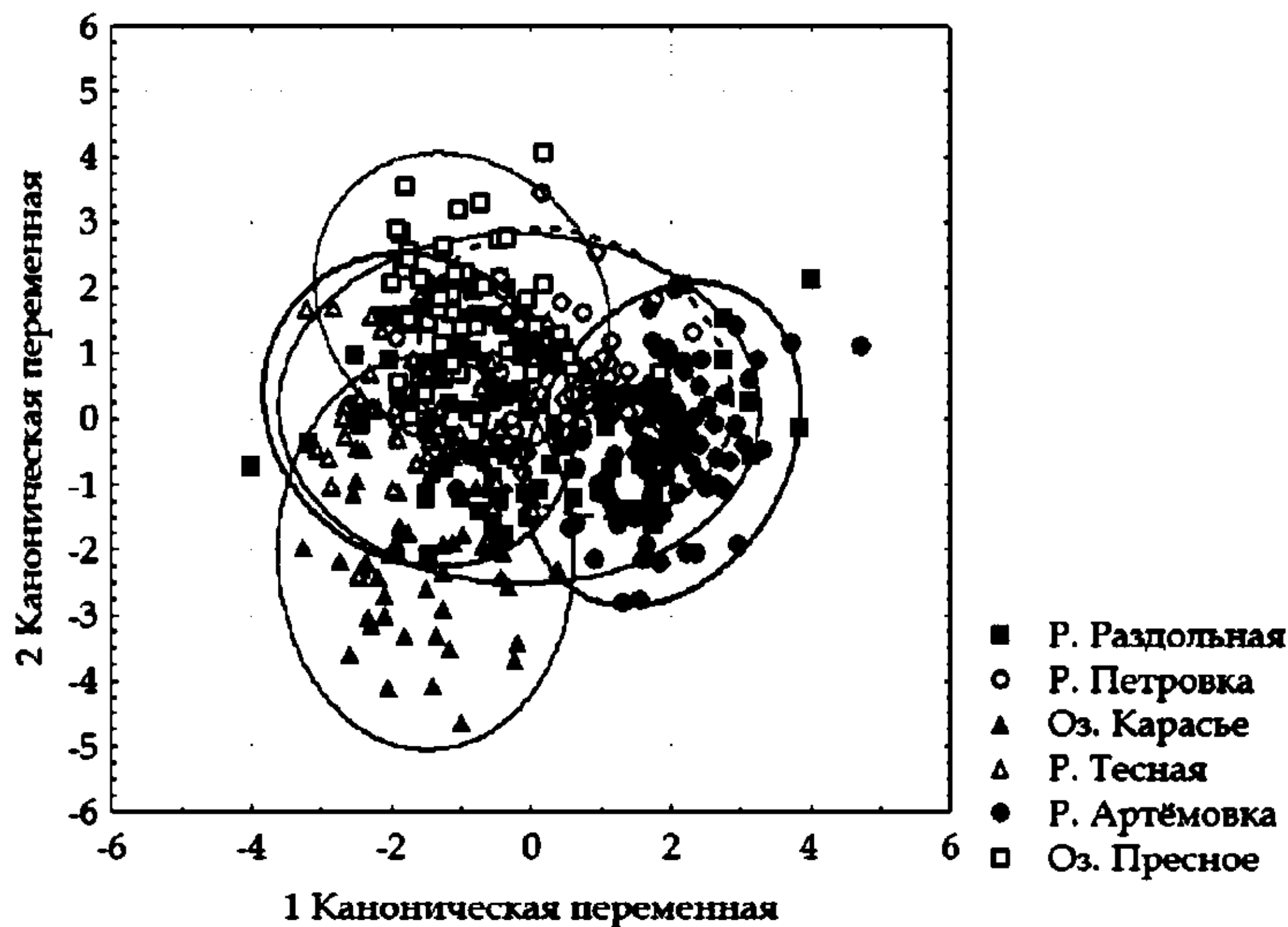


Рис. 85. Распределение выборок самок в пространстве канонических переменных по морфологическим признакам

Fig. 85. Distribution of female samples in space of canonical variables by morphological characters

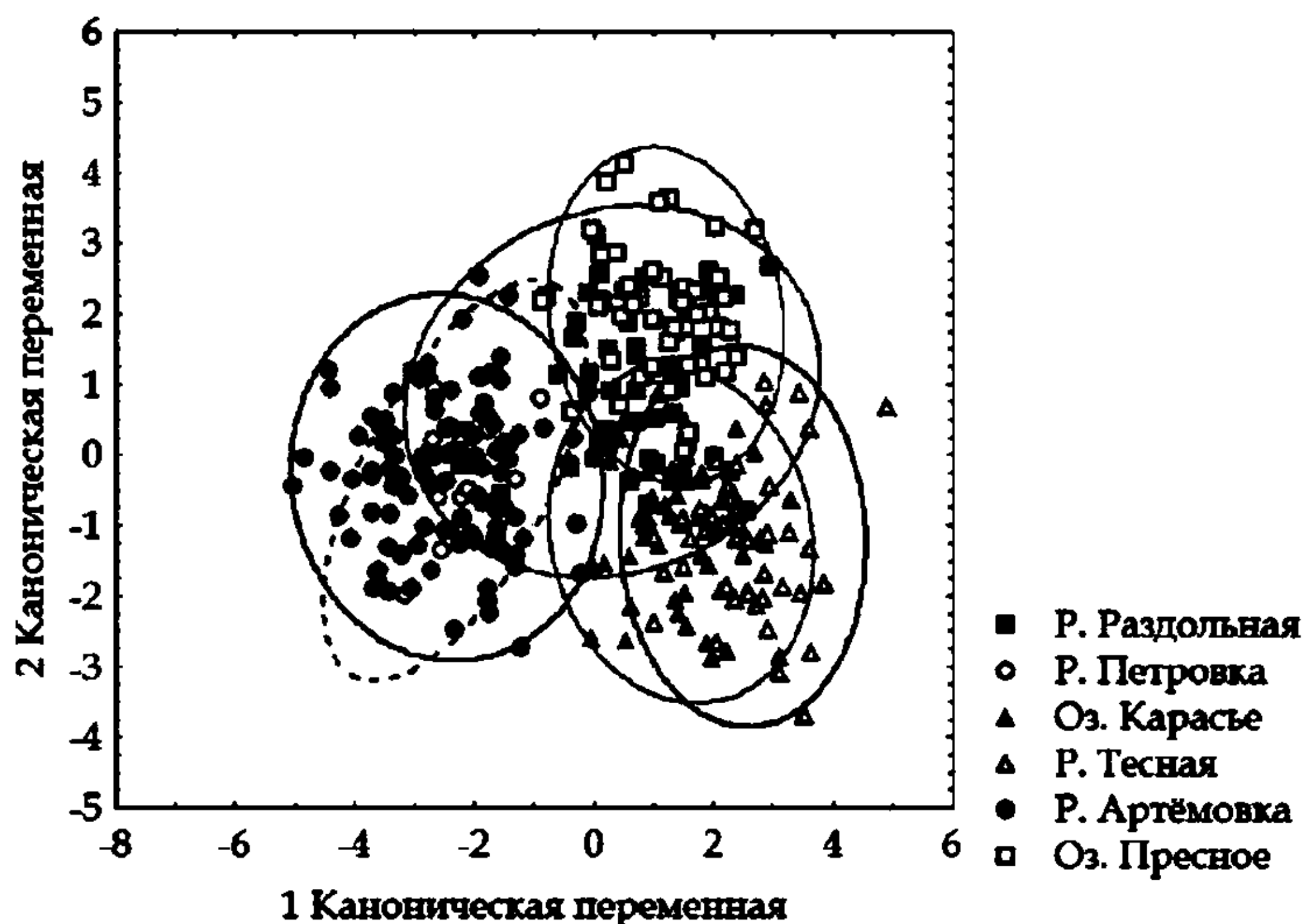


Рис. 86. Распределение выборок самцов в пространстве канонических переменных по морфологическим признакам

Fig. 86. Distribution of male samples in space of canonical variables by morphological characters

— локализация морфотипов;
 — перемещение крабов на небольшие расстояния в море;
 — региональные различия по предельным размерам и половому составу;
 — изрезанность береговой линии и отсутствие сквозных вдольбереговых течений в неритической зоне, что должно ограничивать разнос личинок вдоль побережий.

В соответствии с вышеизложенным предварительно можно выделить 5 группировок, или самостоятельных единиц запаса, имеющих собственный промысловый потенциал: юго-западная часть зал. Петра Великого, северная часть Амурского залива, северная часть Уссурийского залива, восточная часть зал. Петра Великого и северная

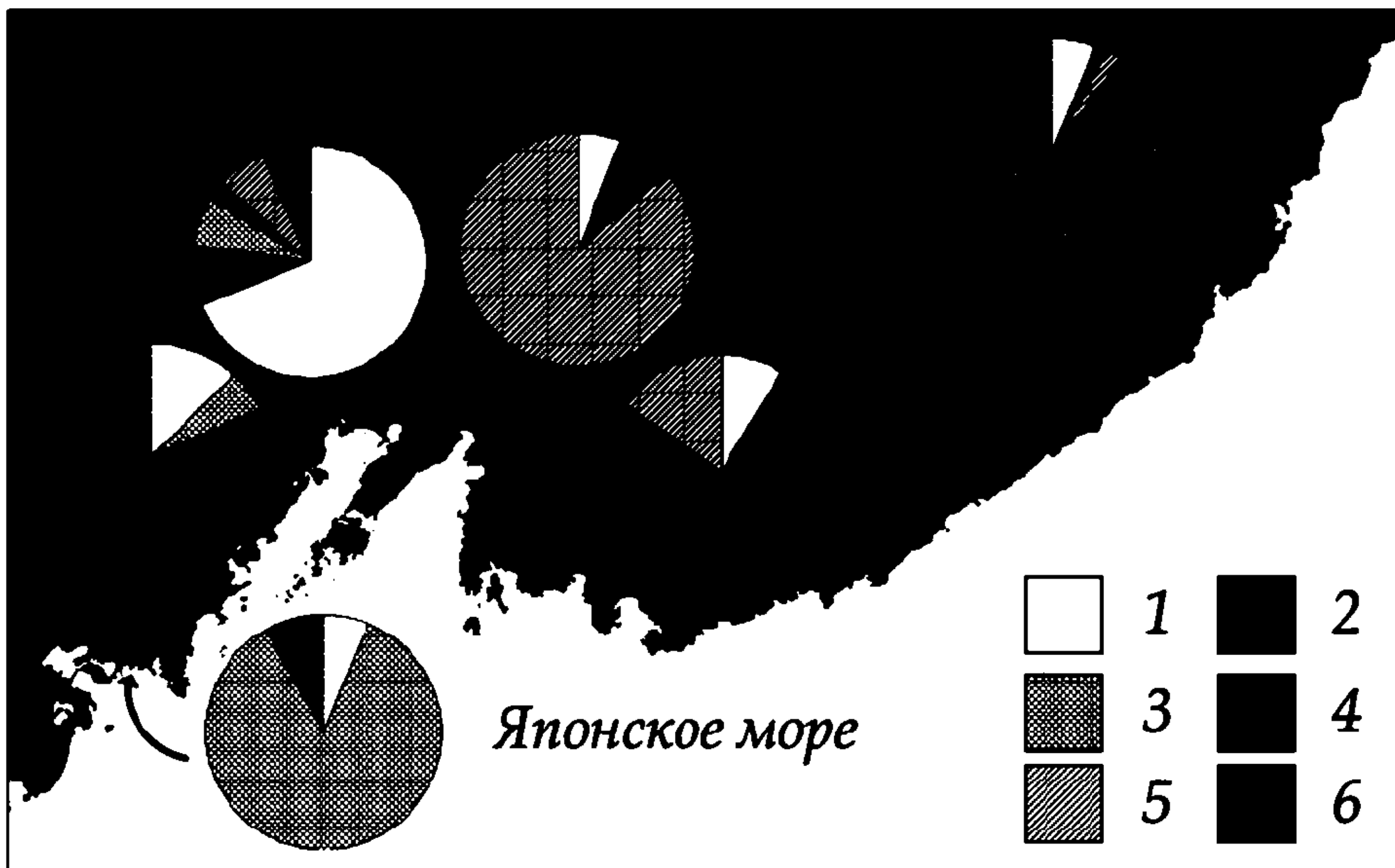


Рис. 87. Пространственное частотное распределение морфотипов самок японского мохнаторукого краба, характерных для различных водоемов Приморья: 1 — р. Раздольная; 2 — р. Петровка; 3 — оз. Карасье; 4 — р. Тесная; 5 — р. Артемовка; 6 — оз. Пресное

Fig. 87. Spatial frequent distribution of Japanese mitten crab female morphotypes that were typical for different waterbodies of Primorye: 1 — Razdol'naya River; 2 — Petrovka River; 3 — Karas'e Lake; 4 — Tesnaya River; 5 — Artemovka River; 6 — Presnoye Lake

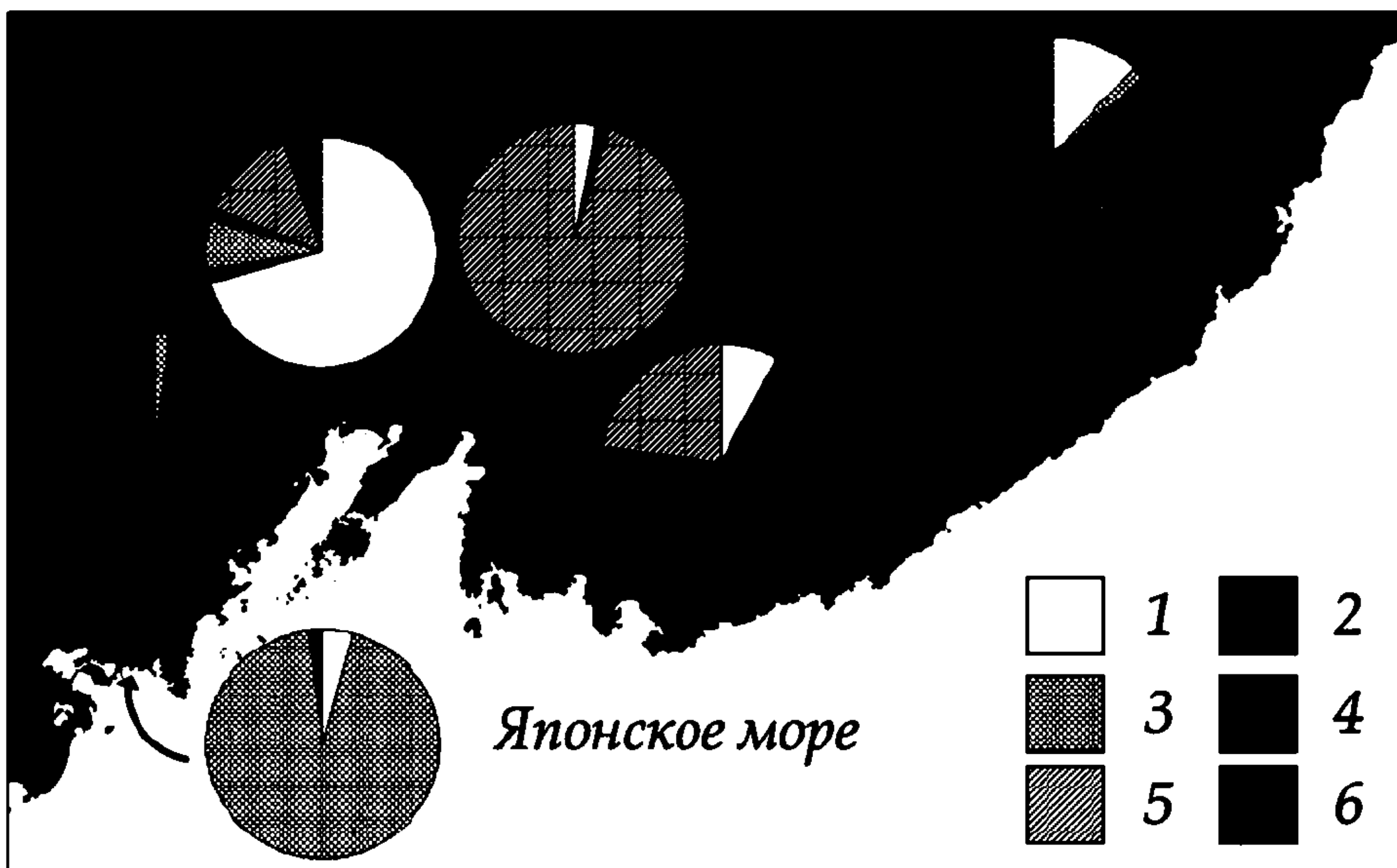


Рис. 88. Пространственное частотное распределение морфотипов самцов японского мохнаторукого краба, характерных для различных водоемов Приморья. Обозначения как на рис. 87

Fig. 88. Spatial frequent distribution of Japanese mitten crab male morphotypes that were typical for different waterbodies of Primorye. Designations see at the fig. 87

часть южного Приморья. Вследствие этого промысловая нагрузка должна распределяться пропорционально продуктивности этих группировок.

ГЛАВА 11. ЧИСЛЕННОСТЬ И ПРОМЫСЕЛ

Промысел. В странах юго-восточной Азии японский и китайский мохнаторукие крабы являются традиционными объектами промысла, а также считаются деликатесным продуктом национальной кухни (Kobayashi et al., 1997). Поэтому в Японии, Китае и на п-ове Корея большое внимание уделяется культивированию, а также разработке мер по рациональному использованию и восстановлению ресурсов этих крабов (Xu, 1989; Okamoto, Suzuki, 1992; Wang, 1992; Fujii, Nakanishi, 1993; Li et al., 1993; Cao et al., 1995; Kobayashi et al., 1997).

В Китае вылов краба ведется в два периода: осенне-зимний (октябрь-декабрь) и весенний (февраль-март). Китайские рыбаки для лова краба применяют разные орудия и способы. Самыми распространенными являются сачки, рыболовные сети, тралы и невода. В сезон промысла 40–50 сачками добывается от 10–15 до 30 кг в день. Для рыболовных сетей максимальный улов может достигать 30–40 кг в день, а одним тралом за осенне-зимний сезон может быть выловлено 1000–1500 кг, за весенний — около 500 кг. Одним неводом добывается от 10 до 25 кг в день. Бамбуковые загороди считаются самым эффективным способом лова краба. Обычно их применяют во время нерестовой миграции, в этот период может добываться до 90 кг краба в день. Для привлечения крабов также часто используют мощные световые лампы. Основным промысловым районом является р. Янцзы. В 1969–1984 гг. здесь было выловлено около 287 т, в среднем по 18 т в год. Максимальный улов — 67,5 т — был получен в 1981 г., но в 1982 г. вылов резко снизился и составил всего 55 кг. В последующие годы уловы были также невысокими (Yangxie Xim Jishu, 2000).

История освоения ресурсов японского мохнаторукого краба в Приморье непродолжительна. Лов краба здесь ведется с 1998 г. в режиме контрольного лова, а с 2000 г. только в режиме ресурсных исследований. ОДУ составляет 15 т в год. В первые годы лов краба осуществлялся круглыми крабовыми и креветочными ловушками различных конструкций, шэдами, сачками, каравками, закидными неводами и др. Сейчас в основном используются китайские складные ловушки длиной 15–20 м, шириной 0,4 и высотой 0,4 м, обтянутые делью с ячейей 10 мм (рис. 89). Лов носил преимущественно экспериментальный характер. Годовые уловы (по официальной статистике) варьировали в пределах от нескольких сотен килограммов до нескольких тонн. Например, в 2006 г. было выловлено около 6 т в примерно равном соотношении в эстуарии р. Раздольной и озерах юго-западной части зал. Петра Великого. В 2008–2009 гг. по ряду организационно-правовых причин лов краба не проводился.

Лов мохнаторукого краба в Приморье также приурочен к двум периодам: весеннему и осеннему. Одной бригадой используется 15–50 складных ловушек, приманка обычно не применяется. Наиболее эффективно и экономически выгодно ловить краба в весенний период (с середины апреля — до конца мая) во время нерестовых миграций, когда уловы могут достигать 200 кг в день. В осенний период уловы краба гораздо ниже — до 36 кг в день. Летом и зимой промысел краба не ведется.

Особую гастрономическую ценность представляют живые преднерестовые особи с максимально развитыми половыми железами. Промысловыми считаются особи с шириной карапакса более 60 мм и массой более 100 г. При этом обычно отсортировывается до половины улова. Известные коммерческие предложения по приобретению живого краба составляют до 160 руб. за 1 кг весной (в среднем — 120 руб.) и до 90 руб. осенью (в среднем — 60 руб.).

Японский мохнаторукий краб встречается практически во всех водоемах южной части Приморья, однако можно выделить 7 основных районов, где он достигает промысловой численности: I — эстуарий р. Раздольной, II — реки Артемовка, Суходол и Петровка, III — р. Тесная, озера Карасье, Лебяжье и Рязановское, IV — р. Парти-

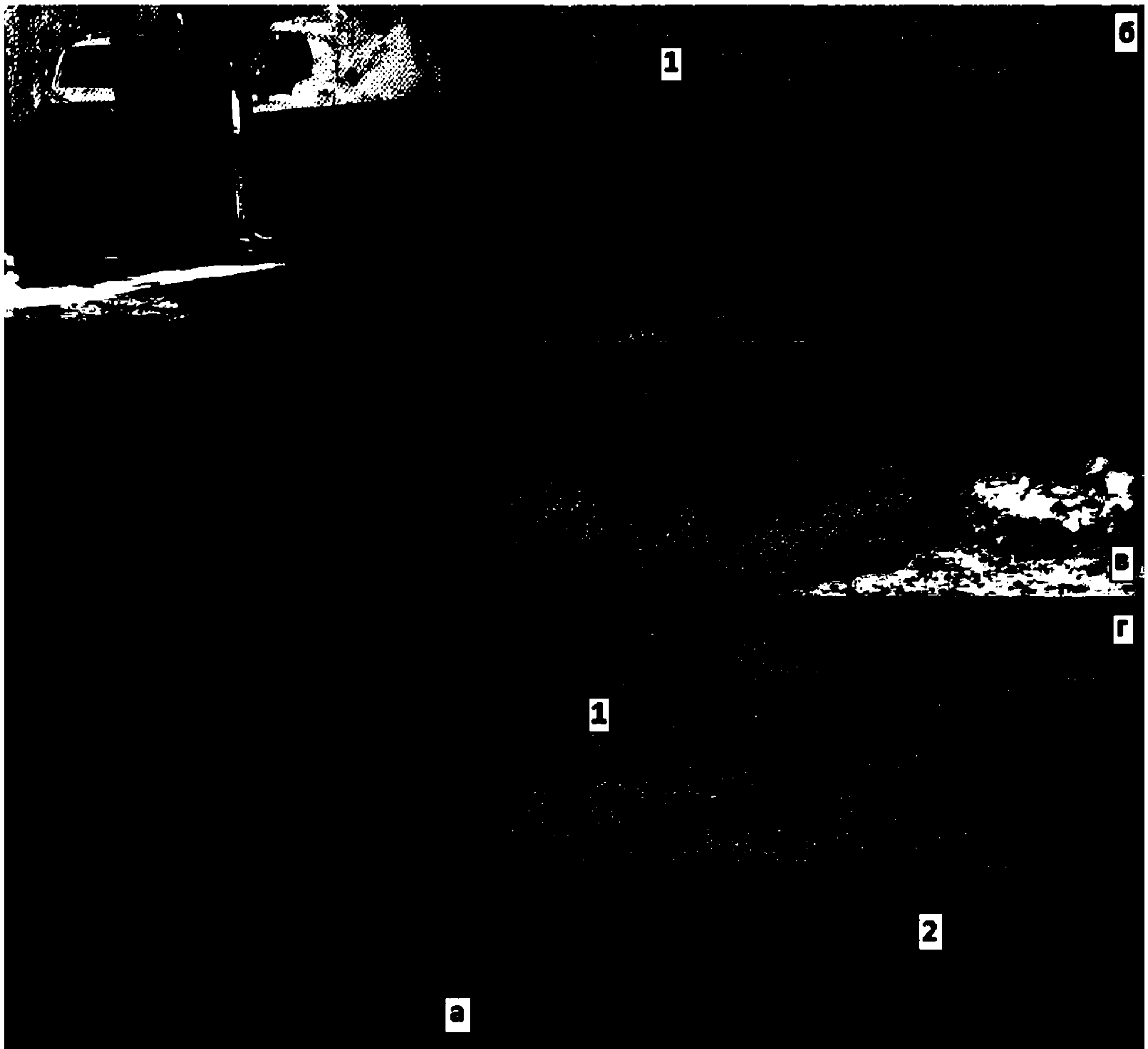


Рис. 89. Ловушка для промысла японского мохнаторукого краба: а — общий вид, б — вид сверху, в — кутец, г — вид сбоку; 1 — заход, 2 — нижняя пригруженная подбора

Fig. 89. Trap for fishery of Japanese mitten crab: а — general view, б — upper view, в — belly end, г — lateral view; 1 — entrance, 2 — down rope loaded by pebbles

занская, V — р. Киевка, VI — р. Аввакумовка, VII — р. Зеркальная и озера Пресное, Известняк, Зеркальное (рис. 90).

В Приморье ведется и браконьерский промысел мохнаторукого краба. Точно оценить его объемы не представляется возможным из-за того, что лов обычно ведется с берега небольшими группами без специального оборудования и плавсредств, а сбыт относительно прост. Случаи контрабандных поставок мохнаторукого краба из Приморья в Китай регулярно фиксируются таможенными органами. Например, на таможенном посту «Полтавка» в 2004 г. было зарегистрировано около 40 таких случаев (www.regnum.ru/news/349079.html)*. Объемы незаконно перевозимого краба обычно составляют несколько килограммов, иногда — до 1,0–1,5 т. Экспертно можно оценить ежегодный незаконный вылов краба в размере 10–15 т. Таким образом, общее изъятие в первой половине 2000-х гг. составляло примерно 15–20 т в год.

* Кстати, с деятельностью таможенных органов по выпуску изъятых крабов в «естественную среду обитания» связано появление последних в оз. Ханка (Барабанщиков, 2002).



Рис. 90. Основные районы промысла краба в Приморье
 Fig. 90. Main regions of Japanese mitten crab fishery in Primorye

Численность. Интерес небольших предприятий, занимающихся прибрежным промыслом, к освоению ресурсов японского мохнаторукого краба в Приморье появился в середине 1990-х гг. В связи с этим в ТИНРО-Центре начаты работы по изучению биологии вида и определению его численности для оценки ОДУ и разработки рекомендаций по рациональному использованию имеющихся запасов. Особенности образа жизни японского мохнаторукого краба (смена местообитаний в течение года, широкое распространение в бассейнах рек, включая придаточную систему, обитание в большом количестве больших и малых водоемов вдоль побережья Приморья) существенно затрудняют учет его численности. Ситуация осложняется тем, что в разное время запасы краба оценивались с помощью разных орудий лова (круглые ловушки, складные ловушки, закидной невод), а длительность наблюдений не превышает 10 лет. Поэтому приводимые в настоящем разделе оценки следует рассматривать как экспертные.

В начальный период исследований численность краба определялась специалистами ФГУП «ТИНРО-Центр» (к.б.н. А.Б. Олифиренко, к.б.н. М.Е. Шаповалов и др.) по данным ловушечных уловов, при этом исходили из допущения, что одна круглая ловушка облавливает донных беспозвоночных в течение суток с площади в 25 м^2 . Запас в эстуариях рек Раздольной и Партизанской в 2000 г. был оценен приблизительно в 70–80 т в каждом (Материалы ..., 2000). В 2001 г. в эстуарии р. Брусиловка (оз. Известняк) — в размере 70–80 т, в 2002 г. там же — в размере 30 т, в р. Артемовка — 18 т (Характеристика ..., 2002). Несколько позже (2002 г.) был проведен эксперимент по выяснению уловистости закидного невода в отношении мохнаторукого краба, полученные данные соотнесены с уловами ловушек в том же районе. В результате было установлено, что, во-первых, одна ловушка облавливает за сутки примерно 100 м^2 (Характеристика ..., 2002)*. Во-вторых, что коэффициент уловистости закидного невода не превышает 50 %. В-третьих, плотность концентраций мохнаторукого краба в эстуариях рек Приморья на тот период составляла в среднем $0,01\text{--}0,04 \text{ экз./м}^{2**}$.

* И следовательно, полученные ранее оценки были завышены в 4 раза.

** Судя по тому что впоследствии, в середине 2000-х гг. (в период пониженной численности), нами получены сравнимые цифры плотности концентраций краба в реках по данным неводных обловов, на первом этапе исследований его численность существенно занижалась. Основным источником ошибок, по нашему мнению, был недоучет площади обитания краба.

Нами биомасса краба оценивалась в 2005–2006 гг. (в период пониженной численности) в эстуарии р. Раздольной по данным неводных съемок (см. рис. 31) и результатам мечения (Семенькова и др., 2006а). В сентябре 2005 г. плотность *E. japonica* в низовьях р. Раздольной достигала 0,093 экз./м² (в среднем $0,020 \pm 0,006$ экз./м²). Обследованная площадь составила 10,95 км². Численность мохнаторукого краба на начало сентября 2005 г. ориентировочно оценена в размере $189,4 \pm 64,6$ тыс. экз. При средней массе особей в съемке $68,4 \pm 6,0$ г биомасса составила 13,0 т (7,8–18,9 т) (Семенькова и др., 2006а). По данным мечения биомасса краба осенью 2005 г. оценена в размере 21,3 т (20,5–22,1 т). Так как разными методами учтена только часть краба (невод и ловушки облавливают разные глубины), итоговая оценка составила около 25–30 т. Учитывая смертность краба в летний период на нерестилищах, экспертным путем биомасса краба весной 2005 г. в р. Раздольной оценена в размере 50 т (Семенькова и др., 2006а).

По данным неводных съемок средние оценки биомассы краба в эстуарии р. Раздольной в июле-октябре 2006 г. при КУ 0,5 составляли 17,6–45,0 т. В отношении оценок биомассы донных рыб методом траловых съемок показано, что из-за недоучетов различной природы все виды в той или иной степени недоучитываются (Вдовин, Дударев, 2000). При этом близкие к реальности цифры дают максимальные оценки. Если взять за отправную точку биомассу, учтенную в сентябре — 45 т, то на начало 2006 г. биомассу краба в эстуарии р. Раздольной можно оценить в размере примерно 100 т (Семенькова и др., 2006а).

Допуская, что уловы краба пропорциональны его численности и что на долю крабов р. Раздольной приходится примерно 40 % общего запаса краба в Приморье, экспертным путем были оценены запасы краба в основных промысловых районах (табл. 47). Общий запас при этом составил около 260 т. Однако следует отметить, что общий запас оценивался в период пониженной численности.

Таблица 47

Экспертная оценка запасов краба в водоемах Приморья

Table 47

Expertal estimation of resource volume of Japanese mitten crab in waters of Primorye

Район	Доля запаса, %	Запас, т
Водоемы юго-западной части зал. Петра Великого (р. Тесная, озера Карасье, Лебяжье, Рязановское)	25	60
Р. Раздольная	40	100
Реки Уссурийского залива (Артемовка, Петровка, Шкотовка, Суходол)	10	30
Реки восточной части зал. Петра Великого (Партизанская, Литовка)	10	30
Водоемы северного Приморья (реки Киевка, Аввакумовка, Зеркальная, озера Пресное, Известняк, Зеркальное)	15	40
Итого	100	260

В Европе, как и в Китае, отмечались колебания численности в популяциях китайского краба. В Германии наблюдалось пять периодов высокой численности китайского мохнаторукого краба — в 1930–1939 гг., 1953–1960, 1969–1975, 1979–1983, 1993–1998 гг. (Veldhuizen, Stanish, 1999). Предполагалось, что «популяционные взрывы» совпадают с уменьшением числа или исчезновением рыб — врагов мохнаторуких крабов, на которых сильно влияет загрязнение воды (Ingle, 1986). Уменьшение численности связывали также со смертностью личинок краба из-за низкой температуры воды весной, а также высказывалось мнение, что на динамику численности влияют засухи, наводнения, чрезмерный вылов, загрязнение воды и дамбы, преграждающие миграционные пути крабов (Gollasch, 1999).

Японский мохнаторукий краб — тоже флюктуирующий вид. В конце 20 — начале 21-го столетия отмечено два пика его численности с разницей примерно в 20 лет: 1970-е (по опросным данным) и середина-конец 1990-х гг. В начале 2000-х гг. наблюдалось снижение уловов этого вида в водах Приморья, в связи с чем был сделан вывод о наступлении периода пониженной численности (Семенькова, 2007). Было высказано предположение, что, как и у других эстуарных видов животных, динамика численности *E. japonica* связана с 19-летним циклом активности Луны (Семенькова, 2007).

Поэтому довольно неожиданным стало обнаружение в 2007–2008 гг. в эстуарии рек Раздольной и Артемовки значительных скоплений молоди (одно-двухгодовиков) японского мохнаторукого краба (рис. 91, 92). По сравнению с 2006 г., увеличение численности стало многократным (рис. 93)*. После 2006 г. отмечено и увеличение численности личинок этого вида в Амурском и Уссурийском заливах (Щербакова, 2008).

По оценке Л.А. Гайко (2005), в межгодовой динамике температуры воды в зал. Петра Великого просматривается повторяемость в 2.3, 3.8, 9.4 и 13.3 года. Две последние цикличности близки к декадной изменчивости многих процессов в морях и океанах (Глебова, 2007). Данным автором для дальневосточных морей разработана типизация климато-синоптических ситуаций, при которой синхронно рассматриваются и суммируются все типы атмосферных переносов с определением соотношения типов, определяющих тенденцию к теплу или холоду, усилению водообмена между районами, морями и т.д. (Глебова, 2003). Согласно этой типизации, в дальневосточных морях также выделяются декадные циклы в динамике природных процессов. В самое последнее время во всех дальневосточных морях как будто обозначилось начало очередного более

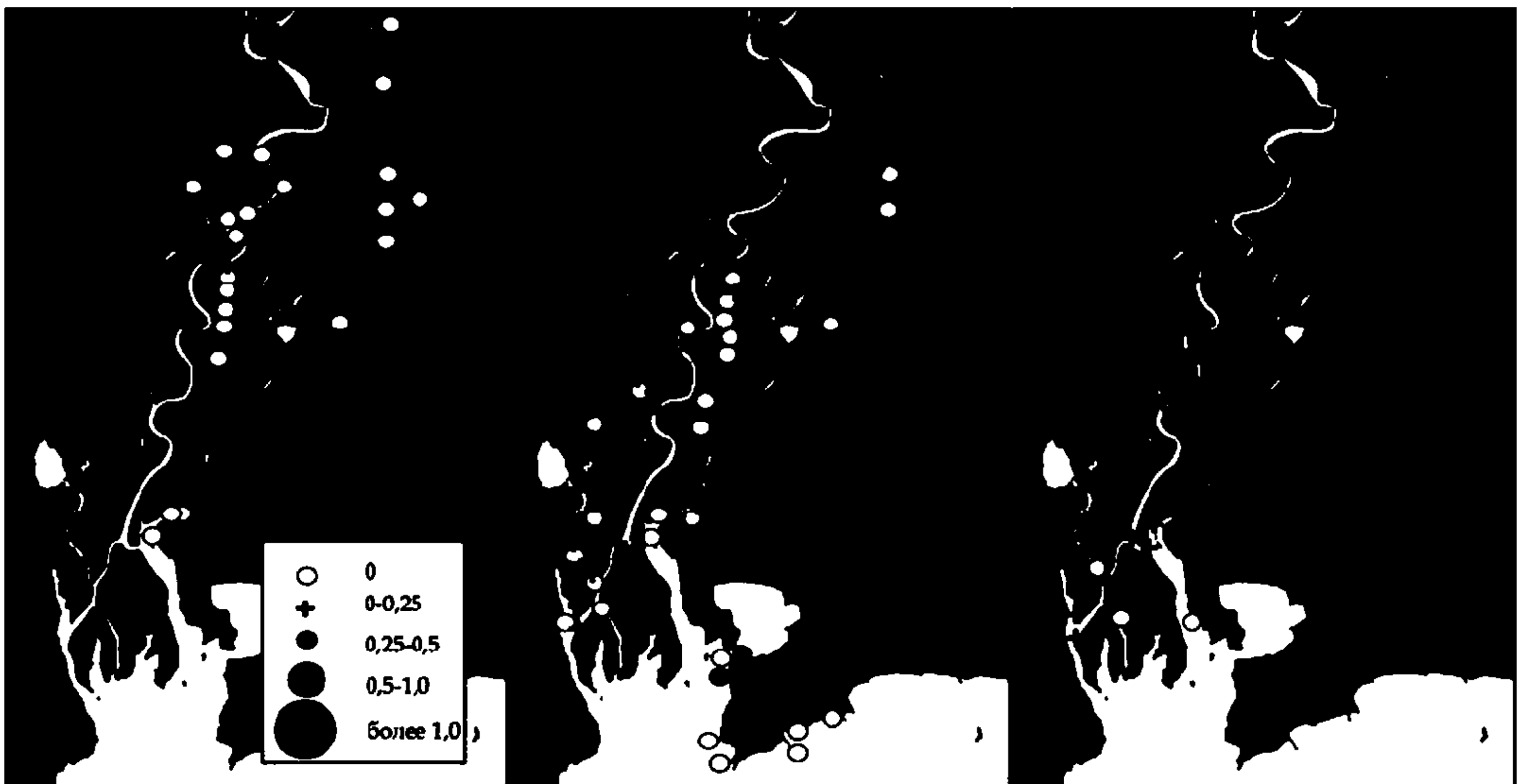


Рис. 91. Распределение японского мохнаторукого краба в эстуарии р. Раздольной в июне-сентябре 2006–2008 гг., экз./м²

Fig. 91. Distribution of Japanese mitten crab in the estuary of Razdol'naya River, June-September, 2006–2008, ind./m²

* Увеличение численности зафиксировано и рыбаками. По сообщениям жителей пос. Тавричанка Д.Ю. Ржи и В.И. Соловьева, в апреле-мае 2007–2008 гг. (в период катадромной миграции) в Тавричанском лимане и на мелководье у п-ова Песчаного отмечались заходы *E. japonica* в каравки, выставленные для лова сельди и корюшки, в количестве 200–300 кг/сут. Кроме того, резко увеличились объемы объедания крабом наживки с удебных снастей в эстуарии р. Раздольной, повреждения им рыбы, попавшей в сети, а также уловы самого краба ставными сетями.

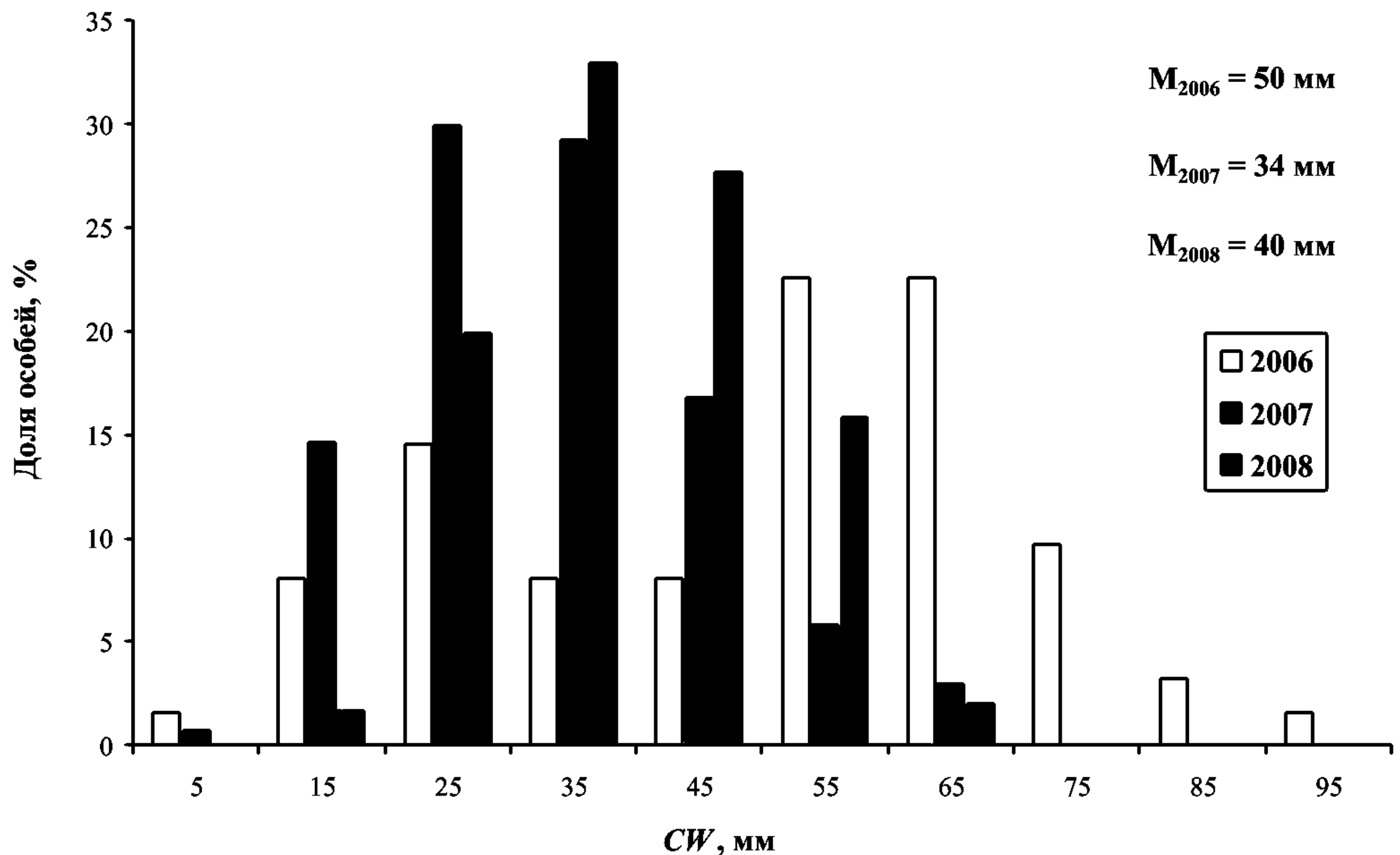


Рис. 92. Размерный состав японского мохнаторукого краба р. Раздольной по данным неводных уловов (июнь-сентябрь 2006–2008 гг.)

Fig. 92. Size composition of Japanese mitten crab in Razdol'naya River by data of seine survey (June-September, 2006–2008)

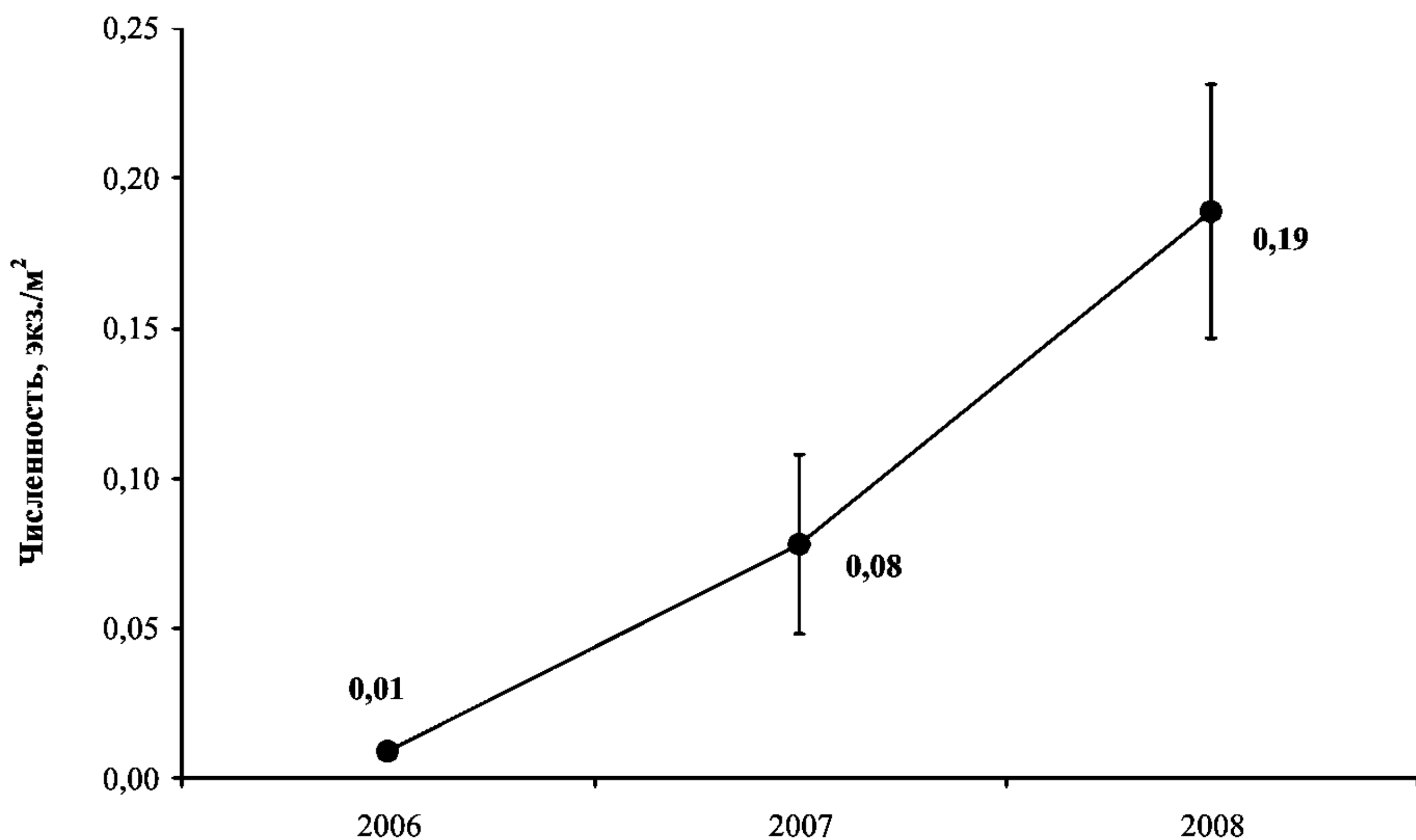


Рис. 93. Численность японского мохнаторукого краба в эстуарии р. Раздольной в июне-сентябре 2006–2008 гг., экз./м²

Fig. 93. Number of Japanese mitten crab in the estuary of Razdol'naya River, June-September, 2006–2008, ind./m²

холодного периода. Но в атмосферных явлениях над Японским морем холодный тип циркуляции пока явно не выражен. В 2005–2006 гг. отмечено снижение ледовитости, а повышение повторяемости теплых синоптических типов — в 2005–2007 гг. (рис. 94). Увеличение повторяемости теплых типов и снижение ледовитости отмечено также и в середине 1990-х гг.

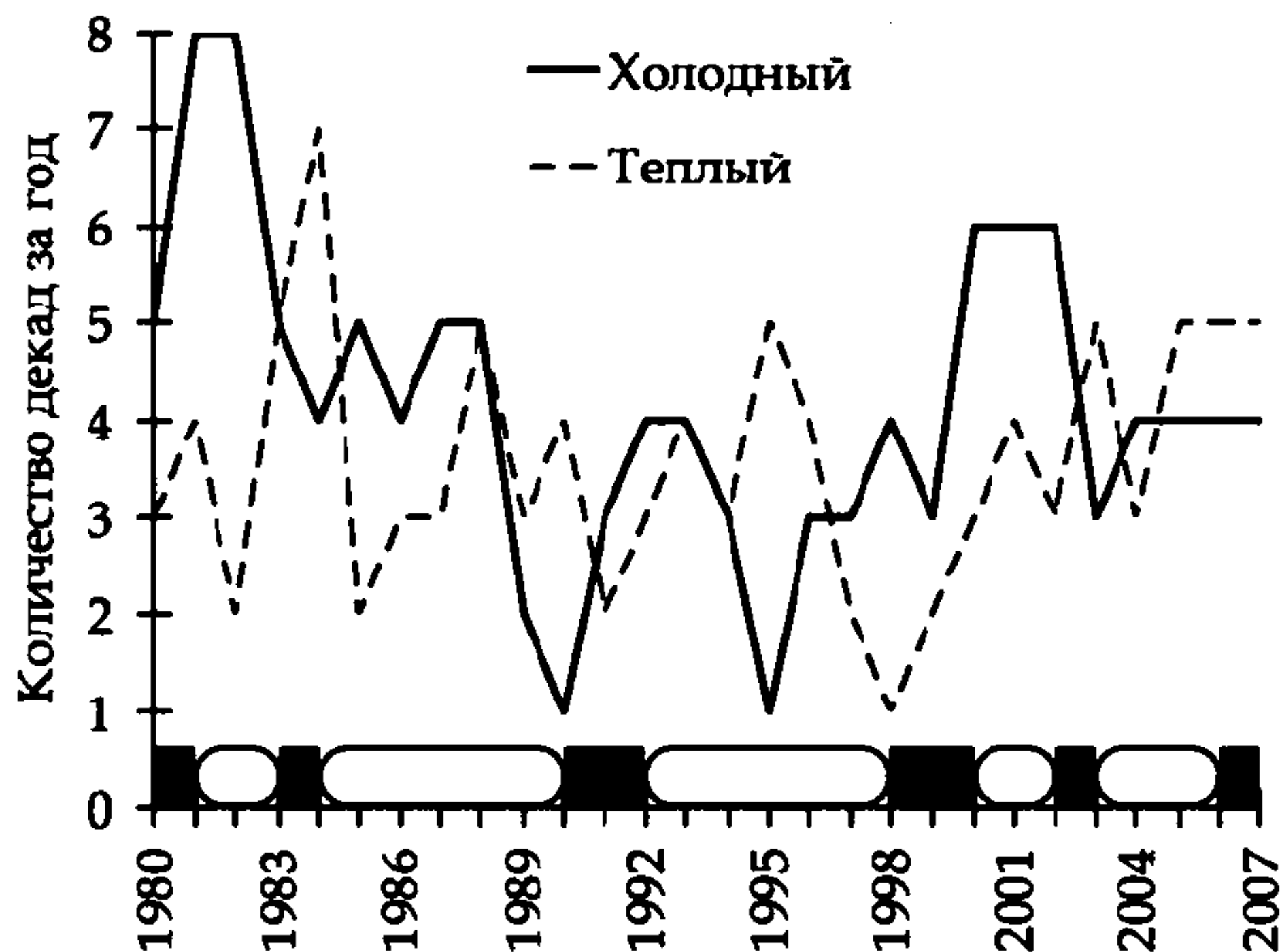


Рис. 94. Межгодовая изменчивость повторяемости холодных и теплых синоптических типов и ледовитости в Японском море: на оси абсцисс темная полоса — повышенная ледовитость, светлая — пониженная (по данным С.Ю. Глебовой, из: Шунтов, Темных, 2008)

Fig. 94. Interannual variability of recurrence of warm and cold synoptical type and ice cover in East/Japan Sea: along the abscissa axis black band — high ice cover, light oval — low ice cover (by S.Yu. Glebova, from: Шунтов, Темных, 2008)

Наиболее уязвимым этапом в жизненном цикле японского мохнаторукого краба является развитие его личинок в планктоне кутовых участков залива. Особую роль для выживания потомства этого субтропического генеративно морского вида играет наличие сравнительно высокой температуры воды и солености в период нереста*. Исходя из имеющихся данных можно полагать, что повышенное выживание личинок будет отмечаться в годы потеплений, а также при сокращении пресного стока**. Если это предположение верно, то в ближайшие 2–3 года будет наблюдаться снижение эффективности воспроизводства японского мохнаторукого краба в водоемах Приморья, однако численность его в эти годы будет оставаться высокой за счет крабов 2006–2007 годов рождения.

Попробуем ориентировочно оценить биомассу японского мохнаторукого краба в Приморье в 2008–2009 гг. По данным неводных съемок в летний период в р. Раздольной биомасса краба в 2008 г. по сравнению с 2006 г. увеличилась в 8 раз (с $0,8 \pm 0,2$ до $6,2 \pm 1,6$ г/м²). Если в 2006 г. экспертная оценка запаса краба составила 260 т (табл. 47), то в 2008 г., используя ту же пропорцию, его биомассу в Приморье можно оценить в размере 2 тыс. т.

По данным съемки, выполненной бим-тралом (29 тралений) в кутовой части Амурского залива 18–26 июня 2009 г. (см. рис. 21), биомасса производителей краба в диапазоне глубин 5–15 м при КУ 0,2 оценена в размере 38 т. Зная, что основная масса производителей сконцентрирована в прибрежье на глубинах до 5 м (Kobayashi, Matsuura, 1994a; наши наблюдения), можем полагать, что их биомасса в диапазоне глубин 0–5 м

* Следует отметить, что в 2006 г. в зал. Петра Великого отмечено появление урожайного поколения и у пиленгаса *Liza haematocheilus*. Эта полупроходная рыба размножается примерно в те же сроки и в тех же районах (Казанский и др., 1968; Мизюркина, 1980), икра у пиленгаса пелагическая. Синхронность появления урожайных поколений может свидетельствовать о сходстве механизмов формирования численности у этих видов.

** Во второй половине 1990-х гг., когда отмечалось увеличение численности этого вида, в эстуариях зал. Петра Великого ряд лет были маловодными (например, 1997 г.) (Барабанщиков, 2002).

была по крайней мере на порядок выше (380 т). У нас нет оснований утверждать, что тенденции динамики численности всех группировок краба Приморья полностью идентичны. Однако приведенный комплекс данных позволяет экспертным путем оценить запас краба в 2008–2009 гг. в размере 1–2 тыс. т*. При традиционно применяемом 10 %-ном уровне изъятия ОДУ в эти годы мог составлять не 15, а 100–200 т. Вместе с тем для таких флюктуирующих короткоцикловых высокопродуктивных видов приемлемо использование и более высокой доли промыслового изъятия (например, 30 %).

Рекомендации по рациональному использованию запасов. К моменту написания работы прошло десять лет после того, как в реках Приморья было начато изучение и лов японского мохнаторукого краба, поэтому рекомендации по использованию его ресурсов пока могут быть сформулированы в самом общем и предварительном виде:

1. Японский мохнаторукий краб относительно короткоцикловый моноциклический вид, численность которого подвержена значительным флюктуациям. Следовательно, доля его изъятия в годы высокой численности может составлять 30–40 %, в годы низкой — 15–20 % промзапаса.

2. Распределение квот по районам Приморья должно быть пропорционально уровню запасов в пяти обоснованных обособленных выше районах Приморья (табл. 47);

3. Необходим постоянный мониторинг уровня запасов.

4. Сроки промысла — весной — апрель-июнь, в осенний период лов краба следует проводить с середины сентября — по октябрь включительно, поскольку крабам после линьки требуется время для восстановления кондиционных свойств.

5. Наиболее эффективны для лова китайские складные ловушки, в некоторых случаях (узкие протоки, неподходящий грунт и т.д.) возможно использование круглых креветочных и крабовых ловушек.

Уровень запасов краба не позволяет говорить о его самостоятельном промысловом значении. Однако для небольших рыболовецких бригад он может служить объектом сезонного промысла и источником дополнительной прибыли.

* Судя по сообщениям местных жителей, в 1970-х гг. численность японского мохнаторукого краба была значительно выше: в р. Раздольной в то время он практически не давал рыбачить, объедая наживку с удебных снастей. В то время его область распространения в Приморье была максимальной, он в массовых количествах встречался в эстуариях рек Джигитовка и Серебрянка (центральное Приморье). Пик численности 1990-х гг., по-видимому, был менее выраженным, так как расширение ареала японского мохнаторукого краба в эти годы было менее заметным, отмечены лишь единичные его находки в более южной р. Джигитовка.

SUMMARY

Only one species of *Eriocheir* genus — Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* inhabits in the waters of Primorye. It occupies practically all the rivers and lagoon lakes of southern Primorye from Tumannaya River in the south up to Serebryanka River in the north.

Life cycle of Japanese mitten crab includes two vital forms — pelagic (planktotrophic larva) and benthic (juveniles and adult individuals). Larvae are rather stenobiotic form, live in well warmed freshened pelagial of gulfs and bays, this form exists about one month. Larvae development passes through five stages of zoea larva and one stage of megalope. The last one conducts a near-bottom way of life, then settles on a bottom and turns to juvenile crab. Juveniles and adult individuals are eurybiontic and at different stages of life cycle are the part of communities of mobile epibenthos of rivers, estuaries and coastal zones.

In waters of Primorye, on the northern edge of an areal, Japanese mitten crab has only one seasonal group, the reproduction period is reduced till 4.5–5.0 months, and in life cycle there is such stage, as wintering (November-March). The puberty molt occurs in June-September (mass one — in August). The mature individuals do not start reproduction in autumn, and winter in estuarine zones at wintering depressions of riverbed with mature gonads. They begin catadromous migration only the next spring-summer (April-July). Reproduction (mating, egg laying, and breeding) occurs in estuaries and coasts from May until August. Post-spawning elimination of breeders noted in July-September. The hatching of larvae and their development in plankton is observed in close time. Megalope has settled in August-September. Migrations of juvenile crabs and their expansion to the rivers dated for August-October. Annual cycle of immature individuals includes feeding period in a river basin (April-October) and wintering (November-March), a molting observed in June-October.

The most part of life the crab lives in the rivers, estuarine zones, channels, lagoons and lakes having an output to the sea. During the feeding period, the crab widely extends at river systems (sometimes more than 100 km upstream), preferring middle and lower reaches in a range of depths almost from water line to 4.5 m. During spawning in coastal zones, it can be met at the depths down to 15 m on the mud-sandy, sandy or stony bottom, including organic matter.

Vitellogenous period of ovaries development from the puberty molt (in August) to full maturation (in November) takes about 3 months. In process of ovary growth, their color varies from light yellow up to brown. In process of maturing, natural change of ovary color of Japanese mitten crab depends on vitellogenesis intensity and accumulation of nutrients and pigments in oocytes. Crab females can lay eggs several times (not less than three) for a spawning season. Eggs quantity in a clutch depends on the female size and weight, and varies from 15 up to 676 thousand eggs. The size of eggs does not depend on female size and weight, thus it varies from 300 to 450 microns depending on a number of eggs clutch.

Japanese mitten crab is a monocyclic species, males and females perish after spawning, and the males die first. The post-spawning elimination of crabs, apparently, connected to the end of ontogenetic cycle and determined by genetically programmed longevity of life.

As a life-history strategy, the complex of biological features of Japanese mitten crab (high fecundity, small eggs, pelagic planktotrophic larva, adult survival during periods of suboptimal environmental conditions (winter), early maturation, extended spawning season, some clutch of eggs per spawning (up to three), relatively small size of adult, parental care (keeping eggs on pleopods)) allows to put one to intermediate strategist. Mentioned characters ensure its high reproductive potential while significant spatio-temporal fluctuations of environment.

In waters of Primorye, Japanese mitten crab reaches 95 mm on carapace width and weight 515 g. An increase of the crab average size noted in a direction the Ussuriiskii Bay —

Amurskii Bay — Possiet Bay. Sex ratio is close to 1 : 1. The size-sexual structure subjected to appreciable spatial-temporal variability during spawning, feeding and wintering migrations.

Japanese mitten crab's longevity in waters of Primorye, in comparison with waters of Japan, is significantly longer — 6–7 and 4–5 years, respectively. Males live longer than females. Growth rates of individuals of different sexes are similar, but one-age males are bigger than females in the old age groups. In waters of Primorye, Japanese mitten crab becomes mature at the age of 2 years and more at the minimal size of 40 mm.

E. japonica, as well as other grapsoid crabs, is characterized by pantophagy and opportunistic utilization of food resources. By analogy to the wolf that named as «the sanitary assistant of a forest», it can be named the sanitary assistant of estuaries. Equally, with euryhalinity and high migratory activity, pantophagy provides an opportunity for Japanese mitten crab to live in very wide range of environmental conditions. Its food spectrum includes both vegetation, and animal food. The main components of ration include algae, submerged plants and fishes. The supporting fodder objects are shrimps, clams and gastropods, amphipods, insect larvae, mysids, hydroids and amphibians. The individuals of Japanese mitten crab, which have just molted, cannot eat for some time, yet their covers and mouthparts will not harden. Intensity of feeding decreases during molting and wintering, and one increases during post-molting and pre-wintering period. With growth, the proportion of vegetation decreases and the quantity of animals increases into ration of the crab. Japanese mitten crab is characterized by two peaks of activity — in first half of day and on a sunset, thus its food-procuring activity coincides with motion one by phase. The leading influence to changes of feeding intensity of a Japanese mitten crab belongs to a circadian cycle, and, first of all, apparently, to changing of light exposure during a day. Possibly, tidal cycle (through changing of availability of this or that prey species) also plays certain role in changing of a feeding intensity and diet composition of the crab. The daily ration of Japanese mitten crab varies within the limits of 1.8–2.0 %.

In waters of Primorye Japanese mitten crab, apparently, forms the one whole superpopulation subdivided on five relatively independent groupings of population or subpopulation rank. Each of groupings represents the independent stock unit, having own fishery potential. Thereof fishery press should be allocated between different groupings proportionally to their stocks and producing capacity.

The stock rate of Japanese mitten crab does not allow speaking about its independent trade value. However, for small fishing brigades it can be the object of a seasonal craft and a source of additional profit. Thus, the management of development of its resources by small fishing enterprises of Primorsky Krai can perform not only economic, but also the important social function.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азовский А.И.** Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : МГУ, 2003. — 52 с.
- Алимов А.Ф.** Введение в продукционную гидробиологию : монография. — Л. : Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С.** Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 5. — С. 862–878.
- Анохина Л.Е.** Закономерности изменения плодовитости рыб : монография. — М. : Наука, 1969. — 271 с.
- Афейчук Л.С., Зуенко Ю.И., Рачков В.И., Раков В.А.** Экологические условия воспроизводства и распределения анадары Броутона (*Anadara broughtonii*) в бухте Суходол (Уссурийский залив, Японское море) // Бюл. Дальневост. малаколог. об-ва. — 2004. — Вып. 8. — С. 43–60.
- Афифи А., Эйзен С.** Статистический подход с использованием ЭВМ : монография. — М. : Мир, 1982. — 488 с.
- Бакланов П.Я., Зонов Ю.Б., Романов М.Т. и др.** География Приморского края : монография. — Владивосток, 2000. — 178 с.
- Барabanщиков Е.И.** Биологическая характеристика планктонных личинок японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus* De Naan) в эстуарно-прибрежных системах Приморья // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских систем : тез. докл. Междунар. конф. — Апатиты : КНЦ РАН, 2001. — С. 20–22.
- Барabanщиков Е.И.** Влияние океанологических условий на жизненный цикл японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus* De Naan) // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 8: Японское море, вып. 2: Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеиздат, 2004. — С. 244–248.
- Барabanщиков Е.И.** Некоторые черты биологии японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus* de Naan) // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов : тез. докл. конф. молодых ученых. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1999. — С. 14–16.
- Барabanщиков Е.И.** Японский мохнаторукий краб (*Eriocheir japonicus* De Naan) эстуарно-прибрежных систем Приморского края // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 239–259.
- Богатов В.В.** Экология речных сообществ российского Дальнего Востока : монография. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 218 с.
- Борисов Б.М., Волков А.Ф., Горбатенко К.М. и др.** Стандартные таблицы сырого веса и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 355–367.
- Борисовец Е.Э., Седова Л.Г.** Ресурсы промысловых беспозвоночных в прибрежных водах Приморья // ТИНРО—85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. : сб. статей. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 129–140.
- Брегман Ю.Э.** Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, вып. 6. — С. 839–846.
- Брэйди Д.** Ритмы поведения у животных // Биологические ритмы. — 1984. — Т. 1. — С. 125–151.
- Будаева В.Д., Зуенко Ю.И., Макаров В.Г.** Структура и циркуляция вод бухты Суходол (Уссурийский залив, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 226–234.
- Букин С.Д.** Северная креветка *Pandalus borealis eous* сахалинских вод : монография. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2003. — 137 с.
- Буяновский А.И.** Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных : монография. — М. : ВНИРО, 2004. — 306 с.
- Вдовин А.Н., Дударев В.А.** Сравнительная оценка количественных учетов рыбной сырьевой базы Приморья // Вопр. рыб-ва. — 2000. — Т. 1, № 4. — С. 46–57.
- Винникова Н.А., Калинина М.В.** Состояние гонад самок японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в летний период в реке Раздольной (Приморский край) // 7-я регион. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии Дальнего Востока России : тез. докл. — Владивосток : ДВГУ, 2004. — С. 29–30.

- Виноградов Л.Г.** Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 33. — С. 179–358.
- Волвенко И.В.** Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловой съемки // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.
- Гаврилов Г.М.** Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 271–319.
- Гайко Л.А.** Особенности гидрометеорологического режима прибрежной зоны залива Петра Великого (Японское море) : монография. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — 151 с.
- Геодакян В.А.** Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации. — 1965. — Т. 1, № 1. — С. 105–113.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей.** Т. 8: Японское море, вып. 1: Гидрометеорологические условия. — СПб. : Гидрометеоздат, 2003. — 398 с.
- Гиляров А.М.** Популяционная экология : монография. — М. : МГУ, 1990. — 191 с.
- Глебова С.Ю.** Особенности развития атмосферных процессов над Беринговым морем в 2000–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 271–289.
- Глебова С.Ю.** Типы атмосферных процессов над дальневосточными морями, межгодовая изменчивость их повторяемости и сопряженность // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 209–257.
- Глубоковский М.К.** Эволюционная биология лососевых рыб : монография. — М. : Наука, 1995. — 343 с.
- Гомоюнов К.А.** Гидрологический очерк Амурского залива и реки Суйфуна // Производительные силы Дальнего Востока. — Владивосток, 1927. — Вып. 2. — С. 73–91.
- Григорьев Р.В., Зуенко Ю.И.** Среднегодовое распределение температуры и солености в Амурском заливе Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 179–188.
- Гульбин В.В., Иванова М.Б., Кепель А.А.** Поясообразующие группировки островной литорали Дальневосточного государственного морского заповедника // Исслед. литорали Дальневост. мор. заповедника и сопредельных районов. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — С. 83–122.
- Гусарова И.С.** Макрофитобентос северной части Амурского залива // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 155. — С. 88–98.
- Гусарова И.С.** Растительность побережья южной части острова Попова залива Петра Великого // Систематика и экология гидробионтов Дальневосточного государственного морского заповедника. — Владивосток : ДВО АН ССР, 1990. — С. 21–29.
- Гусарова И.С., Колпаков Н.В., Надточий В.А.** Распределение растительности, макробентоса и рыб в эстуарии реки Суходол (южное Приморье) // Тез. докл. 10-го съезда ГБО РАН. — Владивосток : Дальнаука, 2009а. — С. 111–112.
- Гусарова И.С., Колпаков Н.В., Надточий В.А., Кулепанов В.Н.** Оценка биотопической роли водорослей и трав в некоторых районах залива Петра Великого : отчет о НИР / ТИНРО-центр. № 26595. — Владивосток, 2009б. — 42 с.
- Гусарова И.С., Колпаков Н.В., Надточий В.А.** Распределение растительности, рыб и макрозообентоса в эстуариях зал. Петра Великого : отчет о НИР / ТИНРО-центр. № 26734. — Владивосток, 2010. — 38 с.
- Гусарова И.С., Суховеева М.С., Моргутова И.А.** Аннотированный список водорослей макрофитов северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 626–641.
- Дан С.** Ежедневные приспособительные стратегии поведения // Биологические ритмы. — М. : Мир, 1984. — Т. 1. — С. 315–347.
- Джадд Д., Вышецки Г.** Цвет в науке и технике : монография. — М. : Мир, 1978. — 592 с.
- Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша : монография. — М. : Мир, 1988. — 184 с.
- Дударев О.В.** Основные закономерности поведения взвешенного материала в приустьевых зонах рек западной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. — М., 1996. — 24 с.
- Дулупов В.И.** Продукционные процессы в популяциях водных животных : монография. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 246 с.
- Дулькейт Г.Д.** К экологии пресноводного краба (*Eriocheir japonicus* De Naan) в р. Суйфуне // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та при Томском гос. ун-те. Т. 4, прил.: Бюл. № 1 зоологической секции Томского об-ва испытателей природы. — Томск, 1937. — С. 306–309.

- Жизнь животных** / под ред. Р.К. Пастернак. 2-е изд., перераб. Т. 2. — М. : Просвещение, 1988. — 447 с.
- Задонская Т.А.** Пространственная изменчивость структуры планктонного сообщества в эстуариях // Охрана природной среды морей и устьев рек : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток, 1986. — Т. 2. — С. 30–31.
- Задорожный П.А., Калинина М.В., Винникова Н.А.** Изменение цветовых характеристик и содержания каротиноидов в яичниках японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* на разных стадиях зрелости // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — С. 527–531.
- Заика В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : монография. — Киев : Наук. думка, 1983. — 208 с.
- Зуенко Ю.И.** Промысловая океанология Японского моря : монография. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — 227 с.
- Зуенко Ю.И.** Сезонная и межгодовая изменчивость температуры воды в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИПРО. — 2002. — Т. 131. — С. 3–21.
- Зуенко Ю.И.** Термические структуры вод на шельфе Приморья // Географическое исследование шельфа дальневосточных морей. — Владивосток : ДВГУ, 1993. — С. 62–71.
- Зуенко Ю.И.** Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условия их обитания. — Владивосток : ТИПРО, 1994. — С. 20–39.
- Зуенко Ю.И.** Элементы структуры вод Японского моря // Изв. ТИПРО. — 1998. — Т. 123. — С. 262–290.
- Зуенко Ю.И., Рачков В.И.** Основные черты гидрологического и гидрохимического режима вод бухты Киевка (Японское море) // Изв. ТИПРО. — 2003. — Т. 133. — С. 303–312.
- Иванов Б.Г., Соколов В.И.** Краб-стригун *Chionoecetes opilio* (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majidae) в Охотском и Беринговом морях // Arthropoda Selecta. — 1997. — Т. 6, вып. 3–4. — С. 63–86.
- Ивлев В.С.** Элементы физиологической гидробиологии // Физиология морских животных. — М., 1966. — С. 3–45.
- Иоганзен Б.Г.** Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопр. ихтиол. — 1955. — Вып. 3. — С. 57–68.
- Истошин Ю.В.** Японское море : монография. — М. : Гос. издат. географ. литературы, 1959. — 78 с.
- Исупов В.В.** Размер половозрелости самок краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря // Изв. ТИПРО. — 1999. — Т. 126. — С. 117–119.
- Казанский Б.Н., Королева В.П., Жиленко Т.П.** Некоторые черты биологии угая (дальневосточной красноперки — *Leuciscus brandti* Dybowski и пиленгаса — *Liza (Mugil) so-iiu* (Basilewsky) // Фауна и рыбохозяйственное значение прибрежных вод северо-западной части Тихого океана : Учен. зап. ДВГУ. — Владивосток : ДВГУ, 1968. — Т. 15, вып. 2. — С. 3–46.
- Калинина М.В., Винникова Н.А.** Особенности репродуктивного цикла японского мохнаторукого краба в реках Приморья // Мат-лы 2-й науч. конф. «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов». — Петрозаводск, 2007. — С. 66–67.
- Калинина М.В., Винникова Н.А., Семенькова Е.Г.** Созревание и цветовые характеристики яичников японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* (Crustacea: Decapoda, Grapsida) // Онтогенез. — 2008. — Т. 39, № 1. — С. 1–8.
- Калинина М.В., Задорожный П.А., Винникова Н.А.** Особенности полового цикла и изменение содержания каротиноидов в яичниках на разных стадиях зрелости японского мохнаторукого краба, обитающего в реках Приморья // Онтогенез. — 2009. — Т. 40, № 3. — С. 53–61.
- Калинина М.В., Колпаков Н.В.** Особенности репродуктивного цикла японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonica*) в водоемах Приморья // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — С. 112–114.
- Каменцева О.М.** Китайский краб *E. sinensis* (Decapoda, Grapsidae) в реках Маныч и Дон // 12-я Междунар. конф. по промысловой океанологии : тез. докл. — Калининград, 2002. — С. 105–106.
- Карасев М.С., Лобанова Н.И.** Строение и водоносность речной сети Дальнего Востока (к методологии гидрографических индикационных исследований) : Тр. ДВНИГМИ. — 1981. — Вып. 88. — 135 с.

Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих : монография. — Л. : Наука, 1989. — 184 с.

Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных : монография. — Л. : Наука, 1977. — 265 с.

Ким Л.Н. Промысловые рыбы Уссурийского залива (Японское море): состав, биология, современный статус, значение в рыболовстве : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2009. — 24 с.

Ким Л.Н., Хен Г.В., Ванин Н.С., Басюк Е.О. Особенности гидрологических условий и миграции камбал и минтая в континентальной части Уссурийского залива в 2001 и 2002 гг. // Изв. ТИПРО. — 2006. — Т. 144. — С. 265–280.

Клитин А.К. Камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала : монография. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2003. — 253 с.

Клитин А.К., Низяев С.А. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабидов в районе Курильских островов // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 3. — С. 221–228.

Коган А.В. О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 4. — С. 596–601.

Коженкова С.И., Христофорова Н.К. Распределение зеленых водорослей-макрофитов в Амурском заливе (Японское море) // Изв. ТИПРО. — 2009. — Т. 159. — С. 156–167.

Колпаков Н.В. Ихтиоцен прибрежных вод северного Приморья: состав, структура, пространственно-временная изменчивость. I. Видовой состав // Изв. ТИПРО. — 2004. — Т. 136. — С. 3–40.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей : монография. — Л. : Наука, 1980. — 238 с.

Корн О.М., Ахмадиева О.В., Рыбаков А.В., Шукалюк А.И. Уровень зараженности краба *Hemigrapsus sanguineus* корнеголовым ракообразным *Polyascus polygenea* (Crustacea: Cirripedia) в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. — 2005. — Т. 31, № 3. — С. 180–184.

Корн О.М., Рыбаков А.В., Кашенко С.Д. Развитие личинок корнеголового рака *Sacculina polygenea* // Биол. моря. — 2000. — Т. 26, № 5. — С. 353–356.

Корниенко Е.С., Корн О.М. Культивирование в лабораторных условиях и особенности морфологии личинок японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* (De Haan) // Изв. ТИПРО. — 2005. — Т. 143. — С. 35–51.

Корниенко Е.С., Корн О.М., Кашенко С.Д. Сравнительная морфология личинок прибрежных крабов семейства Varunidae (Crustacea: Decapoda) // Биол. моря. — 2007. — Т. 33, № 2. С. 83–101.

Кошелев Б.В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икрометания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. — М. : Наука, 1971. — С. 186–218.

Куличкова В.А. Питание камчатского краба в весенне-летний период у берегов Камчатки и Сахалина // Изв. ТИПРО. — 1955. — Т. 43. — С. 21–42.

Кухаренко Л.А. Водоросли и высшие растения оз. Карасье // Тр. Биолого-почвенного института. — 1974. — Т. 22(125). — С. 36–42.

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.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Леонов А.К. Региональная океанография : монография. — Л. : Гидрометеиздат, 1960. — Ч. 1. — 765 с.

Линь Ц.Ч., Лян Л.Б., Бо Н. Некоторые вопросы применения технологии разведения мохнаторукого краба : монография. — КНР : Сельское хоз-во КНР, 1999. — 120 с. (Пер. с кит.)

Лоция северо-западного берега Японского моря : монография. — Л. : ГУНИО МО, 1984. — 316 с.

Лоция Японского моря : монография. — Л. : Мо СССР, Гл. упр. навигации и океанограф., 1972. — Ч. 1. — 228 с.

Лукьянова О.Н., Ирейкина С.А., Черняев А.П. и др. Химический анализ, биотестирование и молекулярные биомаркеры в оценке экологического состояния эстуарных зон залива

Петра Великого (Японское море) // Тез. докл. 10-го съезда ГБО РАН. — Владивосток : Дальнаука, 2009. — С. 243–244.

Лукьянова О.Н., Колпаков Н.В., Ирейкина С.А. Биоиндикаторы и биомаркеры состояния биоты в эстуарных зонах залива Петра Великого Японского моря // Мат-лы 3-й Всерос. конф. по водной токсикол., посвящ. памяти Б.А. Флерова «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы». — Борок : ИББВ, 2008. — С. 71–75.

Лучин В.А., Сагалаев С.Г. Океанологические условия в Амурском заливе (Японское море) зимой 2005 г. // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 203–218.

Лучин В.А., Тихомирова Е.А., Круц А.А. Океанографический режим вод залива Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 130–169.

Лысенко В.Н., Гайдаев В.Э. Рост камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в северо-западной части камчатского шельфа // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 119–127.

Мануйлов В.А. Подводные ландшафты залива Петра Великого : монография. — Владивосток : ДВГУ, 1990. — 168 с.

Материалы по изучению ресурсов беспозвоночных прибрежных вод и континентальных водоемов подзона «Приморье» : отчет о НИР / ТИНРО-центр. № 23579. — Владивосток, 2000. — 451 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. — М., 1974. — 254 с.

Мизюркина А.В. Колебания численности пиленгаса и красноперок в р. Раздольной // Рыб. хоз-во. — 1980. — № 3. — С. 32.

Милейковский С.А. Типы личиночного развития морских донных беспозвоночных, их распространенность и экологическая обусловленность: критическая переоценка существующих схем // Тр. ИОАН СССР. — 1976. — Т. 105. — С. 214–248.

Милейковский С.А. Экология размножения морского бентоса : монография. — М. : Наука, 1981. — 93 с.

Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н. Промысловые беспозвоночные шельфа и континентального склона северной части Охотского моря : монография. — Магадан : МагаданНИРО, 2003. — 284 с.

Михайлов В.Н., Рогов М.М., Чистяков А.А. Речные дельты: гидролого-морфологические процессы : монография. — Л. : Гидрометеиздат, 1986. — 279 с.

Мочек А.Д. Этологическая организация прибрежных сообществ морских рыб : монография. — М. : Наука, 1987. — 270 с.

Мурина В.В., Антоновский А.Г. Китайский краб *Eriocheir sinensis* — экзотический вселенец в бассейн Азовского моря // Экология моря. — 2001. — Вып. 55. — С. 37–39.

Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г. Макрозообентос залива Петра Великого (Японское море): состав, распределение, ресурсы // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 170–195.

Надточий В.А., Галышева Ю.А., Колпаков Н.В., Нестерова О.В. Распределение макробентоса в эстуариях рек бассейна залива Петра Великого в связи с характеристиками донных осадков // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 297–311.

Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Особенности питания синего краба (*Paralithodes platypus*) в Беринговом море в осенний период // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 113–116.

Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Питание краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Анадырском заливе Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 432–435.

Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Предварительные данные о питании краба-стригуна Бэрда (*Chionoecetes bairdi*) в Олюторском заливе Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 542–544.

Надточий В.А., Чучукало В.И., Кобликов В.Н. Характеристика питания камчатского (*Paralithodes camtschatica*) и равношипного (*Lithodes aequispina*) крабов на юге западнокамчатского шельфа в летний период // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 651–657.

Нейман Д. Приливные и лунные ритмы // Биологические ритмы. — М. : Мир, 1984. — Т. 2. — С. 5–43.

Нестерова О.В. Особенности процессов гумусообразования в морской среде на примере залива Петра Великого : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВГУ, 2005. — 20 с.

- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.
- Никольский Г.В.** Экология рыб : монография. — М. : Высш. шк., 1963. — 368 с.
- Новикова Н.С.** О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вестн. МГУ. — 1949. — № 9. — С. 107–111.
- Новомодный Г.В.** Китайский перебежник. Пять случаев поимки *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 (Decapoda, Grapsidae) в Хабаровском крае и Еврейской автономной области в 2001–2002 гг. // Рыбак Хабаровского края. — 2002. — № 51(315). — С. 8.
- Новомодный Г.В.** Только крабов Амуру не хватало // Родное Приамурье. — 2003. — № 2. — С. 4–9.
- Одум Ю.** Основы экологии : монография. — М., 1975. — 740 с.
- Олифиренко А.Б.** Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara broughtonii* в заливе Петра Великого (Японское море) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — 24 с.
- Олифиренко А.Б., Семенькова Е.Г., Пущина О.И. и др.** Некоторые данные о сезонных миграциях японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водах Приморья // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 137–147.
- Омельяненко В.А.** Прибрежный меропланктон залива Петра Великого Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2006. — 23 с.
- Отчет по научно-исследовательскому рейсу в зал. Петра Великого с 26 июня по 31 августа 2004 г. на НИС-5005 : отчет о НИР (промежут.) / ТИНРО-центр. № 25009.** — Владивосток, 2004. — 25 с.
- Павлюткин Б.И., Рынков В.С.** Причины четковидного строения долины реки Раздольная (Южное Приморье) и закономерности формирования ее террасового комплекса // Современное осадконакопление и четвертичный морфолитогенез Дальнего Востока. — Владивосток, 1982. — С. 29–37.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М. : Наука, 1982. — 287 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К.** Миграции рыб во внутренних водоемах : монография. — М. : Агропромиздат, 1988. — 224 с.
- Полонский В.Ф., Лупачев Ю.В., Скриптунов Н.А.** Гидролого-морфологические процессы в устьях рек и методы их расчета : монография. — СПб. : Гидрометеиздат, 1992. — 383 с.
- Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н.** К вопросу о карцинофилии видов рода *Careproctus* (Scorpaniformes: Liparidae) у северных Курильских островов // Биол. моря. — 2009. — Т. 35, № 2. — С. 132–139.
- Посадова В.П.** Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 22–29.
- Радзиховская М.А.** Водный и тепловой баланс Японского моря // Основные черты геологии и гидробиологии Японского моря. — М. : АН СССР, 1961. — С. 132–145.
- Радченко В.И.** Актуальные проблемы развития прибрежного рыболовства и марикультуры в Российской Федерации // Прибрежное рыболовство — XXI век : мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. : тр. СахНИРО. Т. 3, ч. 1. — Южно-Сахалинск : Сахалин. кн. изд-во, 2002. — С. 9–17.
- Рачков В.И.** Характеристика гидрохимических условий вод Амурского залива в теплый период года // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 65–77.
- Ресурсы поверхностных вод СССР : монография.** — Л. : Гидрометеиздат, 1972. — Т. 18, вып. 3. — 268 с.
- Рикер У.Е.** Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с.
- Рогачев К.А.** Антициклоническая циркуляция вод Уссурийского залива Японского моря на основе прямых наблюдений и ее воздействие на биоту // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 236–244.
- Рогачев К.А., Горячев В.А.** Подветренная антициклоническая циркуляция в бухте Суходол (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 125–134.
- Рыбаков А.В., Корн О.М., Пономаренко Е.А.** Прибрежный краб *Hemigrapsus longitarsis* (Decapoda: Varunidae) — новый хозяин корнеголового ракообразного *Polyascus polygenea* (Cirripedia: Sacculinidae) // Биол. моря. — 2006. — Т. 32, № 2. — С. 146–147.

- Сафьянов Г.А.** Эстуарии : монография. — М. : Мысль, 1987. — 189 с.
- Семенькова Е.Г.** Биология и перспективы промысла японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* в водоемах Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — 24 с.
- Семенькова Е.Г.** Некоторые вопросы биологии японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus*, связанные с его размножением // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 143. — С. 52–62.
- Семенькова Е.Г.** Некоторые черты биологии мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в реках Южного Приморья // Биология — наука XXI века: 8-я Междунар. Пущинская школа-конференция молодых ученых : тез. докл. — Пушино, 2004а. — С. 224–225.
- Семенькова Е.Г.** Размерный и половой состав японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в реках залива Петра Великого // Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек : тез. докл. — Астрахань : КаспНИРХ, 2004б. — С. 179–181.
- Семенькова Е.Г.** Обзор исследований биологии китайского мохнаторукого краба (*Eriocheir sinensis*) // Изв. ТИНРО. — 2003а. — Т. 135. — С. 122–137.
- Семенькова Е.Г.** Нерестовые миграции японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водоемах Приморья // 4-я регион. конф. по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов, молодых преподавателей : тез. докл. — Владивосток : ДВГУ, 2003б. — С. 90–92.
- Семенькова Е.Г.** Распределение японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водоемах Приморья в летний период // Междунар. науч. конф. студентов и молодых ученых «Россия и страны АТР: Проблемы институциональных преобразований» : тез. докл. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2003в. — С. 81–83.
- Семенькова Е.Г., Калинина М.В.** Личинный процесс и половое созревание японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водоемах Приморья // Вопр. рыб-ва. — 2006. — Т. 7, № 2(26). — С. 238–250.
- Семенькова Е.Г., Колпаков Н.В., Шаповалов М.Е.** Распределение и численность японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в эстуарии р. Раздольной (южное Приморье) // Изв. ТИНРО. — 2006а. — Т. 146. — С. 175–183.
- Семенькова Е.Г., Колпаков Н.В., Барабанщиков Е.И.** Питание и суточная ритмика активности японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водах Приморья // Изв. ТИНРО. — 2006б. — Т. 146. — С. 56–66.
- Семенькова Е.Г., Чупышева Н.Г.** Распределение и среда обитания японского мохнаторукого краба в Приморье // 9-я Междунар. Пущинская школа-конференция молодых ученых : тез. докл. — Пушино, 2005. — С. 301.
- Семенькова Е.Г., Шаповалов М.Е.** Некоторые биологические характеристики японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в реках южного Приморья в осенний период // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 82–90.
- Слизкин А.Г.** Некоторые черты биологии и проблемы рационального использования глубоководного краба-стригуна *Chionoecetes japonicus* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 24 с.
- Слизкин А.Г., Борисовец Е.Э., Згуровский К.А.** Сравнительный анализ габитуса некоторых видов крабов рода *Chionoecetes* (Crustacea, Decapoda) // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 582–610.
- Слизкин А.Г., Сафронов С.Г.** Промысловые крабы прикамчатских вод : монография. — Петропавловск-Камчатский : Северная Пацифика, 2000. — 180 с.
- Соколов А.С.** Результаты экспериментов по культивированию японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus*) // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 793–795.
- Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока** : сб. статей. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — 261 с.
- Тищенко П.Я., Ванг Ч.Ш., Волкова Т.И. и др.** Карбонатная система эстуария реки Раздольной (Амурский залив Японского моря) // Биол. моря. — 2005. — Т. 31, № 1. — С. 51–60.
- Федосеев В.Я., Григорьева Н.И., Корнейчук И.А., Балакирев Е.С.** Усовершенствовать биотехнологию 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 интродукции животных : отчет о НИР / ТИНРО-центр. № 24135. — Владивосток, 2001. — 145 с.

Характеристика поселений и оценка запасов традиционных и перспективных для перспективных для промыслового освоения беспозвоночных в прибрежных водах Приморья : отчет о НИР / ТИНРО-центр. № 24462. — Владивосток, 2002. — 356 с.

Хидака К. Японское море // Океанографическая энциклопедия. — Л. : Гидрометеиздат, 1974. — С. 626–631. (Пер. с англ.)

Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных : монография. — Минск : Наука и техника, 1988. — 208 с.

Царин С.А. Возраст, рост и некоторые продукционные характеристики *Ceratoscopelus warmingii* (Mystophidae) в тропической зоне Индийского океана // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, № 2. — С. 234–242.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2006. — 48 с.

Чучукало В.И., Напазаков В.В. К методике определения суточных рационов питания и скорости переваривания пищи у хищных и бентосоядных рыб // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 160–171.

Шедько С.В. О видовом составе корюшек (*Osmeridae*) в водах Приморья // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 2. — С. 261–264.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В. и др. Экосистемное изучение биологических ресурсов дальневосточных морских вод России: некоторые результаты исследований в конце 20 — начале 21-го столетия // ТИНРО—85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. : сб. статей. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 25–78.

Шунтов В.П., Темных О.С. Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 1. Ретроспективный анализ и обзор представлений о закономерностях в динамике популяций и сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 155. — С. 3–32.

Щербакова Н.В. Плотность и распределение личинок японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в планктоне Амурского залива // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 835–837.

Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря : монография. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 176 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология : учеб. пособие для биол. спец. вузов. — М. : Высш. шк., 1987. — 303 с.

Adams P.V. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management // Fish. Bull. — 1980. — Vol. 78. — P. 1–12.

Anger K. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1991. — Vol. 72. — P. 103–110.

Anger K., Harms J., Montu M., Bakker C. Effects of salinity on the larval development of a semiterrestrial tropical crab, *Sesarma angustipes* (Decapoda: Grapsidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1990. — Vol. 62. — P. 89–94.

Begon M., Parker G.A. Should egg size and clutch size decrease with age? // Oikos. — 1986. — Vol. 47. — P. 293–302.

Butler T.H. Maturity and breeding of the Pacific edible crab, *Cancer magister* Dana // Fish. Res. Bd Canada. — 1960. — Vol. 17. — P. 641–646.

Cabral H.N., Costa M.J. On the occurrence of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in Portugal (Decapoda, Brachyura) // Crustaceana. — 1999. — Vol. 72, № 1. — P. 55–58.

Cao W., Qiao X., Ye J. A comparative experiment on culture of Changjiang and Oujiang *Eriocheir sinensis* // Freshwater Fish. — 1995. — Vol. 25, № 2. — P. 14–15.

Carlisle D.B. On the hormonal inhibition in decapod Crustacea, ii. Terminal anecdyosis in crab // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1957. — Vol. 36. — P. 291–307.

Chan T.Y., Hung M.S., Yu H.P. Identity of *Eriocheir recta* (Stimpson, 1858) (Decapoda: Brachyura), with description of a new mitten crab from Taiwan // J. Crust. Biol. — 1995. — Vol. 15. — P. 301–308.

Chow S., Fujio Y. Comparison of intraspecific genetic diversity levels among local populations in decapod crustacean species; with some references of phenotypic diversity // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1987. — Vol. 53, № 5. — P. 691–693.

Chu K.H., Ho H.Y., Li C.P., Chan T.-Y. Molecular phylogenetics of the mitten crab species in *Eriocheir*, sensu lato (Brachyura, Grapsidae) // J. Crustac. Biol. — 2003. — Vol. 23, № 3. — P. 738–746.

Cohen A.N. Chinese mitten crabs in North America // *Aquatic Nuisance Species Digest*. — 1995. — Vol. 1, № 2. — P. 20–21.

Cohen A.N., Carlton J.T. Transoceanic transport mechanisms: introduction of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, to California // *Pacific Science*. — 1997. — Vol. 51. — P. 1–11.

Cohen A.N., Weinstein A. *The potential distribution of Chinese mitten crabs (Eriocheir sinensis) in selected waters of the Western United States with U.S. Bureau of Reclamation Facilities* : United States Department of the Interior Bureau of Reclamation, Mid-Pacific Region and the Technical Service Center, Tracy Fish Collection Facilities Studies, 2001. — Vol. 21. — 61 p.

Conan G.Y., Comeau M. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1986. — Vol. 43. — P. 1710–1719.

Conan G.Y., Elner R.W., Moriyasu M. Review of literature on life histories in the genus *Chionoecetes* in light of the recent findings on growth and maturity of *C. opilio* in eastern Canada // *Proc. Intern. Sympos. on King and Tanner Crabs*. — Fairbanks : Univ. of Alaska, 1990. — Vol. 90, № 4. — P. 163–179.

Dai A. A preliminarily cladistic analysis on *Eriocheir* (Crustacea: Decapoda) // *Acta Zootaxon. Sinica*. — 1988. — Vol. 13. — P. 22–26.

Diaz H., Bevilacqua M. Early developmental sequences of *Aratus pisonii* (H. Milne-Edwards) (Brachyura, Grapsidae) under laboratory conditions // *J. Coast. Res.* — 1987. — Vol. 3. — P. 63–70.

Diaz H., Bevilacqua M. Larval development of *Aratus pisonii* (H. Milne-Edwards) (Brachyura, Grapsidae) from marine and estuarine environments reared under different salinity conditions // *J. Coast. Res.* — 1986. — Vol. 2. — P. 43–49.

Doi W., Yokota M., Strussmann C.A., Watanabe S. Growth and reproduction of the portunid crab *Charybdis bimaculata* (Decapoda: Brachyura) in Tokyo Bay // *J. Crustac. Biol.* — 2008. — Vol. 28, № 4. — P. 641–651.

Du N.S. The chromosomes of the Chinese mitten-handed crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea, Decapoda) // *Zool. Res.* — 1986. — Vol. 7. — P. 293–296.

Edwards E. Mating behaviour in the European edible crab (*Cancer pagurus*) // *Crustaceana*. — 1966. — Vol. 10. — P. 23–30.

Forward R.B. (jr), Humberto D., Cohen J.H. The tidal rhythm in activity of the mole crab *Emerita talpoida* // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* — 2005. — Vol. 85. — P. 895–901.

Fujii H., Nakanishi H. Seed production of the Japanese mitten crab // *Technical and Business Report of Wakajama Prefectural inland Fisherery in 3rd Fiscal Year of Heisei*. — 1993. — P. 44–46.

Fukui Y. Comparative studies on the life history of the Grapsid crabs (Crustacea, Brachyura) inhabiting intertidal cobble and boulder shores // *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* — 1988. — Vol. 33, № 4/6. — P. 121–162.

Fuseya R., Gao T., Yokota M. et al. Genetic effects of stocking on a wild population of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* // *Suisanzoshoku*. — 1997. — Vol. 45. — P. 25–29.

Gao T., Watanabe S. Genetic variation among local populations of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* de Haan // *Fish. Sci.* — 1998. — Vol. 64, № 2. — P. 198–205.

Gao Z.Q., Zhou K.Y. Genetic variation of the Chinese mitten-handed crab (*Eriocheir sinensis*) populations detected by RAPD analysis // *Chinese Biodiversity*. — 1998. — Vol. 6. — P. 186–190.

Gollasch S. Current status on the increasing abundance of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in the German Elbe River : Abstract submitted to United States Fish and Wildlife Service. — 1999. — 6 p.

Gooch J.L. Allozyme genetics of life cycle stages of brachyurans // *Chesapeake Sci.* — 1977. — Vol. 18. — P. 284–289.

Gore R.H., Scotto L.E. *Cyclograpsus integer* H. Milne-Edwards, 1987 (Brachyura, Grapsidae): the complete larval development in the laboratory, with notes on larvae of the genus *Cyclograpsus* // *Fish. Bull. U.S.* — 1982. — Vol. 80. — P. 501–521.

Gu Z., He L. Histological and cytological observation on the development cycle of crab (*Eriocheir sinensis*) ovary // *Oceanol. and Limnol. Sinica*. — 1997. — Vol. 28. — P. 138–145.

Guo J.Y., Ng N.K., Ng P.K.L. The taxonomy of three commercially important species of mitten crabs of genus *Eriocheir* de Haan, 1835 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Grapsidae) // *The Raffles Bull. Zool.* — 1997. — Vol. 45, № 2. — P. 445–476.

- Haahntela I.** Some new observations and remarks of the occurrence of the mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (Crustacea, Decapoda), in Finland // *Aquilo* (Ser. Zool.). — 1963. — Vol. 1. — P. 9–16.
- Haan W. de.** Crustacea // *Fauna Japonica sive Descriptio animalium, quae in Itinere per Japoniam / P.F. von Siebold* (ed.). — Jussu et Auspiciis Superiorum. Que Summum in India Batava Imperium Tenet. Suscepto. Annis 1823–1830 Collegit. Notis. Observationibus et Adumbrationibus illustravit. Lugduni-Batavorum, 1833–1850. — 1835. — P. 1–243.
- Halat K.M.** The distribution and abundance of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in southern San Francisco Bay, 1995–1996 // M.S. thesis, University of California, Berkeley, CA, 1996. — 80 p.
- Hartnoll R.** Growth in Crustacea — twenty years on // *Hydrobiologia*. — 2001. — Vol. 449. — P. 111–122.
- Hartnoll R.G.** Growth : The biology of Crustacea: Embryology, Morphology and Genetics (Vol. 2). — L. : Acad. Press, 1982. — P. 111–185.
- Hartnoll R.G.** Mating in the Brachyura // *Crustaceana*. — 1968. — Vol. 16. — P. 161–179.
- Hartnoll R.G.** Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura) // *Crustaceana*. — 1974. — Vol. 27, № 2. — P. 130–136.
- Hayden H.S., Blomster J., Maggs C.A. et al.** Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera // *European J. Phycol.* — 2003. — Vol. 38. — P. 277–294.
- Henmi Y.** Reproductive ecology of three Ocypodid crabs II. Incubation sites and egg mortality // *Ecol. Res.* — 1989. — Vol. 4. — P. 261–269.
- Hinrichs S., Grell K.G.** Entwicklungsstadien von *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, im Helgolander Plankton // *Zool. Anz.* — 1937. — Vol. 119. — P. 217–221.
- Hoestland H.** Investigations into the of *Eriocheir sinensis* in France (Crustacea: Brachyura) // *Ann. Inst. Oceanogr.* — 1948. — Vol. 24, № 1. — P. 1–116.
- Hu Z., Hu Y.** Morphology and histology structure of the reproductive system in *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Crustacea) // *Acta Sci. Nat. Univ. Norm. Hunan.* — 1997. — Vol. 20, № 3. — P. 71–76.
- Hymanson Z., Wang J., Sasaki T.** Lessons from the Chinese mitten crab // *IEP Newsletter*. — 1999. — Vol. 12, № 3. — P. 25–32.
- Ingle R.W.** The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards — a contentious immigrant // *The Lond. Naturalist*. — 1986. — Vol. 65. — P. 101–105.
- Ishida M.** Research on ecology and aquaculture of the Japanese mitten crab // *Technical and Business Report of Fukuoka Prefectural Buzen Fishery Experimental Station in 49th Fiscal Year of Showa*. — 1976. — P. 1–40.
- Ito K.** Egg-size and number variations related to maternal size and age, and the relationship between egg size and larval characteristics in an annual marine gastropod, *Haloa japonica* (Opisthobranchia, Cephalaspidea) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1997. — Vol. 152. — P. 187–195.
- Jensen A.S.** Den kinesiske uldhaandskrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edw.) in Danmark // *Biol. Meddr.* — 1936. — Vol. 13. — P. 1–23.
- Jin G., Li Z., Xie P.** The Growth patterns of juvenile and precocious Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Grapsidae), stocked in freshwater lakes of China // *Crustaceana*. — 2001. — Vol. 74, № 3. — P. 261–273.
- Jin G., Xie P., Li Z.** The precocious Chinese mitten crab: changes of gonad, survival rate and life span in a freshwater lake // *J. Crustac. Biol.* — 2002. — Vol. 22, № 2. — P. 411–415.
- Kalinina M.V., Semenkova E.G.** Use of a visual method of estimation of Japanese mitten crab ovaries by maturity stages // *PICES. 14th Annual Meeting : Program abstracts*. — Vladivostok, Russia, 2005. — P. 69.
- Kamps L.F.** Die chinesische Wolhandkrab in Nederland («The Chinese Mitten Crab in the Netherlands»): Dissertation. — University of Groningen, The Netherlands, 1937. (In Dutch.)
- Kim C.H., Hwang S.G.** Complete larval development of *Eriocheir japonica* De Haan (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory // *Kor. J. Zool.* — 1990. — Vol. 33, № 4. — P. 411–427.
- Kim C.H., Hwang S.G.** The complete larval development of the mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory and a key to the known zoeae of the Varuninae // *Crustaceana*. — 1995. — Vol. 68, № 7. — P. 793–812.
- Kobayashi S.** Dietary preferences of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* in a river and adjacent seacoast in north Kyushu, Japan // *Plankton and Benthos Res.* — 2009. — Vol. 4(2). — P. 77–87.

- Kobayashi S.** Dimorphism in adult male Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Crustac. Res. — 1999a. — Vol. 28. — P. 24–36.
- Kobayashi S.** Mating behavior of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) // Update Progress in Aquatic Invertebrate Zoology / Eds Okutani T., Ohta S., Ueshima R. — Tokyo : Tokai Univ. Press, 1999b. — P. 231–247.
- Kobayashi S.** Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan): a review // Jap. J. Benth. — 1999c. — № 54. — P. 24–35.
- Kobayashi S.** Environmental condition in the settlement area and nursery ground of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) in the tidal river area // Ecol. Civil. Eng. — 2006. — Vol. 8(2). — P. 133–146.
- Kobayashi S.** Fecundity of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Benthos Research. — 2001. — Vol. 1. — P. 1–7.
- Kobayashi S.** Growth patterns of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) in its river phase in Fukuoka Prefecture, Japan // J. Crustac. Biol. — 2011. — Vol. 31(4). — P. 653–659.
- Kobayashi S.** Process of maturity and reproduction of female Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Crustac. Res. — 2003. — Vol. 32. — P. 32–44.
- Kobayashi S.** Relative growth pattern of walking legs of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* // J. Crustac. Biol. — 2002. — Vol. 22, № 3. — P. 601–606.
- Kobayashi S.** Settlement and upstream migration of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) // Ecol. Civil Engin. — 1998. — Vol. 1. — P. 21–31.
- Kobayashi S., Kagehira M., Yoneji T., Matsuura S.** Questionnaire research on the ecology and fishery of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Sci. Bull. Fac. Agricult. — 1997. — Vol. 52. — P. 89–104.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Ecological studies on the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan). Relative growth of the chelae and soft-hair distribution on the chelae // Benthos Research. — 1993. — Vol. 45. — P. 1–9.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Incidence of limb loss and bald chelipeds in the of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) in its marine phase // Benthos Research. — 1997. — Vol. 52. — P. 61–68.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Longitudinal distribution of the Japanese mitten crab in the Kaminokawa River, Kagoshima // Nippon Suisan Gakkaishi. — 1991. — Vol. 57. — P. 1029–1034.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Morphological changes of the exoskeleton of the female Japanese mitten crab, according to growth and maturity // Res. Crustac. — 1992. — Vol. 21. — P. 159–168.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Occurrence pattern and behavior of the Japanese mitten crab De Haan in the marine environment // Benthos Research. — 1994a. — Vol. 46. — P. 49–58.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Variation in the duration of copulation of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* // J. Ethol. — 1994b. — Vol. 12, № 1. — P. 73–76.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Process of growth, migration, and reproduction of middle- and large-sized Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (de Hann) in a small river and its adjacent sea coast // Benthos Research. — 2003. — Vol. 58, № 2. — P. 15–28.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Relative growth of chelae of Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) during the juvenile stages // Crustac. Res. — 1996. — Vol. 25. — P. 1–6.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in its marine phase // Benthos Research. — 1995a. — Vol. 49. — P. 15–28.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Maturation and oviposition in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in relation to their downstream migration // Fish. Sci. — 1995b. — Vol. 61. — P. 766–775.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Population structure of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) — clinal variations in size of maturity // Crustac. Res. — 1995c. — Vol. 24. — P. 128–136.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Egg development and variation of egg size in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) // Benthos Research. — 1995d. — Vol. 48. — P. 29–39.
- Komai T., Yamasaki I., Kobayashi S. et al.** *Eriocheir ogasawaraensis* Komai, a new species of mitten crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Varunidae) from the Ogasawara Islands, Japan, with notes on the systematics of *Eriocheir* De Haan, 1835 // Zootaxa. — 2006. — Vol. 1168. — P. 1–20.
- Kruse G.H., Tyler A.V., Sainte-Marie B., Pengilly D.** A workshop on mechanisms affecting year-class strength formation in snow crabs *Chionoecetes opilio* in the Eastern Bering Sea // Alaska Fish. Res. Bull. — 2007. — Vol. 12(2). — P. 278–291.

- Kurata H.** Studies the age and growth of crustacea : Bull. of the Hokkaido regional fisheries research laboratory Fish. Agency. — 1962. — Vol. 24. — 115 p.
- Lai H.T., Shy J.Y., Yu H.P.** Morphological observation on the development of the larval *Eriocheir japonica* De Haan, 1835 (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory // J. Fish. Soc. Taiwan. — 1986. — Vol. 13, № 2. — P. 12–21.
- Lee C., Kho C.** Study on the reproductive ecology of the crab, *Eriocheir japonica* De Haan // Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Agency. — 1993. — Vol. 47. — P. 133–144.
- Lee T.H., Naiton N., Yamazaki F.** Chromosome studies on the mitten crabs *Eriocheir japonica* and *E. sinensis* // Fish. Sci. — 2004. — Vol. 70. — P. 211–214.
- Lee T.H., Yamazaki F.** Extension of the fertilization envelope in the Japanese mitten crab // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1990. — Vol. 59, № 12. — P. 2085.
- Li C.H., Li S.F.** Phylogenesis of populations of mitten crabs (*Eriocheir sinensis*, *E. japonicus*) in six rivers of mainland China: morphology discriminant analysis // J. Fish. China. — 1999. — Vol. 23. — P. 337–342.
- Li G., Shen Q., Xu Z.** Morphometric and biochemical genetic variation of the mitten crab, *Eriocheir*, in southern China // Aquaculture. — 1993. — Vol. 111. — P. 103–115.
- Liang X., Yen S., Cheng T., Kou T.** The larval development of *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards // Acta Zool. Sinica. — 1974. — Vol. 20. — P. 61–75.
- Litulo C.** Population structure and reproduction of the hermit crab *Dardanus deformis* (Anomura: Diogenidae) in the Indian Ocean // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 2005. — Vol. 85. — P. 883–887.
- Lu R.H., Qiu T., Xiang C.M. et al.** RAPD and AFLP techniques for the analysis of genetic relationships in two genera of Decapoda // Crustaceana. — 2000. — Vol. 73. — P. 1027–1036.
- Meidel S.K., Scheibling R.E.** Effects of food type and ration on reproductive maturation and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* // Mar. Biol. — 1999. — Vol. 134. — P. 155–166.
- Meusy J.J., Payen G.** Female reproduction in malacostracan Crustacea // Zool. Sci. — 1988. — Vol. 5. — P. 217–265.
- Milne-Edwards H.** Notes sur quelques Crustacés nouveaux ou peu connus conservés dans la collection du Museum d'Histoire Naturelle // Archives du Museum d'Histoire Naturelle. — 1854. — Vol. 7. — P. 145–192.
- Montru M., Anger K., de Bakker C.** Larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory // Helgolander Meeresunters. — 1996. — Vol. 50. — P. 223–252.
- Montru M., Anger K., de Bakker C.** Variability in the larval development of *Metasesarma rubripes* (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory // Neritica, Pontal do Sul, PR (Brazil). — 1990. — Vol. 5. — P. 113–128.
- Morita J.** Morphological observation on the development of *Eriocheir japonicus* De Haan // Zool. Mag. — 1974. — Vol. 83. — P. 24–81.
- Muraoka K.** On the secondary sexual characters of the post-larval stages of a shore crab, *Plagusia dentipes* De Haan // Res. Crustacea. — 1963. — Vol. 1. — P. 1–12.
- Nadtochy V.V., Zuenko Y.I., Barabanshchikov E.I.** River-sea change of zooplankton species composition: a case of Amur Bay (Japan/East Sea) // Abstr. PICES 12th Meeting. — Seoul (R. Korea), 2003. — P. 33.
- Narita T., Ganmanee M., Sekiguchi H.** Population dynamics of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Ise Bay, central Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. — 2007. — Vol. 73, № 1. — P. 18–31.
- Ng N.K., Dai A.Y., Guo J., Ng P.K.L.** The complete larval development of the southern Chinese mitten crab, *Eriocheir hepuiensis* Dai, 1991 (Decapoda, Brachyura, Grapsidae) reared under laboratory conditions // Crustaceana. — 1998. — Vol. 71. — P. 493–517.
- Ng N.K., Guo J., Ng P.K.L.** Generic affinities of *Eriocheir lertognathus* and *E. formosa* with description of a new genus (Brachyura: Grapsidae: Varuninae) // J. Crustac. Biol. — 1999. — Vol. 19, № 1. — P. 154–170.
- Okada Y.K., Miyashita Y.** Sacculinization in *Eriocheir japonicus* de Haan, with remarks on the occurrence of complete sex-reversal in parasitized male crabs // Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. — 1935. — Vol. 10, № 3. — P. 169–208.
- Okamoto K., Suzuki M.** The effect of temperature and salinity on growth, survival of larvae and juveniles of *Eriocheir japonicus* // Bull. Shizuoka Pref. Fish. Exp. St. — 1992. — Vol. 27. — P. 21–32.

- Otto J. P., Kamps L.F.** Die chinesische Wollhandkrabbe in den Niederlanden, besonders in den Provinzen Groningen und Friesland // Zool. Anz. — 1935. — Vol. 110. — P. 109–116.
- Palmer J.D.** Tidal rhythms: the clock control of the rhythmic physiology of marine organisms // Biol. Rev. — 1973. — Vol. 48. — P. 377–418.
- Panning A.** Systematic notes on *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. — 1938. — Vol. 47. — P. 105–111.
- Panning A.** The Chinese mitten crab // Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution (Washington). — 1939. — P. 361–375.
- Panning A.** The Chinese mitten crab // Die Neue Brehm-Bucherei (Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig). — 1952. — Vol. 70. — P. 1–46.
- Panning A.** Wandern die Larven der Wollhandkrabbe? // Zool. Anz. — 1936. — Vol. 115. — P. 175–177.
- Paul A.J.** A review of size at maturity in male Tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity // Amer. Zool. — 1992. — Vol. 32. — P. 534–540.
- Paunovic M., Caric P., Hegedis A. et al.** A report of *E. sinensis* from the Serbian part of the Danube River // Hydrobiologia. — 2004. — Vol. 529, № 1. — P. 275–277.
- Peng W.H.** Preliminary study on the problem of variation of *Eriocheir sinensis* in Zhujiang River Valley // Inf. Fish. Sci. Tech. — 1986. — Vol. 2. — P. 19–22.
- Peters N.** The reproductive biology of (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. — 1938. — Vol. 47. — P. 1–31.
- Peters N., Panning A.** Die Chinesische wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in Deutschland // Zoologischer Anzeiger Supplement. — 1933. — Vol. 104. — P. 180.
- Pielou E.C.** Niche width and niche overlap: A method for measuring them // Ecology. — 1972. — Vol. 53, № 4. — P. 687–692.
- Pillay K.K., Nair N.B.** The annual reproductive cycles of *Uca annulipes*, *Portunus pelagicus* and *Metapenaeus affinis* (Decapoda: crustacean) from the south-west coast of India // Mar. Biol. — 1971. — Vol. 11. — P. 152–166.
- Powell G.C., Blau S.F., Pengilly D.** Grasping pairs of red king crabs (*Paralithodes camtschaticus*) in the Kodiak Archipelago, Alaska // Crab 2001. Crabs in cold water regions: biol., manag., econ. : Abstr. Alaska Sea Grant College Progr. — Fairbanks : Univ. of Alaska, 2001. — 25 p.
- Robertson W.D.** Abundance, population structure and size at maturity of *Scylla serrata* (Decapoda: Portunidae) in Eastern Cape estuaries, South Africa // South African J. Zool. — 1996. — Vol. 31. — P. 177–185.
- Ross S.T.** Resource partitioning in fish assemblage: a review of field study // Copeia. — 1986. — Vol. 2. — P. 352–388.
- Rudnick D.A., Halat K.M., Resh V.H.** Distribution, ecology and potential impacts of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in San Francisco Bay : Technical Completion Reports. — Berkeley, CA : Univ. California Water Res. Center, 2000. — Vol. 206. — 74 p.
- Sakai T.** Brachygnatha, Brachyrrhna. Studies on the crabs of Japan. — Yokendo, Tokyo, 1939. — Vol. 4. — P. 666–672.
- Sakai T.** Crabs of Japan and adjacent seas. — Tokyo : Kodansha Ltd., 1976. — 733 p.
- Schaferna K.** About the Chinese mitten crab // Ryb. Vest. — 1935. — Vol. 15, № 8. — P. 117–121.
- Schnakenbeck W.** Larven und erste Bodenformen // Peters N., Panning A. Die Chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in Deutschland : Zool. Anz. — 1933. — Vol. 104. — P. 157–170.
- Sin C., Xia P., Li Z.** Food habits of two — year-old Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) stocked in lake Baoan, Chine // J. Freshwater Ecol. — 2003. — Vol. 18, № 3. — P. 369–375.
- Sinoda M., Kobayashi T.** Some effects of long-term exploitation of *C. opilio* stocks in the southwest Japan Sea // Proc. Intern. Sympos. on the genus *Chionoecetes*, May 3–6, 1982, Anchorage, Alaska. Lowell Wakefield Symposia Series. Alaska Sea Grant Rep. — 1990. — P. 421–441.
- Slater P.J.B.** Tidal rhythm in a seabird // Nature. — 1976. — Vol. 264. — P. 636–637.
- Suzuki S.** The life history of *Sesarma (Holometopus) haematocheir* (H. Milne-Edwards) in the Miura Peninsula // Res. Crustacea. — 1981. — Vol. 11. — P. 51–65.
- Swan B.L.** Migrations of adult horseshoe crabs, *Limulus polyphemus*, in the middle Atlantic bight: a 17-years tagging study // Estuaries. — 2005. — Vol. 28, № 1. — P. 28–40.

- Takahashi T., Lützen J.** Asexual reproduction as part of the life cycle in *Sacculina polygenea* (Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae) // J. Crustac. Biol. — 1998. — Vol. 18, № 2. — P. 321–331.
- Takeda M., Koizumi M.** Occurrence of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, in Tokyo Bay, Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. A. — 2005. — Vol. 31, № 1. — P. 21–24.
- Tan H., Chen D., Huang B. et al.** The preliminary report on the investigation of *Eriocheir* at the mid — upper reaches of the Nanliu River // J. Zhanjiang Fish. Coll. — 1991. — Vol. 11, № 2. — P. 21–24.
- Tan Q.K.** The ecological study on the anadromous crab *Eriocheir sinensis* going upstream. Tung wu hsueh tsa chih // Chinese J. Zool. — 1984. — Vol. 6. — P. 19–22.
- The Munsell Book of Color.** Munsell Book of Color: glossy finish collection: removable samples in two binders, 1976. Munsell color, Macbeth. Baltimore. Maryland. U. S. A.
- Thiel H.** The general nutritional basis for the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* Milne-Edwards) in Germany, specifically within its entire immigration range // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. — 1938. — Vol. 47. — P. 50–64.
- Ueda Y., Ito M., Hattori T. et al.** Growth of the snow crab *Chionoecetes opilio* estimated by carapace width frequency analysis in the waters of the Pacific coast of northern Honshu, Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. — 2007. — Vol. 73, № 3. — P. 487–494.
- Veldhuizen T.C., Foss S.** Status of Chinese mitten crab and the Control Plans at the State and federal Fish Facilities // IEP Newsletter. — 2001. — Vol. 14, № 4. — P. 12–14.
- Veldhuizen T.C., Hieb K.A.** What difference can one crab species make? The ongoing tale of the Chinese mitten crab and the San Francisco Estuary // Outdoor California. — 1998. — Vol. 59, № 3. — P. 19–21.
- Veldhuizen T.C., Stanish S.** Overview of the life history, distribution, abundance and impacts of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* : California Dep. Water Res. — 1999. — 26 p.
- Vincent T.** The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards 1854 (Crustacea, Brachyura) in coastal Seine, France // Annales de l'Institut Oceanographic. — 1996. — Vol. 72, № 2. — P. 155–171.
- Wang D.** An experiment of culturing the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, in lake net-enclosure // Fresh. Fish. — 1992. — Vol. 2. — P. 36–38.
- Watson J.** Mating behavior in the spider crab, *Chionoecetes opilio* // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1972. — Vol. 29. — P. 447–449.
- Winemiller K.O.** Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments // Oecologia. — 1989. — Vol. 81. — P. 225–241.
- Winemiller K.O., Rose K.A.** Patterns of Life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1992. — Vol. 42. — P. 2196–2218.
- Xie H., Lu R.H., Xiang C.M. et al.** Studies on the relationship of three kinds of mitten crabs using RAPD technique // Acta Hydrobiol. Sinica. — 1999. — Vol. 23. — P. 120–126.
- Xu B., Li A.** New techniques for rearing Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*, 1996. — 199 p.
- Xu X.** On culture of *Eriocheir sinensis* juveniles in lakes // J. Aquaculture. — 1989. — Vol. 3. — P. 6–7.
- Yamaguchi T., Takamatsu Y.** Ecological and morphological studies on the Japanese freshwater crab, *Geothelphusa dehaani* // Kumamoto J. Sci. Biol. — 1980. — Vol. 15. — P. 1–27.
- Yamasaki I., Yoshizaki G., Yokota M. et al.** Mitochondrial DNA variation and population structure of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* // Fish. Sci. — 2006. — Vol. 72. — P. 299–309.
- Yangxie Xin Jishu.** Новая технология разведения мочнаторукого краба. — Китай, 2000. — 199 с. (Пер. с кит.)
- Yoshida H.** On the reproduction of useful crabs in North Korea (II) // Suisan Kenkyushi. — 1941. — Vol. 36. — P. 116–121.
- Zhang L., Jiang Z., Li J.** Сравнение морфологии *Eriocheir japonicus* и *E. sinensis* в разных речных бассейнах // J. Shanghai Fish. Univ. — 2002. — Vol. 11, № 2. — P. 110–113.
- Zhang T., Li Z.** Ecological observations on molting of juveniles of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* // J. Lake Sci. — 1999. — Vol. 11. — P. 333–337.
- Zhang T., Li Z., Cui Y.** Survival, sex ration, and maturity of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) reared in a Chinese Pond // J. Freshwater Ecol. — 2001. — Vol. 14, № 4. — P. 633–640.

Zhao J.L., Li S.F. Phylogenesis of populations of mitten crabs (*Eriocheir sinensis*, *E. japonicus*) in six rivers of mainland China: biochemical genetic difference analysis // J. Fish. China. — 1999. — Vol. 23. — P. 331–336.

Zhao J.L., Murphy R.W., Li S.F. Relationships of mitten crabs (*Eriocheir*) from inland rivers of China inferred from cytochrome oxidase subunit I sequences // Biochem. Syst. Ecol. — 2002. — Vol. 30. — P. 931–941.

Zhao N. Experiments on the artificial propagation of the woolly-handed crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in artificial sea water // J. Fish. China. — 1980. — Vol. 4. — P. 95–104.

Zhou K.Y., Gao Z.Q. Identification of the mitten crab *Eriocheir sinensis* populations using RAPD markers // Chin. J. Appl. Env. Biol. — 1999. — Vol. 5. — P. 176–180.

Zimmerman T.L., Felder D.L. Reproductive ecology of an intertidal Brachyuran crab, *Sesarma* sp. (nr. *Reticulatum*), from the Gulf of Mexico // Biol. Bull. — 1991. — Vol. 181. — P. 387–401.

Морфологические признаки японского мохнаторукого краба некоторых водоемов Приморья

Morphological characters of Japanese mitten crab from some waterbodies of Primorye

Номер признака	Тесная						Карась						Амба						Раздольная					
	Самцы (n = 50)		Самки (n = 50)		Самцы (n = 50)		Самки (n = 50)		Самцы (n = 50)		Самки (n = 50)		Самцы (n = 125)		Самки (n = 44)		Самцы (n = 106)		Самки (n = 59)					
	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m				
1(CW)	57-76	64,1±0,6	56-81	69,2±0,9	54-80	62,7±0,6	51-79	61,1±0,8	47-79	59,6±0,5	41-69	55,8±0,8	48-74	59,2±0,6	52-85	64,9±1,0								
В % от CW																								
2	20,3-25,0	22,8±0,1	18,5-24,7	21,7±0,2	16,9-24,1	21,5±0,2	19,7-25,5	22,0±0,2	17,5-26,8	21,8±0,1	18,9-25,0	22,2±0,2	19,2-25,8	22,4±0,1	18,9-25,3	23,1±0,2								
3	25,4-30,6	27,7±0,1	24,7-30,4	27,4±0,2	24,2-29,6	26,9±0,2	23,7-30,2	27,5±0,2	24,6-32,3	28,2±0,1	24,6-30,4	27,8±0,2	25,9-32,3	28,8±0,1	24,3-35,0	28,9±0,2								
4	35,8-46,0	43,5±0,2	41,0-45,7	43,1±0,2	37,3-46,3	42,1±0,2	38,3-44,8	41,7±0,2	33,8-49,1	42,0±0,2	39,6-48,3	42,0±0,3	33,3-50,0	43,5±0,2	40,5-51,7	44,0±0,3								
5	46,2-59,7	55,3±0,4	52,5-60,0	55,6±0,2	49,2-61,1	53,5±0,3	49,1-57,6	53,5±0,2	42,6-64,3	53,1±0,2	50,9-61,7	53,5±0,3	46,3-61,3	55,1±0,2	46,2-61,7	56,3±0,3								
6	58,3-69,6	63,5±0,3	61,5-68,6	64,2±0,2	57,1-66,7	61,0±0,3	54,2-64,5	61,0±0,3	56,5-73,6	61,5±0,2	56,6-66,7	62,2±0,3	57,1-67,7	62,9±0,2	58,1-68,2	64,2±0,3								
7	68,3-79,0	72,0±0,3	68,8-76,6	71,9±0,3	65,1-79,6	69,8±0,4	66,0-73,8	69,8±0,3	66,1-83,9	71,9±0,2	67,9-85,0	72,2±0,4	65,1-81,1	72,1±0,3	66,7-83,3	73,3±0,4								
8	86,9-100	91,9±0,4	83,6-94,9	90,0±0,3	86,1-100	90,4±0,4	83,1-92,2	88,5±0,3	82,6-107,5	90,8±0,3	79,2-94,1	90,1±0,4	80,0-101,6	92,6±0,3	82,3-97,0	92,1±0,3								
9	83,6-95,2	88,0±0,3	83,3-93,2	87,2±0,3	82,5-96,3	87,0±0,4	79,7-89,8	85,5±0,3	81,2-103,8	88,4±0,3	83,6-92,2	88,1±0,3	76,9-96,8	88,9±0,2	81,0-94,7	88,9±0,3								
10	10,9-15,9	12,5±0,2	10,1-14,3	11,8±0,1	10,0-15,8	12,3±0,2	10,2-14,5	12,1±0,1	11,4-15,8	13,7±0,1	11,1-14,5	13,1±0,2	9,5-17,9	13,2±0,1	8,7-15,4	12,5±0,2								
11	13,6-18,7	16,2±0,2	13,7-18,3	16,0±0,2	12,5-18,0	15,6±0,2	13,2-18,6	16,3±0,2	15,2-22,0	18,6±0,1	16,9-21,4	19,0±0,1	13,8-21,4	17,9±0,1	13,5-21,8	17,5±0,2								
12	15,4-20,6	18,0±0,2	15,1-20,8	17,3±0,2	13,8-20,4	16,7±0,2	13,7-19,0	16,2±0,2	15,8-20,0	17,4±0,1	12,2-20,0	17,1±0,3	13,0-23,2	18,2±0,2	14,5-21,7	17,7±0,2								
13	13,6-20,0	16,7±0,2	14,3-18,6	16,5±0,1	13,8-18,5	16,0±0,2	13,8-18,6	16,0±0,2	14,5-22,4	17,0±0,1	14,6-20,7	17,5±0,3	13,0-23,2	17,4±0,1	14,5-20,0	17,5±0,1								
14	10,5-15,2	12,9±0,2	11,3-15,3	13,0±0,1	10,9-16,9	13,1±0,2	10,0-15,5	12,6±0,2	11,1-19,6	15,3±0,1	11,8-18,2	14,6±0,2	11,1-20,0	14,8±0,2	10,9-17,3	14,1±0,2								
15	10,2-17,7	13,0±0,2	8,8-15,6	11,2±0,2	9,2-16,7	12,9±0,2	10,2-16,1	12,9±0,2	10,2-21,7	16,2±0,2	14,0-22,0	17,7±0,3	10,8-21,4	15,0±0,2	10,4-17,6	14,1±0,2								
16	32,3-47,7	43,1±0,4	31,4-49,2	43,6±0,5	34,3-48,4	42,1±0,4	34,4-46,8	41,1±0,4	30,8-47,2	41,3±0,3	31,9-47,3	41,2±0,5	32,3-50,0	42,2±0,3	32,4-48,3	42,2±0,4								
17	41,4-48,6	45,3±0,3	39,0-45,5	41,8±0,2	40,6-50,0	45,4±0,3	38,5-45,5	42,0±0,2	39,3-52,8	45,1±0,2	37,5-49,0	41,5±0,3	38,1-50,0	45,9±0,2	38,0-50,0	41,5±0,3								
18	25,4-30,6	27,6±0,2	29,6-44,3	38,2±0,4	24,2-30,0	27,3±0,2	29,3-39,7	33,8±0,3	24,1-35,7	27,5±0,1	27,5-37,7	33,4±0,3	25,0-29,7	27,5±0,1	31,7-42,4	36,7±0,3								
19	40,9-50,0	46,0±0,2	46,4-57,6	52,0±0,3	40,6-55,7	47,0±0,3	39,7-55,0	50,5±0,5	39,3-60,4	48,3±0,3	46,6-59,6	52,3±0,4	37,5-57,1	46,4±0,2	45,6-56,5	52,6±0,3								
20	26,6-30,8	28,5±0,1	26,7-31,6	29,6±0,1	25,0-32,3	28,0±0,2	22,4-31,3	28,6±0,2	23,0-34,0	29,2±0,2	26,7-33,3	29,7±0,3	26,3-32,3	28,5±0,1	25,3-33,3	30,1±0,2								
21	21,7-27,4	24,4±0,2	23,0-30,4	26,8±0,2	23,1-29,0	25,0±0,2	17,2-30,0	26,0±0,3	18,6-28,8	23,7±0,2	22,0-30,9	25,4±0,4	22,4-28,6	25,2±0,1	24,1-30,9	27,3±0,2								
22	55,2-65,6	60,5±0,3	59,2-72,7	65,5±0,4	56,7-72,6	62,6±0,4	58,9-72,7	65,8±0,5	55,7-77,4	62,2±0,3	57,4-74,2	67,5±0,5	53,6-67,7	61,6±0,2	57,0-72,3	66,7±0,4								
23	31,1-38,5	35,0±0,2	32,4-39,0	36,1±0,2	29,9-38,9	34,8±0,2	32,2-38,3	35,2±0,2	29,5-41,5	34,8±0,2	31,3-39,3	35,2±0,3	31,4-38,7	35,2±0,2	30,4-39,1	35,9±0,2								
24	29,7-36,9	33,1±0,2	31,1-38,2	34,3±0,2	28,4-40,3	34,8±0,3	31,6-39,1	35,4±0,3	29,5-41,5	34,7±0,2	32,8-40,4	36,3±0,3	30,2-38,5	34,2±0,2	30,3-40,0	35,7±0,3								
25	55,6-67,2	61,5±0,3	59,2-72,7	65,2±0,4	58,3-72,6	63,8±0,4	57,8-74,5	66,4±0,5	54,7-75,5	61,2±0,2	55,9-74,2	67,2±0,5	54,0-67,7	62,6±0,3	58,8-72,6	67,2±0,4								

26	32,8–39,3	36,2±0,2	33,3–40,9	37,1±0,2	31,7–38,9	35,7±0,2	31,3–38,7	36,2±0,2	29,8–41,5	33,7±0,2	29,3–37,3	34,1±0,3	30,0–40,3	36,1±0,2	31,6–40,4	37,0±0,2
27	30,8–36,9	34,1±0,2	31,1–37,9	34,6±0,2	29,9–40,3	35,8±0,2	29,7–40,7	36,1±0,3	29,8–41,5	33,9±0,2	32,4–39,3	35,5±0,3	30–39	35,3±0,2	31,6–40,7	36,5±0,3
28	43,5–55,4	48,3±0,3	41,5–55,9	50,1±0,4	36,1–56,5	49,2±0,5	37,3–56,4	50,2±0,6	40,6–56,6	46,2±0,2	44,1–56,9	51,8±0,4	37,9–54,8	48,8±0,3	41,4–56,9	51,7±0,4
29	27,6–32,8	31,1±0,2	28,2–33,9	31,6±0,2	27,9–33,9	31,0±0,2	24,6–33,3	30,6±0,2	22,6–30,4	27,0±0,1	23,4–32,1	27,7±0,3	24,6–36,4	31,3±0,2	27,8–35,1	31,7±0,2
30	20,6–31,1	23,2±0,2	18,9–28,3	23,0±0,2	21,7–27,9	24,1±0,2	21,0–27,3	24,2±0,2	18,8–32,1	24,6±0,1	22,6–28,8	26,6±0,2	19,3–30,4	23,9±0,2	21,2–27,8	24,4±0,2

Продолжение приложения
Continued suppl.

Номер признака	Тавричанский лиман		Артемовка		Петровка		Пресное									
	Самки (n = 65)	Самцы (n = 107)	Самки (n = 101)	Самцы (n = 100)	Самки (n = 46)	Самцы (n = 13)	Самки (n = 49)	Самцы (n = 50)								
1 (CW)	46–72	59,6±0,7	47–77	58,0±0,5	43–78	58,9±0,7	48–69	61,2±1,6	61–81	70,7±0,7	56–80	69,5±0,8				
B % CW																
2	20,0–25,4	22,0±0,1	19,1–25,9	22,4±0,1	17,7–32,7	22,5±0,2	19,7–26,4	22,3±0,1	18,9–32,7	22,1±0,3	20,8–23,6	22,2±0,2	20,9–25,4	23,0±0,2	20,0–25,4	23,3±0,2
3	19,0–30,5	28,0±0,2	21,6–33,3	28,8±0,2	24,2–43,1	27,1±0,2	23,7–31,4	27,6±0,1	24,6–32,1	27,8±0,2	26,3–29,9	27,9±0,3	25,4–31,1	27,7±0,2	25,3–30,4	28,4±0,2
4	33,3–45,6	41,6±0,2	30,9–46,2	41,8±0,2	31,8–53,5	41,2±0,2	30,2–45,4	41,6±0,2	36,1–48,4	42,6±0,3	41,5–44,1	42,7±0,2	35,9–47,5	43,4±0,2	40,6–47,1	43,9±0,2
5	41,4–55,4	51,6±0,3	43,6–56,9	52,1±0,2	42,9–62,8	52,6±0,2	45,3–57,7	53,3±0,2	50,0–62,7	54,2±0,3	52,2–57,4	54,3±0,4	52,1–59,0	55,3±0,2	53,2–59,4	56,1±0,2
6	54,7–62,5	58,7±0,3	53,3–66,7	61,1±0,2	53,1–72,6	61,0±0,2	55,9–86,1	62,2±0,3	57,8–65,0	61,5±0,2	60,3–68,7	63,3±0,6	57,1–67,2	62,3±0,3	60,3–67,2	63,6±0,2
7	60,9–80,7	71,3±0,4	60,4–84,2	74,6±0,3	60,7–82,4	71,2±0,3	53,8–85,7	71,3±0,4	64,5–77,8	70,6±0,3	70,1–74,6	71,7±0,4	67,9–77,0	72,0±0,3	68,5–79,2	73,2±0,3
8	77,2–96,2	88,8±0,4	81,5–98,1	90,6±0,2	84,3–103,9	89,2±0,3	79,7–109,6	89,2±0,4	86,7–94,6	90,6±0,3	86,6–94,4	90,1±0,6	87,0–98,5	92,3±0,4	86,3–94,6	91,1±0,3
9	79,7–93,0	86,3±0,3	79,2–94,4	88,1±0,3	81,4–100,0	85,9±0,3	78,0–94,2	86,1±0,2	83,1–91,2	87,2±0,3	84,2–92,6	87,5±0,6	82,7–92,6	87,5±0,4	81,9–91,8	87,4±0,3
10	10,0–17,5	13,5±0,2	8,8–16,4	12,7±0,2	9,7–17,3	13,4±0,1	10,2–16,7	13,4±0,1	10,8–15,8	13,4±0,1	12,3–16,4	14,1±0,3	9,9–13,7	12,2±0,1	9,8–13,9	12,3±0,1
11	15,9–21,7	18,7±0,2	13,5–22,8	18,7±0,2	13,6–23,1	17,5±0,2	13,9–22,4	18,0±0,2	15,4–22,6	17,8±0,2	16,4–19,3	18,0±0,3	12,3–18,0	15,8±0,2	13,8–18,3	16,4±0,2
12	13,8–21,1	18,0±0,2	14,0–22,8	17,5±0,1	15,6–21,6	18,1±0,1	15,3–21,2	18,1±0,1	14,8–21,1	18,4±0,2	17,2–20,9	19,0±0,3	16,2–21,1	18,4±0,2	15,9–20,6	18,3±0,2
13	13,0–20,9	16,9±0,2	13,1–19,6	16,7±0,1	15,1–20,6	17,5±0,1	14,5–21,2	17,5±0,1	14,8–19,4	17,6±0,2	14,9–18,5	17,2±0,3	15,1–19,7	17,1±0,1	14,5–19,7	17,2±0,2
14	9,5–18,0	14,5±0,2	9,7–19,6	14,9±0,2	12,5–19,6	15,2±0,1	10,5–19,2	15,4±0,1	11,3–18,8	14,8±0,2	13,1–15,8	14,6±0,3	11,4–15,8	14,1±0,1	11,1–18,0	13,9±0,2
15	14,5–25,0	19,0±0,2	10,5–25,5	19,0±0,2	10,3–21,0	16,5±0,2	11,1–18,6	14,8±0,2	11,5–20,0	15,1±0,3	12,3–17,2	14,5±0,4	11,8–19,7	15,0±0,2	11,6–22,2	14,8±0,3
16	31,6–45,6	38,2±0,3	30,6–46,3	39,3±0,3	31,4–51,0	41,1±0,3	33,9–50,9	42,9±0,3	36,7–47,9	43,2±0,4	41,5–49,1	45,7±0,7	32,4–43,1	38,0±0,3	31,6–44,1	38,7±0,4
17	40,0–50,9	45,9±0,3	36,2–48,4	42,2±0,2	36,4–51,0	44,5±0,2	36,6–45,7	41,2±0,2	41,9–50,9	46,3±0,3	37,7–44,6	41,2±0,5	40,5–49,3	45,7±0,3	38,6–45,8	41,6±0,2
18	19,6–46,0	27,6±0,4	27,6–51,9	35,0±0,3	20,0–45,2	27,7±0,2	24,2–45,8	34,8±0,4	26,2–30,4	28,1±0,1	32,4–40,0	36,8±0,6	26,8–42,3	29,4±0,4	33,9–43,2	37,7±0,3
19	38,6–52,7	45,0±0,3	40,7–72,2	51,4±0,4	35,5–56,5	45,5±0,2	33,3–59,2	50,0±0,4	42,0–49,1	45,5±0,2	45,9–55,2	50,6±0,8	41,1–50,8	45,1±0,3	44,1–55,4	50,4±0,3
20	24,6–30,4	27,7±0,2	19,6–39,7	29,1±0,2	20,8–35,7	27,6±0,2	19,0–35,7	28,3±0,2	25,0–30,6	28,2±0,2	28,1–31,5	29,8±0,3	26,1–32,3	28,5±0,2	27,0–32,3	29,7±0,2
21	23,2–28,6	26,2±0,1	19,6–35,7	28,5±0,2	17,7–35,7	24,8±0,2	17,2–34,3	26,2±0,2	22,6–26,3	24,1±0,1	22,1–29,2	25,6±0,5	22,1–26,9	24,3±0,2	22,5–29,0	25,7±0,2
22	42,1–69,8	59,9±0,6	52,5–74,1	67,5±0,4	54,8–70,6	60,4±0,3	49,0–72,6	64,7±0,4	54,9–63,6	59,3±0,4	58,2–67,9	63,6±0,9	54,7–65,6	59,4±0,3	58,8–71,4	64,1±0,4
23	25,4–39,1	34,1±0,2	27,1–42,9	35,9±0,2	31,3–51,0	34,8±0,3	26,5–39,5	34,8±0,2	30,4–44,6	34,7±0,3	33,8–37,7	35,5±0,4	32,4–37,7	34,8±0,2	32,4–39,3	35,8±0,2
24	31,8–38,5	35,0±0,2	29,8–41,8	37,1±0,2	25,5–39,7	33,9±0,2	26,5–41,7	34,8±0,2	29,4–36,8	32,9±0,3	29,4–37,7	34,0±0,7	29,6–37,7	32,9±0,2	30,6–39,3	33,8±0,3

Окончание приложения
Finished suppl.

Номер признака	Тавричанский лиман		Артемовка		Петровка		Пресное									
	Самки (n = 65)	Самцы (n = 107)	Самки (n = 101)	Самцы (n = 100)	Самки (n = 46)	Самцы (n = 13)	Самки (n = 49)	Самцы (n = 50)								
25	45,9-68,8	53,6-75,9	53,6-74,5	49,0-75,0	52,3-65,5	60,4±0,4	55,7-67,9	63,5±1,1	56,3-65,6	60,4±0,3	57,4-73,2	64,5±0,4				
26	23,0-39,1	35,9±0,3	29,8-40,7	37,0±0,2	29,4-43,1	35,7±0,2	26,5-41,8	36,1±0,2	30,8-38,5	36,3±0,2	32,8-39,6	36,9±0,5	32,8-39,4	36,2±0,2	31,0-41,1	36,7±0,2
27	24,6-40,4	36,2±0,3	31,6-43,6	37,8±0,2	30,4-43,1	34,9±0,2	26,5-41,8	35,3±0,3	29,2-37,3	33,8±0,3	30,9-39,6	34,5±0,7	31,0-39,3	33,9±0,2	30,9-39,3	34,2±0,3
28	41,5-53,2	47,8±0,3	41,2-69,6	51,7±0,3	40,7-59,4	48,5±0,3	37,0-58,9	50,2±0,3	36,2-57,7	47,5±0,5	33,8-52,8	48,0±1,3	42,5-54,1	48,1±0,3	40,6-57,1	49,8±0,4
29	27,9-36,5	31,1±0,2	17,6-37,5	31,8±0,2	21,4-35,3	30,8±0,2	12,0-35,1	30,9±0,3	26,2-35,4	31,2±0,3	29,4-34,0	31,4±0,3	26,0-36,1	31,2±0,2	29,3-35,7	31,8±0,2
30	22,7-34,8	26,2±0,3	17,6-39,3	27,7±0,3	20,0-31,6	24,1±0,2	17,1-32,0	24,1±0,2	19,6-33,3	23,5±0,4	20,6-25,4	23,4±0,4	20,5-28,1	22,8±0,2	20,5-26,8	23,0±0,2

Примечание. *lim* — пределы изменчивости признака, *M ± m* — среднее значение и его ошибка, *n* — число исследованных особей; обозначения признаков см. в главе «Материал и методика».

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Материал и методика	5
Глава 2. Условия обитания японского мохнаторукого краба в Приморье	13
Общая характеристика условий обитания	13
Краткая характеристика некоторых рек и озер, населенных японским мохнаторуким крабом	20
Глава 3. Таксономия и ареал	29
Таксономические отношения	29
Распространение мохнаторуких крабов	32
Глава 4. Распределение и миграции	33
Глава 5. Размерно-весовой и половой состав	56
Половой диморфизм	56
Размерно-весовой состав	56
Половой состав	70
Глава 6. Половое созревание и линька	77
Размер наступления половой зрелости	77
Линька и рост гонад	79
Глава 7. Биология размножения	90
Глава 8. Рост и возраст	106
Глава 9. Питание и биоценотические связи	111
Питание	111
Биоценотическое окружение и консортивные связи	122
Паразиты и комменсалы	124
Глава 10. Внутривидовая дифференциация	127
Глава 11. Численность и промысел	131
Summary	139
Список литературы	141
Приложение	156

CONTENTS

Introduction	3
Chapter 1. Material and methods	5
Chapter 2. Environmental conditions of Japanese mitten crab in waters of Primorye	13
Common characteristics of environmental conditions	13
Brief characteristics of some rivers and lakes inhabiting by Japanese mitten crab	20
Chapter 3. Taxonomy and areal	29
Taxonomic relations	29
Dispersal of mitten crabs	32
Chapter 4. Distribution and migrations	33
Chapter 5. Size-weight and sex composition	56
Sexual dimorphism	56
Size-weight composition	56
Sex ratio	70
Chapter 6. Sexual maturity and molting	77
Size of maturity	77
Molting and growth of gonads	79
Chapter 7. Reproductive biology	90
Chapter 8. Growth and age	106
Chapter 9. Feeding habits and biocoenotic relations	111
Feeding	111
Biocoenotic and consortive relations	122
Parasites and commensals	124
Chapter 10. Interspecific differentiation	127
Chapter 11. Number and fishery	131
Summary	139
References	141
Supplement	156

Научное издание

Колпаков Николай Викторович
Семенькова Елена Геннадьевна

Японский мохнаторукий краб Приморья

Монография

Редакторы Н.С. Самойлова, А.А. Федченко
Корректоры К.В. Руденко, О.В. Степанова
Компьютерная верстка Н.С. Самойловой

Подписано в печать 28.09.2012 г. Формат 70x108/16. Усл. печ. л. 10. Тираж 200. Заказ 16.

Типография ФГУП «ТИНРО-центр»
г. Владивосток, ул. Западная, 10