

МНОГОЛЕТНИЕ НАБЛЮДЕНИЯ ЗА КРАБОМ *RHITHROPANOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841) (DECAPODA, PANOPEIDAE) В АЗОВСКОМ МОРЕ

© 2024 Живоглядова Л.А.^{а, 1}, Колючкина Г.А.^{б, 2}, Елфимова Н.С.^{а, 3}, Залота А.К.^{б, 4}, Лужняк В.А.^{а, 5}, Тимофеев В.А.^{с, 6}, Пятинский М.М.^{а, 7}, Басин А.Б.^{б, 8}

^а Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, 344002, Российская Федерация

^б ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997, Российская Федерация

^с ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011, Российская Федерация

e-mail: ¹ l.zhivoglyadova@mail.ru; ² kolyuchkina.ga@ocean.ru; ³ elfimovanadya96@gmail.com; ⁴ azalota@gmail.com; ⁵ lujnyakva@azniirrh.vniro.ru; ⁶ tamplier74@mail.ru; ⁷ pyatinskiyimm@azniirrh.vniro.ru; ⁸ abasin@ocean.ru

Поступила в редакцию 02.10.2023. После доработки 20.03.2024. Принята к публикации 05.05.2024

В Азовском море североамериканский краб *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) (Decapoda, Panopeidae) впервые был зарегистрирован в 1948 г. Вид быстро освоил акваторию моря и стал одним из обычных представителей его донной фауны. В работе объединены материалы многолетних наблюдений за *Rh. harrisii*, собранные сотрудниками нескольких научно-исследовательских организаций в период с 2000 по 2021 г. Съёмки проводили как в открытой части моря с борта научно-исследовательских судов, так и в прибрежных акваториях с использованием водолазного снаряжения. Представлены особенности пространственного распределения, дана оценка обилия популяции.

Ключевые слова: биологические инвазии, чужеродные виды, донные биоценозы.

DOI:10.35885/1996-1499-17-2-027-039

Введение

Rhithropanopeus harrisii (Gould, 1841) – широко распространённый представитель инфраотряда Brachyura [Nizinski, 2003]. Современный ареал вида охватывает два океана, десять морей и десять внутренних пресноводных водоёмов на четырёх континентах [Fowler et al., 2013]. Нативной для *Rh. harrisii* является область у восточного побережья Северной Америки – от залива Св. Лаврентия до штата Веракруз (Мексика) [Nizinski, 2003]. Первая задокументированная находка вселенца в водах Европы состоялась в Нидерландах (1874 г., лагуна Зейдерзе) [Maitland, 1874: цит. по Самые опасные..., 2018]. Более полувека этот краб считался эндемиком Нидерландов, а происхождение вида, за которым закрепилось название «голландский краб», было установлено только в 1949 г. после регистрации в водах других стран [Резниченко, 1967]. В ходе активной экспансии голландский краб успешно освоил прибрежные и эстуарные

районы Европейского континента – от Северного моря и Балтики до побережья Пиренейского полуострова [Fowler et al., 2013]. В 1930–1950-х гг. *Rh. harrisii* последовательно заселил южные моря Евразии – Чёрное, Азовское, Каспийское [Резниченко, 1967].

Толерантность к широким диапазонам температуры и солёности, разнообразный спектр питания позволили этому хищнику-полифагу освоить различные экологические среды, а ранняя половозрелость, высокая плодовитость и наличие в жизненном цикле планктонной личинки обеспечивали быстрое расселение по новым акваториям [Резниченко, 1967; Turoboyski, 1973; Forward, 2009].

В водах СССР *Rh. harrisii* впервые был отмечен в 1937 г. в Днепро-Бугском лимане Чёрного моря вблизи г. Николаева [Макаров, 1939]. В 1954–1957 гг. его регистрировали в районе Одессы [Резниченко, 1967]. В 1969–1985 гг. вселенца отмечали уже по всей мелководной северо-западной части Чёрно-

го моря – от дельты Дуная до Каркинитского залива Крымского полуострова, где он встречался как в лиманах, так и в относительно открытых водах [Резниченко, 1967; Макаров, 2004].

В Азовском море первая регистрация *Rh. harrisii* состоялась в районе г. Таганрога в 1948 г., через год он был отмечен в низовьях Дона [Мордухай-Болтовской, 1952]. С 1952 г. этого краба стали отмечать во всех районах Азовского моря [Старк, 1960; Резниченко, 1967; Фроленко, Студеникина, 2002; Шохин и др., 2006; Набоженко и др., 2010; Фроленко и др., 2019].

В 2018 г. *Rh. harrisii* был включён в ТОП-100 самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018]. С его появлением в Азовском море связывают исчезновение автохтонного краба *Brachynotus sexdentatus* (Risso, 1827) [Резниченко, 1967; Набоженко и др., 2010; Залота, 2017].

Настоящая работа охватывает двадцатилетний период наблюдений за *Rh. harrisii* в Азовском море. В открытой части моря (собственно море и Таганрогский залив) мониторинг проводили ежегодно, ввиду работы с борта судна район исследований по периметру моря был ограничен изобатой 2–3 м. Мелководные участки (от уреза воды до 5–6 м) были изучены в ходе прибрежных съёмок в Таманском заливе и у Керченского полуострова. Цель исследования – дать оценку обилия и распространения инвазионной популяции *Rh. harrisii* в разных биотопах Азовского моря.

Материал и методика

Азовское море – мелководный и бесприливный водоём. Наибольшие глубины здесь достигают 14 м. В нём выделяют несколько гидрографических районов: опреснённый Таганрогский залив (эстуарий р. Дон), Керченский пролив, Таманский залив, лиманы и собственно центральная акватория моря. Солёность в Азовском море непостоянная, основным параметром водного баланса моря является суммарный объём речного стока, главным образом р. Дон и Кубань [Бронфман и др., 1979]. До ввода в строй Цимлянского гидроузла в 1922–1952 гг. в собственно

море средняя солёность составляла 10.9‰, при межгодовых колебаниях от 9.6 до 12.3‰, в Таганрогском заливе – 6.2‰ (4.2–8.5‰) [Гидрометеорология..., 1991]. После зарегулирования р. Дон выделяют два основных периода осолонения моря, первый – с максимумом солёности в 1976 г. (собственно море – 13.9‰, залив – 11.1‰), второй наблюдается с 2007 г. до настоящего времени. На период, рассматриваемый в работе, также пришёлся пик распреснения моря. В 2006 г. солёность водных масс Азовского моря составляла 9.6‰ в собственно море и 5.3‰ в Таганрогском заливе, к 2020 г. солёность в тех же районах увеличилась до 15.1‰ и 11.8‰, превысив многолетний максимум.

Большинство видов десятиногих ракообразных являются относительно крупными и подвижными, что затрудняет учёт всех размерно-возрастных групп однотипными орудиями лова. Голландский краб при сравнительно небольших размерах (максимальная ширина карапакса 26 мм) [Turoboyski, 1973], всё же отличается высокой подвижностью и способностью к дальним миграциям [Hegele-Drywa, Normant, 2014]. В дночерпатель, по нашим наблюдениям, преимущественно попадают молодые особи с шириной карапакса до 11 мм, поэтому, для получения более полной информации количественный учёт дночерпателями желательнее дополнять иными методами сбора. В этом исследовании мы объединили результаты наблюдений с использованием дночерпателей и ручных пробоотборников, визуального учёта вдоль водозлазных трансект и ручного лова.

В Азово-Черноморском филиале ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») съёмки проводили с борта научно-исследовательских судов. В качестве орудия отбора проб использовали дночерпатель Петерсена с площадью захвата 0.1 м². Стандартная сетка станций включала 34 комплексных станции, на которых одновременно с отбором гидробиологических проб регистрировали гидрологические и гидрохимические показатели среды, число станций с отбором проб бентоса за счёт дополнительных точек увеличивали до 75 (рис. 1). В работе использованы материалы исследований в летний период (табл. 1).

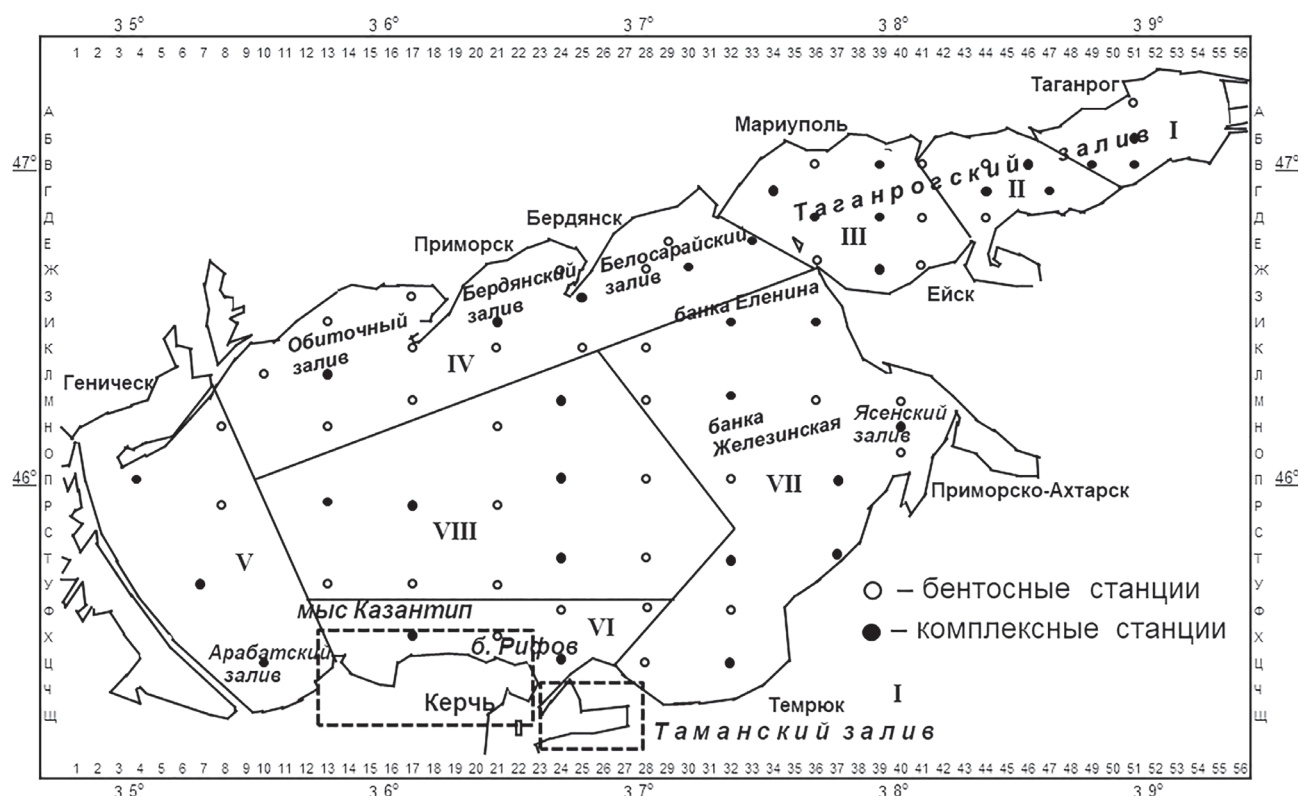


Рис. 1. Карта-схема работ в Азовском море с расположением стандартных станций съёмки «АзНИИРХ» [Методы рыбохозяйственных..., 2005], районов работ Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН и Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (выделены пунктиром). Районы: Таганрогский залив (I – Восточный, II – Центральный, III – Западный); открытое море (IV – Северный, V – Западный, VI – Южный, VII – Восточный, VIII – Центральный).

В июле 2008 и 2013 гг. в рамках экспедиции «Чёрное море» Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН проведён количественный учёт крабов в Таманском заливе с использованием трубчатого пробоотборника площадью 0.0095 м² (2008, 2013 гг.) и дночерпателя Петерсена площадью 0.034 м² (2013 г.), исследованы глубины 0–6 м. Всего на 42 станциях было собрано 153 пробы. Карты станций, абиотические условия, описания сообществ макрозоо- и макрофитобентоса подробно представлены в статьях [Kolyuchkina et

al., 2019; Любимов и др., 2023]. Кроме того, в районе пос. Сенной во внутренней части Таманского залива учёт вели на водолазных разрезах (длиной 50 м) на глубине 1, 1.5, 2 и 3 м (в 2011, 2013, 2014 гг.). На сваях пирса в пос. Приморский в июле 2021 г. на глубине 0–2 м проводили визуальные наблюдения и фотофиксацию.

В ходе экспедиционных работ Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН в июле 2013 г. и в августе 2019 г. был выполнен учёт крабов на прибрежном

Таблица 1. Число станций с отбором проб бентоса в съёмках «АзНИИРХ» в Азовском море в 2000–2020 гг.

Год	Число станций	Год	Бентос	Год	Бентос
2000	июль – 75	2007	июль – 73	2014	июль – 57
2001	июль – 75	2008	июль – 68	2015	август – 56
2002	июль – 74	2009	июль – 74	2016	август – 32
2003	июль – 73	2010	июль – 74	2017	июль – 32
2004	июль – 75	2011	август – 74	2018	июль – 32
2005	июль – 74	2012	июль – 72	2019	июль – 32
2006	август – 73	2013	июль – 75	2020	июль – 28

мелководье северной части Керченского полуострова (м. Казантип, бух. Рифов, Аршинцевская коса) в диапазоне глубин 0–5 м. Исследования проводили с использованием метода визуальных наблюдений и ручного лова.

Для камеральной обработки материал фиксировали, используя 4%-й формалин или 76%-й этиловый спирт. Обработку проб вели согласно принятым рекомендациям [Методы рыбохозяйственных..., 2005].

Характеристика популяции *Rh. harrisii* представлена по следующим показателям: частота встречаемости (%), численность (экз./м²), размерный ряд. Частоту встречаемости определяли как отношение числа проб, в которых вид был зарегистрирован, к общему числу проб. Численность рассчитывали на единицу площади, то есть с учётом всех станций. В рыбохозяйственном институте размеры крабов учитывали по кормовой ценности для рыб-бентофагов: 3–5 мм, 6–10 мм и >10 мм.

Межгодовые изменения обилия *Rh. harrisii* и условий среды оценивали по съёмкам «Аз-НИИРХ». Кросс-корреляционный анализ для выявления связей между факторами среды (солёность водных масс (‰), биомасса кормовых организмов (г/м²), запас рыб-бентофагов, планктофагов, гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865) и показателями обилия краба (частотой встречаемости, численностью) выполнен при помощи корреляции Спирмана [Wissler, 1905; Hauke, Kossowski, 2011]. Корреляция Спирмана применена по причине значимых отклонений от нормального закона распределения вариант ряда данных частоты встречаемости краба [Schober et

al., 2018]. Реализация кросс-корреляционного теста Спирмана выполнена в среде R при помощи пакета «funtimes» для анализа временных рядов.

Построение карт распределения численности *Rh. harrisii* выполнено в геоинформационном пакете Surfer 15.

Результаты

Распространение и численность *Rh. harrisii* в открытой части моря по данным судовых съёмок. По гидрологической ситуации в море и с учётом охвата моря сеткой станций выделено три основных периода наблюдений: период низкой солёности (2000–2006 гг.), начало осолонения (2007–2015 гг.), период высокой солёности и сокращение сетки станций (2016–2020 гг.).

В 2000–2006 гг. голландский краб был широко распространён по акватории Азовского моря и встречался от восточной части Таганрогского залива до Керченского пролива. Частота встречаемости в пробах в 2000–2006 гг. составляла от 12 до 22% (рис. 2). Средняя по морю численность варьировала от 2.7 до 15.1 экз./м² (рис. 3), максимальная на стацию от 40 до 680 экз./м². В пробах преобладала размерная группа 3–5 мм (рис. 4).

Распределение голландского краба по акватории моря в этот период представлено на примере двух съёмок (рис. 5). Вселенца отмечали во всех районах моря, основные поселения вид формировал в Таганрогском заливе, в северном и восточном районах собственно моря. Очаги высокой плотности *Rh. harrisii* (> 100 экз./м²) были в основном приурочены к скоплениям кормовых организмов –



Рис. 2. Динамика частоты встречаемости *Rhithropanopeus harrisii* (%) в Азовском море в период с 2000 по 2020 г., пунктиром показано сглаживание ряда с шагом в три года.

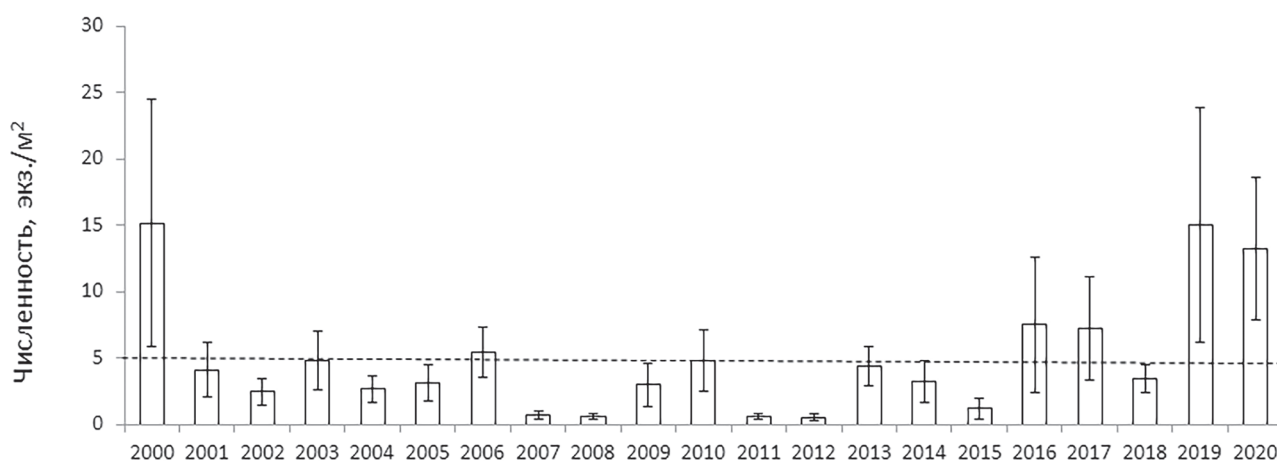


Рис. 3. Динамика численности *Rhithropanopeus harrisii* (экз./м²) в Азовском море в период с 2000 по 2020 г. Планки погрешности – стандартная ошибка, пунктиром показано среднемноголетнее значение.

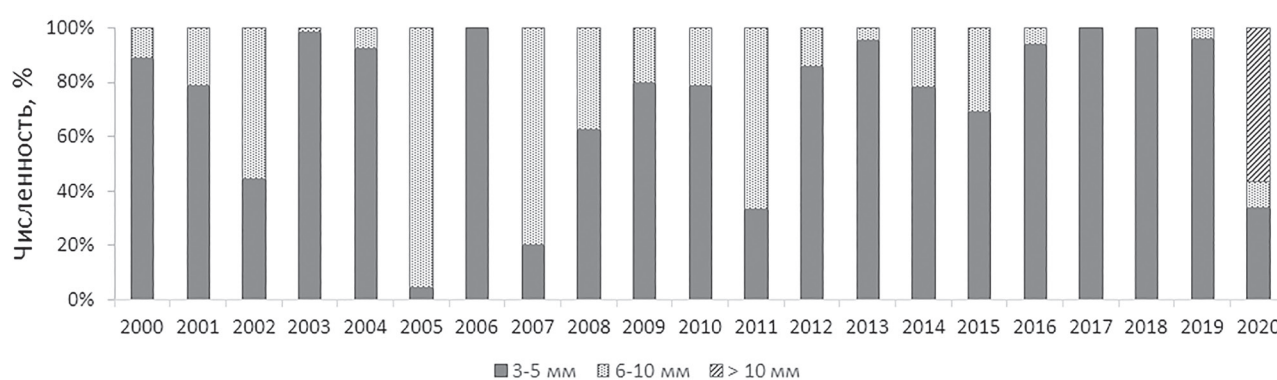


Рис. 4. Динамика численности размерных групп *Rhithropanopeus harrisii* (%) в Азовском море в период с 2000 по 2020 г.

червей, ракообразных, мелких брюхоногих моллюсков (табл. 2). Суммарная биомасса бентоса варьировала от 9.9 до 154.8 г/м², численность – от 2.0 до 38.3 тыс. экз./м². Доля крабов в интегральных показателях обилия бентоса не превышала 7%.

С началом осолонения (2007–2015 гг.) в динамике численности популяции наблюдались флуктуации со снижением до минимальных значений (см. рис. 2 и 3). Частота встречаемости изменялась от 5 до 20%, средняя численность варьировала от 0.5 до 4.8 экз./м², максимальная – от 10 до 120 экз./м², преобладала группа 3–5 мм. К концу этого периода стали недоступными для проведения научно-исследовательских работ северный и частично западный районы открытого моря, сетка станций сократилась (см. табл. 1). Существенных изменений в пространственном распределении краба в этот период не произошло, основными районами обитания оста-

вались Таганрогский залив, северный и восточный районы открытого моря (см. рис. 5). Очаги высокой плотности были зарегистрированы в 2009 и 2010 гг. в восточном и северном районах моря. В роли доминантов на этих станциях выступали преимущественно кормовые организмы и усоногие раки. Суммарная биомасса бентоса составляла 35.6–88.6 г/м², численность – 8.4–79.9 тыс. экз./м². Доля *Rh. harrisii* в интегральных показателях обилия также не превышала 7%.

В 2016–2020 гг. исследованиями были охвачены южный, юго-западный, восточный, центральный районы моря и Таганрогский залив. В эти годы, несмотря на неполный охват одного из основных районов обитания – северного, встречаемость ритропанопеуса достигла 34%. Средняя по морю численность изменялась от 3.4 до 15.0 экз./м², максимальная от 20 до 260 экз./м². Как и ранее в основном преобладала младшая размерная группа,

Таблица 2. Доминирующие виды бентоса и гидролого-гидрохимические параметры среды на станциях с высокой плотностью *Rh. harrisi* в 2000–2020 гг. в Азовском море по материалам судовых съемок

Год	Район*	Биомасса		<i>Rh. harrisi</i> , %	тыс. экз./м²	Численность		Тип грунта	Солёность, ‰	Кисло-род, мл/л
		г/м²	Доминанты			Доминанты	<i>Rh. harrisi</i> , %			
2000	VIII	31.7	<i>Hydrobia</i> sp., <i>Nephtys hombergii</i> (Savigny in Lamarck, 1818)	0.3	16.8	<i>Hydrobia</i> sp., <i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	4	ил	10.8	2.7
	III	13.2	<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	0.8	5.1	<i>A. segmentum</i> , <i>Oligochaeta</i> gen. sp., <i>Pterocoma pectinatum</i> (Sowinsky, 1893)	2.7	ил	н/д	4.8
2001	VII	52.8	<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	0.3	2.0	<i>Oligochaeta</i> gen. sp., <i>Nereididae</i> gen. sp.	6.9	ракуша, ил	11.1	5.2
	VI	154.8	<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguère, 1789)	1.3	22.5	<i>Hydrobia</i> sp., <i>A. segmentum</i>	0.5	ил, ракуша	н/д	н/д
2003	VI	59.3	<i>Hydrobia</i> sp.	2.8	38.3	<i>Hydrobia</i> sp., <i>C. glaucum</i>	0.3	ракуша, ил	10.7	4.7
	VI	9.9	<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> (A. Costa, 1853), <i>Nereididae</i> gen. sp.	1.8	16.2	<i>Lindrilus flavocapitatus</i> (Uljanina, 1877), <i>Nereididae</i> gen. sp., <i>M. gryllotalpa</i>	0.9	ракуша	н/д	н/д
2004	II	12.6	<i>Oligochaeta</i> gen. sp.	1.6	10.2	<i>Oligochaeta</i> gen. sp.	2.5	ил	3.6	6.2
2009	IV	51.0	<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	6.8	79.9	<i>Hydrobia</i> sp.	0.2	ракуша, ил	н/д	н/д
2010	VII	35.6	<i>A. succinea</i> , <i>A. improvisus</i>	1	8.4	<i>Marenzelleria neglecta</i> (Sikorski & Bick, 2004), <i>Nereididae</i> gen. sp.	1.4	ил, ракуша	11.4	5.2
	VII	88.6	<i>Hydrobia</i> sp., <i>A. improvisus</i>	1.1	48.2	<i>Hydrobia</i> sp.	0.2	ил, ракуша	10.2	5.3
2016	III	179.9	<i>M. lineatus</i> , <i>A. improvisus</i>	1	9.8	<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864), <i>Polydora cornuta</i> (Bosc, 1802)	1.6	ракуша, ил	13.3	н/д
2019	V	1505.9	<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906), <i>M. lineatus</i>	0.2	11.2	<i>H. filiformis</i> , <i>Nereididae</i> gen. sp., <i>A. succinea</i>	2.3	ракуша, песок	14.2	н/д
	VII	189.6	<i>C. glaucum</i> , <i>Mytilus galloprovincialis</i> (Lamarck, 1819)	1.01	12.6	<i>Nereididae</i> gen. sp., <i>M. gryllotalpa</i>	0.9	ракуша	13.6	н/д
2020	III	415.4	<i>M. galloprovincialis</i> , <i>A. improvisus</i>	1.8	7.2	<i>A. succinea</i> , <i>A. improvisus</i>	1.5	ракуша	13.7	н/д
	III	533.2	<i>C. glaucum</i> , <i>Hydrobia</i> sp.	0.7	5.2	<i>Hydrobia</i> sp.	1.9	ил, ракуша	12.9	н/д

* Примечание: номера районов как на рис. 1

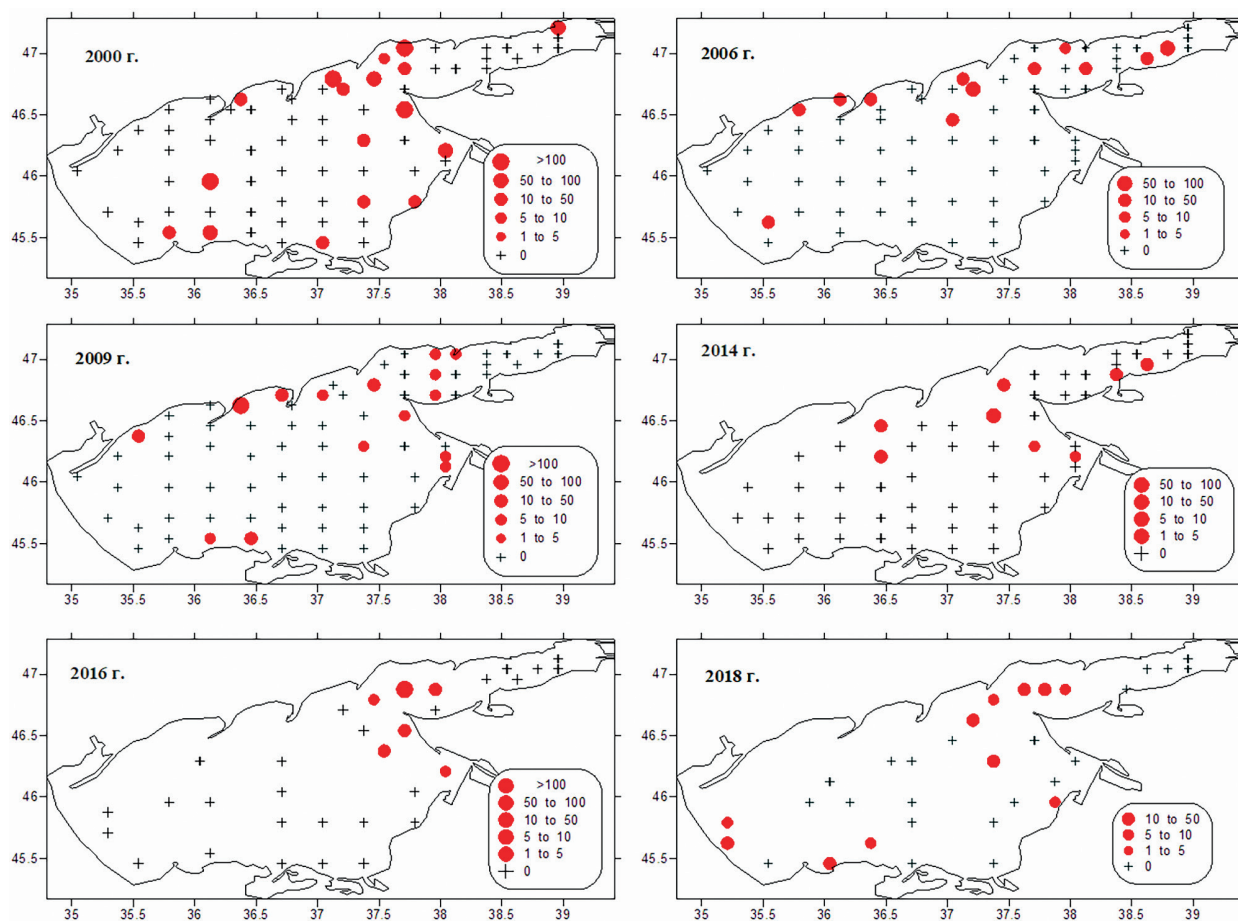


Рис. 5. Численность *Rhithropanopeus harrisii* (экз./м²) в Азовском море в съёмках 2000, 2006, 2009, 2014, 2016 и 2018 гг.

за исключением 2020 г., когда более половины экземпляров были размером >10 мм. Очаги высокой плотности стали отмечать чаще (см. табл. 2), в основном они были приурочены к биоценозам крупных двустворчатых моллюсков. Суммарная биомасса бентоса увеличилась почти на порядок – 179.9–1505.9 г/м², численность варьировала от 5.2 до 12.6 тыс. экз./м². Доля крабов в интегральных показателях обилия бентоса не превышала 2%.

С помощью кросс-корреляционного анализа мы попытались проследить влияние абиотических и биотических факторов на обилие популяции вида-вселенца. Попарное сравнение показателей (частота встречаемости, численность) и ключевых параметров абиотической и биотической среды показало значимую связь с одним фактором. Частота встречаемости краба Харриса была достоверно отрицательно связана с биомассой мнемипсиса: $r = -0.43$ (p -value: 0.03). Между прочими параметрами достоверной корреляции не выявлено.

Прибрежные исследования в Таманском заливе и в северной части Керченского п-ова. В Таманском заливе в 2008 г. и 2013 г. частота встречаемости краба Харриса на станциях составляла 35% и 4%, соответственно. В 2008 г. максимальные значения численности были зарегистрированы на траверзе пос. Гаркуша на глубине 1.5 м в биоценозе *Loripes orbiculatus* Poli, 1795 в зарослях морских трав (132 экз./м²) и во внутренней части залива на глубине 4 м в биоценозе *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778) на илистых грунтах (158 экз./м²) (рис. 6). На остальных станциях численность не превышала 60 экз./м². В среднем по району численность крабов составляла 24 экз./м². Солёность на станциях обнаружения краба составляла 14.0–15.2‰. На 30% станций на глубине около 3–4 м были найдены только что осевшие особи, средняя ширина карапакса которых составляла 3.6 ± 0.6 мм, а также чуть более крупные молодые особи. В 2013 г. на одной станции в одной пробе при солёности 17.0‰ был встречен единствен-

ный экземпляр *Rh. harrisii* весом 0.01 г. Доминирующим видом макрозообентоса на этой станции был двустворчатый моллюск *C. glaucum*.

В 2011, 2013 и 2014 г. в Таманском заливе близ пос. Сенной были проведены водолазные работы. Крабы обнаружены на всех разрезах, за исключением 3 м (данный разрез не учитывался при расчёте плотности). В 2011 г. численность в среднем по району составляла 1.4 экз./м², в 2013 г. и 2014 г. – менее 1 экз./м². Вблизи уреза воды недавно осевших крабов и молоди обнаружено не было: здесь прибрежная полоса представляла собой прибойный берег с обширной отмелью, скоплением отмерших водорослей и морских трав, и высокой мутностью. Глубже, от глубины 0.5 м и глубже на перпендикулярных берегу разрезах, встречались молодые особи с шириной карапакса около 7 мм.

В 2021 г. на сваях пирса в пос. Приморский на глубине от 0 до 0.5 м была отмечена смешанная по размерному составу популяция крабов с размерами от 5 до 20 мм и плотностью до 15–20 экз. на погонный метр свай.

В районе мыса Казантип в прибрежном районе на глубине 0–5 м в по результатам ручного сбора *Rh. harrisii* летом 2013 г. средняя численность вида составила 4 экз./м², в бух. Рифов численность составляла 4 экз./м².

Учёт *Rh. harrisii* из колоний инвазионных полихет *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), найденных в прибрежной зоне Аршинцевской косы (Керченский пролив), показал, что в этом биотопе средняя численность крабов может достигать 70 экз. на одну колонию.

Обсуждение результатов

В середине XX в. распространение *Rh. harrisii* в Азовском море ограничивалось прибрежной полосой Таганрогского залива, дельтой Дона и лиманами [Мордухай-Болтовской, 1952; Резниченко 1967]. В нативном ареале, где краб обитает в приливных эстуариях, способность к вертикальной миграции обеспечивает удержание личинок в оптимальных для вида прибрежных биотопах [Forward, 2009]. В настоящем исследовании показано распространение и устойчивое существование поселений *Rh. harrisii* по всей акватории Азовского моря, Таманского залива и Керченского пролива. Недавно осевшие личинки и молодые особи этого вида были найдены в этот период и в прибрежной полосе, и в центральных областях Азовского моря и Таманского залива. Таким образом, Азовское море – это уникальный мелководный водоём, где ареалом голландского краба является вся акватория, а не только прибрежная зона.

Согласно материалам судовых дночерпательных съёмок, средняя численность *Rh. harrisii* в Азовском море в 2000–2020 гг. составляла 5 экз./м² при диапазоне от 1 до 15 экз./м². В открытой печати опубликованы данные съёмки, проведённых по той же методике десятилетием ранее [Фроленко, Студеникина, 2002]. Авторы, к сожалению, без указания сезона работ, приводят близкие значения: для собственно моря – 6 экз./м² (1–13 экз./м²), для Таганрогского залива – 5 экз./м² (1–18 экз./м²). Таким образом, несмотря на выявленные как в наших исследованиях, так и десятилетием ранее «волны численности»,

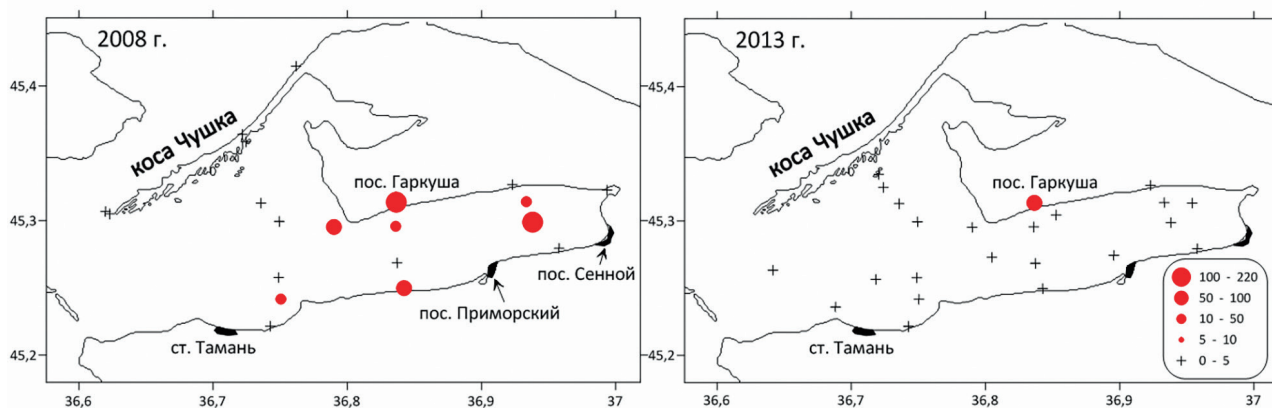


Рис. 6. Численность *Rhithropanopeus harrisii* (экз./м²) в Таманском заливе в 2008 и 2013 гг.

можно считать, что в целом популяция *Rh. harrisii* в условиях Азовского моря прошла начальный период высокоамплитудных колебаний численности и вошла в относительно стабильное состояние.

Сравнивая полученные оценки с литературными данными в других частях инвазионного ареала голландского краба, можно отметить, что в Южном Каспии плотность краба в 1960-х гг. оценивали в 760 экз./м² с максимумом до 5 тыс. экз./м² [Zaitsev, Ozturk, 2001]. В естественном ареале указываются значительно более низкие значения – в эстуарии р. Раритан (штат Нью-Джерси, США) около 15 экз./м², с максимумом до 40 экз./м² на юге штата Флорида [Резниченко, 1967; Odum, Heald, 1972]. Для Мёртвой Вислы (рукава, ведущего к старому устью р. Висла) Туробойский [Turoboyski, 1973] приводит цифры от 1 до 6 экз./м².

Такой широкий диапазон показателей обилия вида определяется как разными методами сбора материала, так и различием условий окружающей среды. По всей видимости, ведущими факторами, определяющими встречаемость и численность голландского краба, являются топические и кормовые условия. Для этого подвижного вида, весьма уязвимо для хищников, большое значение имеет наличие укрытий [Turoboyski, 1973; Fowler et al., 2013]. Часто крабы скапливаются в местах искусственных подводных построек, а также в массе обнаруживаются в обрастаниях буёв. Так, в Вислинском заливе на таких субстратах численность молоди *Rh. harrisii* достигала 100–600 экз./м², в Азовском море на морских водоводах металлургического завода «Азовсталь» – 1500 экз./м², а на сетках насосных станций – 4120 экз./м² [Резниченко, 1967]. На естественных субстратах высокая плотность скоплений *Rh. harrisii* отмечена на банках двустворчатых моллюсков (*Dreissena* sp. – 22 экз./м² в Вислинском заливе). В наших наблюдениях на искусственных субстратах (сваях пирса) плотность поселений *Rh. harrisii* достигала 15–20 экз. на 1 погонный метр. На естественных субстратах очаги плотности отмечены в скоплениях кормовых организмов (до 680 экз./м² в открытой части моря и до 158 экз./м² в Таманском заливе),

в биоценозах крупных двустворчатых моллюсков *C. glaucum* и *A. kagoshimensis* (100–260 экз./м²), в консорциях черноморской мидии *M. galloprovincialis* (110–120 экз./м²) и чужеродных полихет *F. enigmaticus* (до 70 экз. на одну колонию).

Наблюдения за популяцией голландского краба пришлось на период значительных изменений условий среды, связанных с изменением солёности Азовского моря. *Rh. harrisii* в целом характеризуется высокой толерантностью к солёности. В естественном ареале он обитает в диапазоне от 0.5 до 20.4‰ [Fowler et al., 2013]. В бассейнах Чёрного и Азовского морей вид отмечен в нижнем течении рек Дона, Дуная, Днепра, Южного Буга, в малой реке Грузский Еланчик [Мордохай-Болтовской, 1952; Son et al., 2013]. Регистрация очага высокой плотности *Rh. harrisii* в центральном районе Таганрогского залива при солёности 3.6‰ (см. табл. 2) не только не противоречит данным об устойчивости вида к низким значениям солёности, но и указывает на более широкие границы оптимума, которые, по литературным данным, для голландского краба сравнительно высокие – 10–20‰ [Roche, 2022] и ещё выше с учётом наиболее уязвимой личиночной стадии – 15–25‰ [Bousfield, 1955; Costlow et al., 1966; Forward, 2009]. По личному сообщению З.А. Мирзоян, в июле 2004 г. на той же станции в планктоне Таганрогского залива отмечали высокую концентрацию личинок крабов – 298 экз./м³ (солёность у поверхности также составляла 3.6‰). Поскольку аборигенный краб *B. sexdentatus* в этот период в Азовском море уже не встречался, можно с уверенностью полагать, что в планктоне залива были отмечены личинки *Rh. harrisii*. В 2005 г. личинки крабов в количестве 368 экз./м³ были обнаружены при ещё более низкой солёности – у поверхности 0.8‰.

Следует отметить, что Таганрогский залив и прилегающие акватории открытого моря являлись районами, где вид формировал устойчивые и многочисленные поселения на протяжении многих десятилетий [Старк, 1960; Фроленко, Студеникина, 2002; Шохин и др., 2006; Набоженко и др., 2010; наши данные]. Дважды наблюдавшееся в XX и XXI

вв. значительное осолонение моря, прежде всего, затрагивало экосистемы этих районов [Старк, 1951а, 1951б; Некрасова, 1973, 1977; Фроленко и др., 2016]. В период современного осолонения здесь происходила трансформация донных сообществ не только за счёт изменений ареалов коренных обитателей моря, но и активной экспансии чужеродных таксонов [Фроленко и др., 2016; Живоглядова и др., 2021, 2022]. По имеющимся оценкам, в период с 2006 по 2015 г. эти процессы привели к увеличению биомассы бентоса в Таганрогском заливе в 1.5 раза, биомасса кормовой фракции увеличилась в два раза [Фроленко и др., 2016].

В последние годы в Азовском море в связи с ростом солёности стал стремительно расширять ареал и наращивать биомассу средообразующий моллюск – черноморская мидия. В годы опреснения мидия была малочисленной, в начале 2000-х гг. её локальные поселения с низкой биомассой регистрировали в заливах Северного Приазовья и в северо-восточной части моря [Фроленко, Студеникина, 2002]. К 2020 г. мидия заняла 25% акватории моря, к 2022 г. – 44%, основные поселения сформировала в северо-восточной части моря [Мирзоян и др., 2023]. Таким образом, в период современного осолонения моря в основных районах обитания голландского краба кардинально стали меняться условия среды (кормовые, топоческие), по-видимому, это и обусловило рост численности популяции в последние годы.

Отдельно следует остановиться на роли бентофагов и планктофагов в динамике обилия *Rh. harrisii*. Голландский краб уязвим на всех стадиях своего развития – личинки входят в пищевой рацион планктоноядных рыб и желетелых зоопланктофагов, взрослые стадии служат пищей бентофагам [Резниченко, 1967; Morgan, 1992]. Уже в первом сообщении о находке говорилось, что *Rh. harrisii* отмечен и в рационе азовоморских рыб [Мордухай-Болтовской, 1952]. Сразу после вселения голландский краб занял важное место в пище бычка-сирмана *Ponticola syrman* (von Nordmann, 1840) и бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), которые в те годы нагуливались на «крабьих паст-

бищах» [Резниченко, 1967]. В 2000–2020 гг. бычки формировали основной запас рыб-бентофагов, к 2016 г. запас бычков увеличился более чем в 55 раз (!) по сравнению с 2000 г., затем начал резко снижаться.

В трофических цепях пелагиали сразу после вторжения (в конце 1980-х гг.) центральное место занял гребневик *M. leidy*. Установлено, что инвазия этого зоопланктофага увеличила интенсивность потребления зоопланктона в десятки раз [Мирзоян и др., 2000]. В Азовском море гребневик формирует сезонные популяции, ежегодно весной он проникает через Керченский пролив из Чёрного моря и постепенно осваивает акваторию Азовского моря включая и часть Таганрогского залива. С начала 2000-х гг. популяция мнемииописа контролируется облигатным хищником – гребневином *Beroe ovata* Bruguière, 1789. В начале 2000-х гг. биомасса *M. leidy* достигала 28 млн т, постепенно интенсивность его развития стала снижаться, после 2018 г. биомасса мнемииописа в Азовском море не превышает 2 млн т. Голландский краб, так же, как и моллюски Азовского моря [Студеникина, Фроленко, 2000], мог выступать в качестве объекта питания этого безвыборочного зоопланктофага. Статистический анализ показал высокую степень корреляции между частотой встречаемости краба и запасом мнемииописа. Дальнейшее развитие представлений о взаимоотношениях вселенца с бентофагами и планктофагами требует привлечения дополнительных материалов по пространственной структуре популяций, рационах и ареалах нагула рыб и гребневика.

Заключение

В конце 1940-х гг. состоялась первая регистрация голландского краба в Азовском море. Высокая толерантность к условиям среды позволила вселенцу быстро реализовать свой инвазионный потенциал и уже в начале следующего десятилетия расселиться по всей акватории Азовского моря.

Настоящие исследования, проведённые более полувека спустя, показали, что *Rh. harrisii* сохраняет занятые позиции и широко распространён в Азовском море – от

центральных областей до прибрежных мелководий. Очаги высокой плотности регулярно регистрируются по всей акватории моря.

Динамика последних лет свидетельствует об улучшении условий обитания вселенца. Возможно, ключевую роль в этом процессе играет биотическая компонента. Учитывая низкие запасы бентофагов и планктофагов в Азовском море в современный период, можно ожидать сохранение положительного тренда в показателях обилия *Rh. harrisii* в Азовском море.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») за предоставление материалов по гидрологическим и гидрохимическим показателям среды, а также лично Л.Н. Фроленко, под чьим руководством и при непосредственном участии которого долгое время собирали и обрабатывали материал по бентосу Азовского моря.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках госзаданий ФГБНУ «ВНИРО» по теме № 076-00007-22-00, ИО РАН по теме № FMWE-2024-0021 и ФИЦ ИнБЮМ по теме № 1124022400148-4.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Бронфман А.М., Дубинина В.Г., Макарова Г.Д. Гидрологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. М.: Пищевая промышленность, 1979. 288 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Том 5. Азовское море. // Моря СССР / Под ред. Н.П. Гоптарева, А.И. Симонова, Б.М. Затучной, Д.Е. Гершановича. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. 235 стр.
- Живоглядова Л.А., Елфимова Н.С., Карманов В.Г. История освоения североамериканской полихетой *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 (Polychaeta: Spionidae) северо-восточной части Азовского моря // Морской биологический журнал. 2022. Т. 7. № 3. С. 34–43.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н., Афанасьев Д.Ф. Экспансия двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в Азовском море // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 1. С. 83–94.
- Залота А.А. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: Спец. 03.02.10. 2017. 24 с.
- Любимов И.В., Колючкина Г.А., Симакова У.В., Басин А.Б. Донные биоценозы Таманского залива Азовского моря // Океанология. 2023. Т. 63. № 6. С. 936–949.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Доклады АН СССР. 1939. Т. 23. № 8. С. 25–26.
- Макаров Ю.Н. Фауна Украины. Том 26. Высшие ракообразные. Выпуск 1–2. Десятиногие ракообразные. Киев: Наукова Думка, 2004. 429 с.
- Методы рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне / Сборник научно-методических работ, под ред. С.П. Воловика и И.Г. Корпаковой. Краснодар: ФГУП «АзНИИРХ», 2005. 352 с.
- Мирзоян А.В., Саенко Е.М., Дудкин С.И. Сырьевая база промысловых беспозвоночных в Азовском море и динамика её освоения в 2000–2022 гг. // Водные биоресурсы и среда обитания. 2023. Т. 6. № 4. С. 51–67.
- Мирзоян З.А., Воловик С.П., Корниенко Г.Г., Дудкин С.И., Ложичевская Т.В. Биология гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Азовском море // В кн.: Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Чёрном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д: БКИ, 2000. С. 101–144.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О вселении нового вида краба в бассейн Дона // Природа. 1952. № 1. С. 113.
- Набоженко М.В., Шохин И.В., Булышева Н.И. Зообентос // В кн.: Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Чёрного морей. Ростов-н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. С. 17–27.
- Некрасова М.Я. Изменения биомассы зообентоса в Таганрогском заливе после зарегулирования стока Дона // Труды ВНИРО. 1973. Т. 50. С. 129–146.
- Некрасова М.Я. Изменения бентоса Азовского моря под влиянием осолонения // Зоологический журн. 1977. Т. 56. № 7. С. 983–989.
- Резниченко О.Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisii*, Crustacea, Brachyura) // Труды ИОАН. 1967. Т. 85. С. 136–177.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Старк И.Н. Колебания в состоянии бентоса Таганрогского залива в связи с солёностью // Тр. АзНИИРХ. 1951а. Вып. 15. С. 267–280.
- Старк И.Н. Состояние кормовой базы бентосоядных рыб северо-восточной части Азовского моря // Тр. АзНИИРХ. 1951б. Вып. 15. С. 201–234.

- Старк И.Н. Годовая сезонная динамика бентоса в Азовском море // Тр. АзНИИРХ. 1960. Т. 1, вып. 1. С. 167–229.
- Студеникина Е.И., Фроленко Л.Н. Оценка влияния гребневика на донные биоценозы // Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Чёрном морях: биология и последствия вселения / Под ред. С.П. Воловика. Ростов-н/Д: БКИ, 2000. С. 208–223.
- Фроленко Л.Н., Живоглядова Л.А., Ковалёв Е.А. Трансформация донных сообществ Таганрогского залива в условиях осолонения // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: В 3-х т. Сборник мат. Всерос. научно-практич. конф. с международным участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. Т. 2. С. 190–193.
- Фроленко Л.Н., Живоглядова Л.А., Ковалёв Е.А. Состояние кормовой базы рыб-бентофагов Азовского моря // Вопросы рыболовства. 2019. Т. 20. № 1. С. 49–58.
- Фроленко Л.Н., Студеникина Е.И. Биолого-экологическая характеристика бентосных видов-вселенцев Азовского моря // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2002. №. 4. С. 81–86.
- Шохин И.В., Набоженко М.В., Сарвилина С.В., Титова Е.П. Современное состояние и закономерности распределения донных сообществ Таганрогского залива // Океанология. 2006. Т. 46. № 3. С. 432–441.
- Bousfield E.L. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi Estuary // Bulletin of the National Museum of Canada. 1955. 137. P. 1–69.
- Costlow J.D., Bookhout C.G., Monroe R.J. Studies of the larval development of the crab, *Rhithropanopeus harrisi*: I. The effect of salinity and temperature on larval development. // Physiological Zoology. 1966. Vol. 39. P. 81–100.
- Forward Jr R.B. Larval biology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): a synthesis // The Biological Bulletin. 2009. Vol. 216. С. 243–256.
- Fowler A.E., Forsström T., von Numers M., Vesakoski O. The North American mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in newly colonized Northern Baltic Sea: distribution and ecology // Aquatic Invasions. 2013. Vol. 8. No. 1. P. 89–96.
- Hauke J., Kossowski T. Comparison of values of Pearson's and Spearman's correlation coefficients on the same sets of data // Quaestiones geographicae. 2011. Vol. 30. No. 2. P. 87–93.
- Hegele-Drywa J., Normant M. Non-native crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1984) – a new component of the benthic communities in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea) // Oceanologia. 2014. Vol. 56. No. 1. P. 125–139.
- Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Spiridonov V.A., Zalota A.K., Biryukova S.V., Basin A.B., Simakova U.V., Nabozhenko M.V. The resilience of macrozoobenthos of boreal coastal lagoons to non-indigenous species invasion: A case study of Taman Bay (the Sea of Azov) // Regional Studies in Marine Science. 2019. Vol. 28. 100573.
- Morgan S.G. Predation by planktonic and benthic invertebrates on larvae of estuarine crabs // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1992. Vol. 163. No. 1. С. 91–110.
- Nizinski M.S. Annotated checklist of decapod crustaceans of Atlantic coastal and continental shelf waters of the United States // Proceedings biological society of Washington. 2003. Vol. 116. No. 1. P. 96–157.
- Odum W.E., Heald E.J. Trophic analyses of an estuarine mangrove community // Bulletin of Marine Science. 1972. Vol. 22. P. 671–738.
- Roche D. *Rhithropanopeus harrisi* (Harris mud crab) (Электронный документ) // CABI Compendium. CABI International. 2022. // (<https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.66045>). Проверено 11.09.2022.
- Schober P., Boer C., Schwarte L.A. Correlation coefficients: appropriate use and interpretation // Anesthesia & analgesia. 2018. Vol. 126. No. 5. P. 1763–1768.
- Son M.O., Novitsky R.A., Dyadichko V.G. Recent state and mechanisms of invasions of exotic decapods in Ukrainian rivers // Vestnik zoologii. 2013. Vol. 47. No. 1. P. 45–50.
- Turoboyski K. Biology and Ecology of the Crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. tridentatus // Marine Biology. 1973. Vol. 23. P. 303–313.
- Wissler C. The Spearman correlation formula // Science. 1905. Vol. 22. No. 558. P. 309–311.
- Zaitsev Y., Ozturk B. Exotic Species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Istanbul, TURKEY, 2001. 267 p.

LONG-TERM MONITORING OF THE CRAB *RHITHROPANOPEUS HARRISII* (GOULD, 1841) (DECAPODA, PANOPEIDAE) IN THE SEA OF AZOV

© 2024 Zhivoglyadova L.A.^{a,1}, Kolyuchkina G.A.^{b,2}, Elfimova N.S.^{a,3}, Zalota A.K.^{b,4},
Luzhnyak V.A.^{a,5}, Timofeev V.A.^{c,6}, Pyatinskij M.M.^{a,7}
and Basin A.B.^{b,8}

^a Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography VNIRO, Azov-Black Sea Branch (AzNIIRKh),
Rostov-on-Don, 344002, Russia

^b Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997, Russia

^c Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011, Russia

e-mail: ¹ l.zhivoglyadova@mail.ru; ² kolyuchkina.ga@ocean.ru; ³ elfimovanadya96@gmail.com; ⁴ azalota@gmail.com;
ljnyakva@azniirkh.vniro.ru; ⁶ tamplier74@mail.ru; ⁷ pyatinskiymm@azniirkh.vniro.ru; ⁸ abasin@ocean.ru

The northamerican crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) was first recorded in the Sea of Azov in 1948. The species spread rapidly elsewhere over the sea and became one of the common representatives of its benthic fauna. We have pooled the data across all the long-term observations over the Sea of Azov populations of the Harris crab conducted by different researchers from 2020 to 2021. Surveys were carried out with the help of diving equipment in the coastal waters and from the board of research vessels in the open part of the sea. The features of the spatial distribution of the Harris crab in the Sea of Azov are presented, and an evaluation of its abundance is given.

Keywords: biological invasions, alien species, benthic biocenoses.