

УДК 595.384.2

Е.Г.Семенькова

**ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ БИОЛОГИИ КИТАЙСКОГО  
МОХНАТОРУКОГО КРАБА (*ERIOCHEIR SINENSIS*)**

Литературный обзор по биологии и экологии китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis*. Рассмотрены систематика, биология и ее особенности в нативной области его обитания и в новых районах, куда он распространился в начале 20-го в. (Европа и Северная Америка); факторы, влияющие на распространение и численность: биотопы, соленость, температура, течения. Указываются основные механизмы интродукции *E. sinensis* в новые районы.

**Semen'kova E.G.** Review of studies on biology of Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) // Izv. TINRO. — 2003. — Vol. 135. — P. 122–137.

Recently the studies of biology of Japanese mitten crab (*Eriocheir japonica*) and its resources develop in Primorye. However, its biology, stocks and conditions of reproduction remain almost unknown. In connection with these studies, information on a similar species, as Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) could be useful. With this purpose the present review is conducted on Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) biology and ecology in native areas of its inhabitation (South-East Asia) and in new areas where it had been distributed at the beginning of 20th Century (Europe and North America). Some data on Japanese mitten crab are cited, as well.

The Chinese mitten crab has a widely geographical distribution in Asia, North America, and Europe. In China, the crab is a delicacy and the most important commercial crustacean species. It is cultured widely in ponds, lakes, and net-enclosures. In opposite, the Chinese mitten crab is considered as a pest in Europe and North America. The crab negatively influences on natural ecosystems, water development works, fish management, agriculture, and even on human health. The Japanese mitten crab is widely distributed in Japan, south China, east Korean Peninsula, Taiwan, Hongkong and Far Eastern region of Russia (Sakhalin and Primorye). The genus *Eriocheir* includes three species: *E. japonica* (de Haan, 1835), *E. sinensis* Milne-Edwards, 1854, and *E. hepuensis* Dai, 1991. Larger juveniles and adults of *Eriocheir* species have a distinctive feature — dense brown, hair-like setae on the claws. All mitten crabs are catadromous organisms.

The paper describes the seasons and locations of the Chinese and Japanese mitten crabs on various life stages. Both mitten crab species can mature in fresh water, but require brackish or salt water for breeding and larvae development. The Chinese crab reaches maturity at the age of 1 to 5 years old, depending upon environmental conditions. The certain temperature regime is necessary for each stage of life cycle of the mitten crabs. The adult crabs migrate to coastal waters where they copulate, spawn, and die. Each female of Chinese mitten crab sheds from 250.000 to 1 million eggs, the female of Japanese mitten crab — from 120.000 to 600.000 eggs. The larvae pass through five zoeal stages and a megalopa stage. After larval development, juveniles gradually move upstream into fresh water. Juveniles and adults of mitten crabs prefer slow-moving, warm, shallow waters with submerged vegetation. The highest density of Chinese mitten crab occurs in estuaries and low parts of rivers. Fast-flowing, cold-water rivers have been thought to be unsuitable for mitten crabs growth. *E. sinensis* are omnivores.

Natural populations of both mitten crabs species change essentially their abundance from year to year. The basic mechanisms of *E. sinensis* introduction to new areas are indicated.

В последние годы в Приморье возрастает интерес к изучению биологии японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica*, а также освоению его ресурсов. Однако биология, запасы, темпы и условия воспроизводства этого краба остаются по существу неизвестными. Список русскоязычных публикаций, посвященных данному виду, ограничивается отдельными работами (Дулькейт, 1937; Виноградов, 1950; Определитель ..., 1995; Барабанщиков, 1999, 2001, 2002). В связи с предстоящим расширением изучения и промыслового использования японского мохнаторукого краба, на наш взгляд, представляют несомненный интерес многочисленные опубликованные сведения по близкому виду — китайскому мохнаторукому крабу (*Eriocheir sinensis*). С этой целью нами и предпринят настоящий обзор. При этом в сравнительном плане привлекаются данные по японскому мохнаторукому крабу.

### **Систематика и биология *Eriocheir sinensis***

Восточноазиатский род *Eriocheir* de Haan, 1835 из подсемейства *Varuninae* Alcock, 1900 включает три вида: *E. japonica* (de Haan, 1835), *E. sinensis* Milne-Edwards, 1854 и *E. hepuensis* Dai, 1991 (Panning, 1938; Guo et al., 1997).

*E. sinensis* широко распространен во многих эстуариях Китая и Корейского полуострова (Panning, 1939; Нумансон, 1999; Zhao, 1999). В настоящее время он также встречается в Европе и Северной Америке (Cohen, 1995, 2001). В Азии этот краб является ценным промысловым объектом. В то же время в Европе и Северной Америке, куда китайский краб вселился в начале и середине 20-го в., он рассматривается как чрезвычайно вредный вид (Hogwarth, 1988; Leppkoski, 1991; Du, 1998; Veldhuizen, Foss, 2001). Считается, что краб негативно влияет на природные экосистемы, целостность гидротехнических сооружений и даже здоровье человека (Cohen, Carlton, 1997; Нумансон et al., 1999). Китайский мохнаторукий краб встречается и в России. Впервые он был обнаружен в Онежском озере в 1994 г. Появились высказывания, что под угрозой могут оказаться экологическое равновесие и гидротехнические сооружения в бассейне Онежского озера. В июне 2001 г. в реках Маныч и Дон во время любительского лова были выловлены не встречающиеся там ранее особи мохнаторукого краба. Такие находки пока единичны, но они свидетельствуют о проникновении вида в новый регион — азово-черноморский бассейн.

Японский мохнаторукий краб (*E. japonica*) широко распространен в Японии, на юге Китая, западном побережье о. Тайвань, о. Сянган, юго-востоке Корейского полуострова, в дальневосточных регионах России (Сахалин, Приморье) (Miyake, 1983; Guo et al., 1997). Южный китайский мохнаторукий краб (*E. hepuensis*) встречается на юге Китая (Guo et al., 1997).

Имя "мохнаторукий краб" представители этого рода получили из-за наличия густых волосков на клешнях (Brown, 1998; Veldhuizen, Stanish, 1999; Cohen, Weinstein, 2001).

Китайский краб имеет восемь тонких и длинных ходильных ног, которые с наружной и внутренней сторон покрыты волосками. Вторая и третья пара ног длиннее, чем первая и четвертая (Milne-Edwards, 1854; Guo et al., 1997). 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 (см. рисунок). У японского краба передний край с хорошо выраженными угловыми неострыми зубцами. Срединная выемка мелкая. Четвертый зубец переднебокового края са-

мый маленький, обычно притупленный, иногда едва заметный (см. рисунок) (Guo et al., 1997).



*Eriocheir hepuensis*    *Eriocheir sinensis*    *Eriocheir japonica*

Карапаки мохнаторуких крабов рода *Eriocheir* (дорсальная поверхность)  
The carapaces of the mitten crabs genus *Eriocheir* (dorsal surface)

Цвет карапака китайского краба варьирует от серо-зеленого до зеленовато-коричневого. У молоди краба на поверхности карапака имеются коричнево-оранжевые пигментные пятна (Rudnick et al., 2000). Ширина карапака мохнаторукого краба может достигать 100 мм (Wall, Limbert, 1983), однако обычно максимальные размеры не превышают 80 мм (Staczykowska, 1986; Adema, 1991; Cabral, Costa, 1999). В Приморье японский краб имеет средние размеры 50–65 мм, зарегистрированы максимальные размеры у самцов — 95 мм и у самок — 81 мм (Барабанщиков, 1999).

Взрослым особям свойствен половой диморфизм. Самцы крупнее самок, имеют abdomen треугольной формы. У самок abdomen округленный, передняя граница абдоминальной пластины покрыта короткими волосками (Guo et al., 1997). Считается, что у японского краба наблюдаются различия между самцами разного размера. Крупные самцы (ширина карапака более 52 мм) имеют относительно большие клешни с густыми волосками, а мелкие самцы (ширина карапака до 52 мм) — маленькие клешни с тонкими волосками (Kobayashi, 1999).

По мере того как происходит созревание, abdomen самок китайского краба увеличивается в ширину, волоски под abdomenом, на клешнях и ногах также увеличиваются. Клешни и длина волосков зрелых самцов больше, чем у самок. Половозрелости китайский краб достигает при размере карапака 35–66 мм (Hoestland, 1948). Японский мохнаторукий краб в р. Каминокава становится половозрелым при достижении размера 36–68 мм (Kobayashi, Matsuura, 1995). В Приморье встречаются отдельные яйценосные самки размером 24,0–29,5 мм (Барабанщиков, 1999).

Китайский мохнаторукий краб — катадромный вид, живущий большую часть своего жизненного цикла в пресной воде. Особи с развивающимися половыми продуктами мигрируют вниз по течению (скорость 8–12 км в день) в солоноватую воду для нереста (Veldhuizen, Stanish, 1999; Cohen, 2001). Самцы и самки достигают половозрелости в эстуариях (Clark et al., 1998).

Каждая самка китайского краба откладывает от 250 тыс. до 1 млн шт. яиц (Cohen, 1995). Предполагается, что самки японского краба несколько раз откладывают яйца на плеоподы за один сезон размножения. Плодовитость возрастает с увеличением ширины карапака и уменьшается от нереста к нересту. Плодовитость в первом нересте изменяется от 120 тыс. (ширина карапака 40 мм) до 600 тыс. (70 мм), во втором — от 80 до 300 тыс., в третьем — от 20 до 80 тыс. яиц (Kobayashi, 2001). В водоемах Приморья количество яиц у самок изменяется от 3–5 тыс. до 800 тыс. яиц (Барабанщиков, 2002).

Самки китайского краба носят яйца под abdomenом до вылупления личинок приблизительно 1–2 мес (Cohen, Weinstein, 2001). После совершения нерестовых миграций и оставления потомства они вскоре умирают. Однако Петерс (Peters, 1938), проводя лабораторные исследования, сделал вывод, что в естественных условиях небольшая доля самок выживает после нереста и они могут участвовать в воспроизводстве на следующий год.

Из яиц вылупляются личинки, которые ведут планктонный образ жизни. Развитие личинок мохнаторуких крабов проходит через пять стадий зоза и одну стадию мегалопы (Liang et al., 1974; Kim, Hwang, 1995). При низкой солености и температуре иногда наблюдаются дополнительная (шестая) стадия зоза и дополнительная стадия мегалопы (Anger, 1991; Montru et al., 1996). Мегалопы оседают на дно и превращаются в молодь краба, которая мигрирует вверх по течению от низовий в средние и верхние части реки (Ingle, 1986; Zhao, 1999).

Согласно исследованиям Кобаяси (Kobayashi, 1998), мегалопы японского краба оседают на дно и превращаются в молодых особей в верхней зоне эстуария реки. Самые мелкие крабы имеют ширину карапакса около 2 мм. После достижения размера 3,6 мм крабы начинают мигрировать вверх по течению реки. Оседание мегалоп на дно происходит главным образом в середине осени (октябрь) и в конце весны (май—июнь), в то время как небольшое количество личинок оседает также в ноябре и январе—феврале. 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 зимой. Их миграция вверх по течению происходит с марта до июня. 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 почти 10 мм в сентябре (4 мес после оседания личинок). Молодь начинает мигрировать вверх по течению в июле и заканчивает миграцию в августе. Таким образом, на темп роста и миграцию японского краба вверх по течению сильно влияет температура воды в эстуарии.

В табл. 1 представлены сезонные и биотопические характеристики различных стадий жизненного цикла китайского краба в Европе и Северной Америке.

Таблица 1

Сезонные и биотопические характеристики разных стадий жизненного цикла китайского мохнаторукого краба

Table 1

Seasonal and biotopical characteristics for different stages of life cycle the Chinese mitten crab

Стадия жизни	Сезон	Местообитание	Источник данных
Развитие гонад	Лето—осень	Река	Hoestland, 1948; Veldhuizen, Stanish, 1999
Миграция вниз по течению	Осень—зима	От реки до эстуария	Panning, 1939; Hoestland, 1948; Cohen, Carlton, 1997; Hymanson, 1999; Veldhuizen, Stanish, 1999
Спаривание и нерест	Осень—зима	Эстуарий	Panning, 1939; Anger, 1991; Hymanson, 1999; Veldhuizen, Stanish, 1999
Развитие эмбрионов	Зима—весна	Эстуарий	Peters, Panning, 1933; Veldhuizen, Stanish, 1999
Вылупление	Весна — начало лета	Эстуарий	Panning, 1939; Anger, 1991; Cohen, Carlton, 1997; Hymanson, 1999; Veldhuizen, Stanish, 1999
Личиночное развитие и оседание	Лето—осень	Эстуарий	Peters, Panning, 1933; Hoestland, 1948; Cohen, Carlton, 1997; Hymanson, 1999; Rudnick et al., 2000
Миграция вверх по течению	Миграция весь год, но большей частью весна—лето	От эстуария к реке	Panning, 1939; Hymanson, 1999; Veldhuizen, Stanish, 1999

По наблюдениям Е.И. Барабанщикова (2002), созревание и спаривание японского краба в Приморье происходит весной (апрель—май). Яйценосные самки встречаются с весны до осени, но большей частью в июне — первой половине июля. В нижних частях рек и приустьевых районах, расположенных в бассейне зал. Петра Великого, личинки появляются с середины июня до конца августа. В эстуарии р. Киевка они встречаются с конца июня до конца сентября. Оседание личинок происходит в июле—сентябре (Барабанщиков, 2002).

В работах японских исследователей указывается, что японский краб находится в море (префектура Фукуока) приблизительно 10 мес (начало осени — начало лета) и размножение происходит в течение этого периода (Kobayashi, Matsuura, 1991). В солоноватых водах (префектура Кагосима) оно длится около 5 мес (Kobayashi, Matsuura, 1994). Самцы и самки, которые мигрируют в море с сентября, умирают на следующий год в августе без линьки. Самцы умирают раньше, чем самки. Кобаяси и Матсуура (Kobayashi, Matsuura, 1995) предположили, что смерть после оставления потомства может быть связана с катадромной миграцией. По их мнению, в скоплении одновременно присутствует две группы самок, которые нерестятся в разные периоды: первый период — между сентябрем и декабрем, второй — между январем и маем. Смерть крабов также приходится на два периода. Первый между ноябрем и декабрем, второй между апрелем и июнем. 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, а после завершения размножения умирают. Вторая группа, включающая большое количество особей, мигрирует в море в середине осени и нерестится зимой, весной и в начале лета. После завершения размножения эти крабы умирают весной или в начале лета. В Приморье также отмечается гибель особей японского краба в эстуариях рек в летнее время, в большей степени в июле—августе (Барабанщиков, 2002).

*E. sinensis* — главный переносчик паразита — легочной трематоды *Paragonimus westermani* (Ingle, 1986; Halat, 1996; Cohen, Carlton, 1997; Veldhuizen, Stanish, 1999; Walter, Culver, 2000). Эта трематода вызывает у людей симптомы туберкулеза или гриппа. В Азии отмечены высокие темпы заражения людей этим паразитом (Zhao, 1999). Человек рискует заразиться, употребив сырого или плохо приготовленного инфицированного краба (Halat, 1996).

### ***E. sinensis* в нативном и новых районах обитания**

#### *Азия*

В Китае мохнаторукий краб считается деликатесом. Этот вид культивируется совместно с рыбой на рисовых полях, в прудах, озерах, а также выращивается в садках (Xu, 1989; Wang, 1992; Cao et al., 1995; Shu, 1995). Ежегодный вылов составляет более 10 тыс. т (Jin et al., 2001).

Естественные биотопы мохнаторукого краба — эстуарии и реки Китая и п-ова Корея между 24 и 42° с.ш., включая Восточно-Китайское и Желтое моря, от провинции Фуцзянь в Китае до р. Ялуцян на юге Корейского полуострова (Panning, 1939; Нумансон, 1999; Zhao, 1999). Основные популяции мохнаторукого краба обитают в реках Лиао, Янцзы, Оуцзян и Хай (Zhao, 1999; Jin et al., 2001). В 1970–1990-х гг. этот краб из р. Янцзы был акклиматизирован в водах о. Сянган (Гонконг) (Zhao, 1999). Высокая численность его наблюдается в озерах, связанных с низовьями крупных рек (Нумансон, 1999). На Корейском полуострове мохнаторукий краб часто встречается на рисовых полях (Ingle, Andrews, 1976).



В Китае половозрелые крабы мигрируют вниз по течению к мелководьям в осенние и зимние месяцы. По данным китайских исследователей, оптимальная соленость для развития личинок составляет 13–26 ‰ (Zhao, 1999). Метаморфоз мегалопы происходит в мае или июне. Молодь краба возвращается в озера, удаленные от моря, в следующем феврале и апреле (Sun, 1998). В р. Янцзы молодь мигрирует вверх по течению на расстояние 1400 км (Panning, 1939). На начало миграций влияет повышение температуры воды (Tan, 1984).

Температура воды существенно влияет на темпы роста и продолжительность жизни китайского мохнаторукого краба. Некоторые ученые рассматривают 14 °С как самую низкую (Xu, 1989) и 35 °С как самую высокую температуру для роста краба (Wang, 1992; Zhang, Li, 1999). Однако Джин с соавторами (Jin et al., 2001) обнаружил, что молодь в оз. Байндантанг линяла в марте при температуре 10 °С. В оз. Бао'эн "скороспелые" крабы растут при температуре 4,2–32,3 °С (Jin et al., 2001).

В естественных условиях жизненный цикл мохнаторукого краба длится около 24 мес (Xu, Li, 1996). В долине р. Янцзы он становится половозрелым на следующий год (Xu, Li, 1996; Sun, 1998), тогда как крабы, живущие в мелких протоках, могут созревать и в первый год (Xu, Li, 1996). В искусственных условиях мохнаторукие 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" или раносозревающие. Продолжительность жизни раносозревающих самок длится 12 мес, "скороспелых" самцов — 10 мес (Jin et al., 2002). Раносозревающие крабы достигают размера 50 мм (длина карапакса) (Zhang et al., 2001). Смертность рано созревающих крабов в прудах очень высокая (Cao et al., 1995). Их размеры не увеличиваются с января по июль (Jin et al., 2001). Главные причины раннего созревания крабов — обилие пищи и высокая температура воды (Cao et al., 1995). В холодной горной провинции Китая Хицзян крабы живут около четырех лет (Jin et al., 2002).

Естественные популяции китайского краба могут существенно изменять численность. В Азии на нее влияют засухи и наводнения. Так, в 1960 г. в р. Янцзы популяция уменьшилась до минимальной численности вследствие чрезмерного вылова, загрязнения воды, а также из-за дамб, преграждающих миграционные пути (Hymanson, 1999; Zhao, 1999).

В Китае мохнаторукий краб в основном питается водной растительностью, рисовыми побегами и детритом, а также креветкой, рыбой и водяными насекомыми (Tan, 1984). Очевидно, что, когда количество краба не превышает нормального уровня, он не повреждает рисовые побеги, а, наоборот, повышает продукцию риса, поедая водяных насекомых и удобряя рисовые поля фекалиями. Максимальная интенсивность питания *E. sinensis* наблюдается в ночное время (Jin et al., 2001).

По мнению российских исследователей, японский краб в Приморье является чистильщиком водоемов от всевозможных отходов животного и растительного происхождения, он поедает икру и молодь рыб и конкурирует за пищу с бентосо- и растительноядными рыбами. Краб уничтожает рыбу, попавшую в сети или находящуюся в садках, поедает приманки и приводит в негодность снасти. Охотясь, он исследует каждый участок речного дна, роется в детрите, вытаскивает личинок насекомых, моллюсков, личинок миног, отнимает пищу у более слабых крабов и уничтожает линяющих раков рода *Cambaroides* (Дулькейт, 1937; Барабанщиков, 2002).

Для японского мохнаторукого краба отмечены значительные колебания численности. Так, по личному сообщению сотрудника ТИНРО-центра Н.В.Колпакова, в 1970-х гг. в реках Серебрянка и Джигитовка (северное Приморье) этот

краб встречался регулярно, а в 1997 г. в р. Джигитовка наблюдались только отдельные экземпляры. В оз. Ханка японский краб неоднократно встречался в сетных уловах. В реках зал. Петра Великого в течение 1980–1990-х гг. количество краба также изменялось многократно.

### *Европа*

Китайский краб в 1912 г. впервые был случайно завезен в Германию (Panning, 1939). Сейчас в Европе этот краб многочислен в речных системах от 39° (р. Тахо, Португалия) до 54° с.ш. (р. Эльба, Германия), а также встречается и севернее (Cohen, Weinstein, 2001).

Наибольшее количество мохнаторуких крабов наблюдается в эстуариях и низовьях рек. Имеются сообщения о высокой плотности крабов в р. Темза на расстоянии 90 км от устья (Andrews et al., 1982; Attrill, Thomas, 1996; Clark et al., 1998) и в р. Эльба (Panning, 1939), 450 км от устья (около 350 км от главного эстуария). В Европе не было зарегистрировано случаев размножения популяций в маленьких прибрежных реках (Cohen, 1995).

В Европе молодь *E. sinensis* начинает мигрировать вверх по течению в марте (Peters, 1938) и может преодолевать длинные дистанции. В р. Эльба молодь мигрирует вверх по течению на 700 км, размер мигрирующих ювенильных крабов — 25–40 мм (ширина карапакса), и по крайней мере 75 % наблюдаемых особей — самцы (Peters, Panning, 1933; Panning, 1939; Ingle, 1980, 1986; Anger, 1991; Cohen, Carlton, 1997; Hymanson, 1999; Zhao, 1999). Молодь в зависимости от размера передвигается вверх по течению со скоростью 1–3 км/сут и наиболее активна бывает ночью (Panning, 1939; Tan, 1984; Vincent, 1996).

Мохнаторукий краб известен как один из лучших "альпинистов" среди крабов (McLaughlin, 1982). В реках взрослые особи, встречая искусственные препятствия: дамбы, плотины, насыпи, — поднимаются на них или обходят их по суше. Молодь краба может подниматься по вертикальным бетонным стенам (Hymanson, 1999; Zhao, 1999). В Нидерландах в 1982 г. массы мигрирующих крабов покинули воду и распространились по городу, поднимаясь на стены, ползая по крышам и вторгаясь в дома в таком количестве, что жители обращались в мэрию (Panning, 1939). Такие случаи были зарегистрированы и в Германии (Cohen, 1995).

Мохнаторукий краб может рыть норы в насыпях, дамбах и берегах. В этих норах они прячутся во время отлива и днем от хищников (Panning, 1939; Ingle, 1986; Halat, 1996; Veldhuizen, Hieb, 1998a). В некоторых местах отмечены норы глубиной до 50 см (Peters, Panning, 1933; Schaferna, 1935). Считается, что многочисленные норы ослабляют берега, уменьшают стабильность дамб и плотин (Peters, Panning, 1933; Panning, 1939; Halat, 1996; Veldhuizen, Stanish, 1999).

Темп роста китайского краба обратно пропорционален размеру. Мелкие особи между линьками увеличиваются в размере на 24 %, в то время как крупные особи (> 70 мм) вырастают только на 11 %. В Германии данный вид линяет 6–8 раз в первый год, 4–5 — во второй и 2–3 — в третий год жизни. Старые крабы линяют только один раз в год (Panning, 1938). Как известно, частота линек зависит от температуры воды и обеспеченности пищей. Линька у мохнаторукого краба, вероятно, происходит более часто в Китае и Сан-Франциско, так как температура воды там выше, чем в Германии. В Европе крабы созревают в 3–5 лет (Panning, 1939).

Относительно мало известно о врагах мохнаторукого краба. В Германии врагами этого вида являются хищные рыбы и водоплавающие птицы (Panning, 1939).

В Европе, как и в Китае, отмечены колебания численности популяций краба. Высказывается мнение, что загрязнение может быть одним из основных факторов, влияющих на сокращение популяций (Anger, 1991). Предполагается также,

что "популяционные взрывы" мохнаторукого краба совпадают с уменьшением числа или исчезновением из-за загрязнения воды рыб — врагов мохнаторуких крабов (Ingle, 1986).

В конце 1920 и 1930-х гг. в реках Эльба, Везер и Эмс наблюдалось очень значительное количество мохнаторуких крабов, затем их численность уменьшилась (Panning, 1939; Attrill, Thomas, 1996; Veldhuizen, Stanish, 1999) и снова увеличилась в 1953–1960, 1969–1975 и 1979–1983 гг. (Gollasch, 1997, 1999). В Бельгии и Нидерландах нашествие *E. sinensis* наблюдалось в 1930–1950 и 1996–1997 гг. (Wolff, Sandee, 1971; Ingle, 1986), в Португалии (р. Тахо) — в 1988–1990 гг. В настоящее время численность мохнаторуких крабов увеличивается в южной части Голландии, Бельгии, Германии и Англии, что связывают с улучшением качества воды (Cohen, 2001). Во Франции после холодной зимы 1963 г. мохнаторукие крабы не ловились в эстуарии р. Сена до 1975 г. Как известно, взрослые особи способны выносить нулевую температуру воды до 7 сут, но для ювенильных крабов, живущих в пресной воде, суровые погодные условия, вероятно, фатальны (Vincent, 1996).

Впервые китайский краб был пойман в р. Элле и притоке р. Везер в 1912 г. (Panning, 1939). С этого времени его численность стала увеличиваться в реках и эстуариях Северного и Балтийского морей (Peters, Panning, 1933; Peters 1938; Panning, 1939; Hoestland, 1959; Haahtela, 1963; Wolff, Sandee, 1971; Ingle, 1986; Vincent, 1996; Cabral, Costa, 1999). В Польше *E. sinensis* распространен по всему побережью, от бухты Поморской до бухты Гданьской и зал. Вислинского. Наиболее часто встречается в низовьях рек Висла, Варта, Одра, в районе Марианских озер (Grabda, 1973; Staczykowska, 1986; Gruszka, 1999) и больших портов (Zmudrinski, 1961), в Германии — в реках Везер, Эльба, Эмс и Рейн (Panning, 1939; Hoestland, 1948; Ingle, 1986; Gollasch, 1999), Норвегии, Дании (Rasmussen, 1987). Во Францию мохнаторукий краб вторгся в 1950-х гг. (Hoestland, 1959). Распространен он здесь в реках Гаронна, Сена, Дордонь и в лагунах, удаленных от берегов моря (Petit, 1960; Petit, Mizoule, 1974). В реках Тахо и Гвадалквивир мохнаторукий краб обитает с 1999–2000 гг. (Cabral, Costa, 1999). В Англии он стал широко распространенным в р. Темза начиная с 1992 г. (Attrill, Thomas, 1996; Clark et al., 1998); дальше к северу одного краба поймали в р. Хамбер в 1949 г., одиночные особи там попадаются с 1976 г. (Ingle, 1986). Молодь краба была замечена на территориях, удаленных от моря, таких как г. Прага (Peters, Panning, 1933; Panning, 1939).

#### Северная Америка

В 1965 г. *E. sinensis* впервые был пойман в Великих Озерах (Nepszy, Leach, 1973). В 1996 г. 45 крабов поймали в зал. Суисан (Hieb, 1997; Veldhuizen, 1997), а в 1987 г. один экземпляр — в р. Миссисипи. В 1992 г. он был обнаружен в зал. Сан-Франциско, а в 1997 г. уже стал многочисленным во всем заливе и дельте реки (Cohen, Carlton, 1997; Hieb, 1997). Интересно, что в р. Колумбия в 1997 г. был пойман японский краб *E. japonicus* (Cohen, Weinstein, 2001).

В реках Сакраменто и Сан Хоакин (зал. Сан-Франциско) в Калифорнии мохнаторукий краб широко распространился с 1992 г. (Cohen, Carlton, 1997; Rudnick et al., 2000).

В Калифорнии этот краб созревает в 2–3 года. В мелких прибрежных реках зал. Южного присутствуют "скороспелые" крабы (Zhao, 1999; Veldhuizen, 2001).

Для укрытия во время отлива краб использует плотную сырую растительность и корни. В эстуарии Сан-Франциско большие концентрации нор мохнаторукого краба глубиной 20–30 см — до 30 нор на квадратный метр — наблюдались в литоральной зоне с низкой соленостью (Halat, 1996; Veldhuizen, 1997;



Holmes, Osmondson, 1998; Veldhuizen, Hieb, 1998b; Cohen, 2001; Cohen, Weinstein, 2001). В эстуарии мохнаторукий краб иногда использует норы акклиматизированного здесь другого краба — *Rhithropanopeus harrisii* (Veldhuizen, Hieb, 1998a). Плотность нор в дельте рек Сакраменто и Сан Хоакин и зал. Суисан в настоящее время уменьшилась (Veldhuizen, 1997; Holmes, Osmondson, 1998).

В Америке мохнаторукий краб также всеяден. Молодь поедает растительность и мелких беспозвоночных (Tap, 1984). В зал. Сан-Франциско и эстуариях он питается червями, хирономидами, двустворчатыми 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; Cohen, 2001).

Врагами мохнаторукого краба в эстуарии Сан-Франциско являются рыбы, лягушки, гагары, цапли, речные выдры и еноты (Veldhuizen, Hieb, 1998c).

Считается, что в зал. Сан-Франциско китайский краб оказывает влияние на рыболовство. Он забивает ловушки, запутывается в сети и повреждает их, поедает пойманных рыб и креветок (Panning, 1939; Ingle, Andrews, 1976; Ingle, 1986). В дельте рек Сакраменто и Сан Хоакин проводится промысел речного рака *Pacifastacus leniusculus*. Осенью 1998 г., когда большое число взрослых особей мохнаторукого краба мигрировало вниз по течению, они ловились в ловушки для речных раков. Предполагается, что если популяция мохнаторукого краба будет увеличиваться, то краб станет серьезной помехой промыслу речного рака, заполняя ловушки и тем самым сокращая улов (Cohen, Weinstein, 2001).

Большая популяция мохнаторукого краба может, по-видимому, изменить структуру бентосного населения эстуария. Считается, что в зал. Сан-Франциско мохнаторукий краб может оказывать влияние на популяции речных раков *Procambarus clarkii* и *Pacifastacus leniusculus*, имеющих промысловое значение (Halat, 1996; Veldhuizen, Stanish, 1999; Rudnick et al., 2000). Спектры питания мохнаторукого краба и речного рака почти совпадают (Halat, 1996; Rudnick et al., 2000), однако мохнаторукий краб доминирует в конкуренции за пищу и среду обитания (Rudnick et al., 2000), он активнее и агрессивнее, чем речной рак (Halat, 1996). Считается поэтому, что *E. sinensis* может уменьшать численность и темп роста *P. clarkii* и *P. leniusculus* (Halat, 1996).

В Северной Америке трематоды *P. westermani* у мохнаторуких крабов не обнаружены. Но два вида улиток, служащих вторым промежуточным хозяином трематоды в Азии, завезены уже во Флориду, Техас и Аризону (Walter, Culver, 2000).

### **Факторы, влияющие на распространение и численность *Eriocheir sinensis***

На основании анализа условий в местах нативного обитания, а также в новых районах (Европа и Северная Америка), куда китайский краб проник недавно, установлено, что его молодь и взрослые особи предпочитают медленно текущие, теплые и мелкие (глубина до 2 м) воды с растительностью (Panning, 1939; Naahtela, 1963; Нумансон, 1999; Zhao, 1999). Холодные воды рек с быстрым течением неблагоприятны для обитания мохнаторукого краба (Panning, 1939; Нумансон, 1999). Для планктонных стадий благоприятны эстуарные или прибрежные районы (Zhao, 1999). В Азии, Европе и Северной Америке большие популяции мохнаторукого краба обычны для рек длиной больше 300 км (Cohen, 2001).

#### **Соленость**

Для воспроизводства и развития краба требуется солоноватая или соленая вода. Значения солености, необходимые для разных стадий жизненного цикла *E. sinensis*, представлены в табл. 2.

Таблица 2

Значения солености для различных стадий жизненного цикла  
китайского мохнаторукого краба, ‰

Table 2

Values of salinity for various stages of life cycle the Chinese mitten crab, ‰

Стадия жизни	Пределы солености	Оптимальная соленость	Источник данных
Развитие гонад	0–?	–	Hoestland, 1948
	0–?	–	Hymanson, 1999
Спаривание	6–31	–	Peters, Panning, 1933; Peters, 1938
	15–27	–	Hoestland, 1948
	–	10–16	Hymanson, 1999
	5–20	15–17	Zhao, 1999
Прикрепление яиц на плеоподы	–	25–30	Buhk, 1938
	≥17	≥26	Peters, 1938
	20 или меньше	–	Anger, 1991
	≥15	–	Zhao, 1999
Развитие эмбрионов	–	≥18	Peters, 1938
	8–33	–	Panning, 1939
	3–27	15–20	Zhao, 1999
Вылупление		≈23	Buhk, 1938
Развитие личинок	–	16–17	Buhk 1938
	11–30	14–17	Peters, 1938
	≥26	–	Rasmussen, 1987
	8–33	13–26	Anger, 1991
	–	≈15	Zhao, 1999
Зоэа I	10–32	15–25	Anger, 1991
Зоэа I — зоэа II	15–32	25–32	"
Зоэа II — зоэа III	15–32	20–32	"
Зоэа III — зоэа IV	15–42	15–32	"
Зоэа IV — зоэа V	15–32	25–32	"
Зоэа V — мегалопа	20–32	25	"
Мегалопа — ювенил I стадии	10–32	25	"
Последняя стадия мегалопы	0–?	–	Zhao, 1999
Метаморфоз и оседание	0–?	–	Panning, 1939
	10–32	5–32	Anger, 1991

*Развитие гонад.* Гонады мохнаторуких крабов начинают развиваться и, вероятно, могут полностью созревать в пресной воде (Hoestland, 1948; Hymanson, 1999).

*Спаривание* наблюдали в естественных условиях при солености от 5 до 27 ‰, а в лаборатории — при 31 ‰, но предпочтительная соленость для спаривания составляет 10–17 ‰ (Peters, Panning, 1933; Peters, 1938; Hoestland, 1948; Hymanson, 1999; Zhao, 1999).

*Прикрепление яиц.* Нерест — откладывание яиц на волоски плеопод — происходит вскоре после спаривания. В некоторых работах указывается, что для прикрепления яиц на плеоподах требуется соленость 25 или 26 ‰ (Panning, 1939; Hoestland, 1948; Naahetela, 1963; Ingle, 1986; Veldhuizen, Stanish, 1999). Панинг (Panning, 1939) сообщал, что яйца мохнаторукого краба не прикрепляются на плеоподах при низкой солености, утверждая, что цементоподобное вещество, которое прикрепляет яйца к волоскам плеопод, затвердевает только в воде с соленостью 25 ‰. В экспериментах Петерса (1938) при солености 26–32 ‰ большинство яиц остались прикрепленными на плеоподах. Китайские исследователи, по-видимому, основываясь на наблюдениях в природе, указывают, что яйца успешно прикрепляются при солености 15 ‰ (Zhao, 1999). В Калифорнии яйце-

носных самок встречали при солености 6–10 ‰, хотя неизвестно, при какой солености были отложены яйца (Veldhuizen, Stanish, 1999).

**Развитие эмбрионов и вылупление личинок.** Вылупление личинок происходит при оптимальной солености 23 ‰ (Buhk, 1938). Наиболее благоприятная соленость для развития эмбрионов — 15–17 ‰, но вообще успешное развитие возможно при солености 3–27 ‰ (Zhao, 1999). Лабораторные исследования в Европе показали, что самая высокая выживаемость на начальной личиночной стадии наблюдается при солености 15 или 25 ‰ и 25–32 ‰ — для последней личиночной стадии. Если весь личиночный период протекает при постоянной солености, самая высокая выживаемость наблюдается при солености 25–32 ‰. В экспериментах допустимые и оптимальные пределы солености изменялись в зависимости от температуры воды (Anger, 1991).

**Метаморфоз.** Метаморфоз от стадии мегалопы до ювенильного краба может совершаться при солености воды до 32 ‰, с оптимальной соленостью 15–25 ‰ при 15 °С (Anger, 1991). Рост мегалоп при солености 32 ‰, а затем перемещение их в соленость ≤ 20 ‰ были более успешными (высокая выживаемость и быстрое развитие), чем при постоянной солености ≤ 20 ‰ (Anger, 1991). В работах китайских исследователей отмечено, что последняя стадия мегалопы без вреда выносит соленость от 15 до 0 ‰ (Zhao, 1999).

Аnger (Anger, 1991) предложил модель "онтогенетических миграций" во время личиночного развития *E. sinensis*. По этой модели вылупление происходит в эстуарии при солености воды около 20 ‰. Первая стадия зоэа переносится в море поверхностными течениями в районы с более высокой соленостью, где и развивается последняя стадия зоэа. Мегалопы переносятся донными течениями в более распресненные районы. Большие эстуарии с хорошим стоком и развитой "эстуарной циркуляцией", таким образом, обеспечивают благоприятные условия для роста большего числа личинок.

### Температура

Для каждой стадии жизненного цикла мохнаторукого краба необходим определенный температурный режим (табл. 3).

Таблица 3

Значения температуры для различных стадий жизненного цикла  
китайского мохнаторукого краба, °С

Table 3

Values of temperature for various stages of life cycle the Chinese mitten crab, °C

Стадия жизни	Пределы температуры	Оптимальная температура	Источник данных
Воспроизводство	≤18–20	–	Zhao, 1999
Спаривание	–	9–12	Anger, 1991
Откладывание яиц	–	14–15	Zhao, 1999
Развитие эмбрионов	–	15–20	Anger, 1991
Вылупление	–	15–20	Zhao, 1999
Развитие личинок	12–18	15–18 или выше	Anger, 1991; Zhao, 1999
	–	20–25 ≈25	
Рост молодых и взрослых особей	4–32	–	Zhao, 1999; Hymanson, 1999
	–	15–25	
	7–31	24–28	
	7–30	20–30	

Самой южной точкой в Европе, в которой отмечена популяция мохнаторукого краба, является р. Тахо, где летняя температура воды бывает около 18–19 °С,

а в эстуарии — около 24–25 °С (Cabral, Costa, 1999). Молодь краба наблюдалась на юге зал. Сан-Франциско в мелких болотах и пресных устьях, где летняя температура воды 20–31 °С (Halat, 1996; Rudnick et al., 2000). Молодь и взрослые крабы растут в мелких эстуариях и реках, при этом указывается, что характерная для этих районов температура 15–30 °С благоприятна для хорошего роста (Hutmanson, 1999; Zhao, 1999). Большую численность мохнаторуких крабов наблюдали в эстуариях Северного моря, где зимой температура воды обычно бывает 3–6 °С. В Европе зимой разноразмерные крабы двигаются на глубину (Elton, 1936). Петерс и Паннинг (Peters, Panning, 1933) отмечали, что в эстуарии р. Эльба зимой большинство мохнаторуких крабов обнаружено при температуре 4 °С.

По наблюдениям Е.И. Барабанщикова (2002), основная масса японского краба в Приморье в течение всего года держится в средней и нижней части эстуарной зоны реки. Зимой температура здесь бывает около 0 °С. Летом температура в разных реках находится в диапазоне 13–25 °С, максимума она достигает во второй половине июля — второй половине августа — 20–28 °С.

### **Скорость течения**

Реки с быстрыми течениями неблагоприятны для обитания мохнаторукого краба (Naahtela, 1963; Hutmanson, 1999). Течения препятствуют их распространению или задерживают миграции (Cohen, 2001). Считается, что популяция краба широко распространилась в р. Темза в 1988–1992 гг. вследствие медленного течения реки во время засухи (Attrill, Thomas, 1996).

### **Механизмы интродукции**

В качестве механизмов распространения китайского мохнаторукого краба в Европе и Северной Америке называются: распространение личинок течениями, перевозка личинок и молоди в балластных водах и преднамеренная акклиматизация. Планктонные личинки мохнаторукого краба могут выноситься океаническими течениями из зал. Сан-Франциско в Тихий океан и по системе прибрежной циркуляции к устьям рек севернее и южнее от залива (Cohen, Carlton, 1997). Предполагается, что китайский краб может распространиться океаническими течениями вдоль побережий и в Западной Европе (Vincent, 1996).

Транспортировка различных гидробионтов в балластных водах и их последующий выпуск в новые воды — хорошо известное и обычное явление. Балластные воды является причиной интродукции мохнаторукого краба в Германию, Англию, дельту р. Миссисипи (Peters, Panning, 1933; Panning, 1939; Nepszy, Leach, 1973; Ingle, 1986). Это один из наиболее вероятных способов интродукции мохнаторукого краба и в эстуарий Сан-Франциско. Корабли, отходящие от портов западного побережья, могут перевозить мохнаторукого краба от эстуария Сан-Франциско в новые районы (Cohen, Carlton, 1997).

Расширению ареала *E. sinensis* также содействуют обычные перевозки. Он был найден в пассажирских багажах в международных аэропортах в Сиэтле, Сан-Франциско и Лос-Анджелесе. Там он импортируется живым на рынки Лос-Анджелеса и Сан-Франциско и в Нью-Йорк (Cohen, Carlton, 1997). Подобные случаи для японского краба неизвестны, хотя, как уже отмечалось выше, он был обнаружен в Северной Америке (Cohen, Weinstein, 2001).

### **Литература**

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

**Барабанщиков Е.И.** Биологическая характеристика планктонных личинок японского мохнаторукого краба (*Eriocheir japonicus* De Naan) в эстуарно-прибрежных сис-

темах Приморья // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских систем: Тез. докл. Междунар. конф. — Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. — С. 20–22.

**Барабанщиков Е.И.** Японский мохнаторукий краб (*Eriocheir japonicus* De Haan) эстуарно-прибрежных систем Приморского края // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 131. — С. 239–259.

**Виноградов Л.Г.** Определитель креветок, раков и крабов Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 33. — С. 179–358.

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

**Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий** / Под ред. С.Я.Цалолихина. Т. 2: Ракообразные. — СПб., 1995. — С. 550–551.

**Adema J.P.H.M.** De krabben van Nederland en Belgie (Crustacea, Decapoda, Brachyura). — Leiden: Nat. Natuurhist. Mus., 1991. — 244 p. (In French.)

**Andrews M.J., Aston K.F.A., Rickard D.G., Steel J.E.C.** The macrofauna of the Thames Estuary // J. the Lond. Naturalist. — 1982. — Vol. 61. — P. 30–61.

**Anger K.** Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae) // J. Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1991. — Vol. 72. — P. 103–110.

**Attrill M.J., Thomas R.M.** Long-term distribution patterns of mobile estuarine invertebrates (Ctenophora, Cnidaria, Crustacea: Decapoda) in relation to hydrological parameters // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1996. — Vol. 143. — P. 25–36.

**Brown R.** Mitten crabs: IEP Newsletter. — 1998. — Vol. 11, № 4. — 4 p.

**Buhk F.** On the reproductive biology of the mitten crab // Woschenschrift fur Aquarien-und Terrarienkunde. — 1938. — Vol. 35, № 49. — P. 776–780 (in German).

**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 (in Chinese).

**Clark P.F., Rainbow P.S., Robbins R.S. et al.** The alien Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura), in the Thames catchment // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 1998. — Vol. 78. — P. 1–6.

**Cohen A.N.** Chinese mitten crabs in North America // Aquatic Nuisance Species Digest. — 1995. — Vol. 1, № 2. — P. 20–21.

**Cohen A.N.** An introduction to the San Francisco Estuary (3rd Edition). — Save the Bay, Oakland CA; San-Francisco Estuary Project, Oakland, CA; and San-Francisco Estuary Institute, Richmond, CA, 2001. — 40 p.

**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.

**Du N.** On the invasion of the Chinese mitten-handed crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Brachyura) // Acta Museum Historiae Naturae Sinica. — 1998. — Vol. 16. — P. 46–47.

**Elton C.S.** A new invader // J. Anim. Ecol. — 1936. — Vol. 5. — P. 188–192.

**Gollasch S.** *Eriocheir sinensis*: Baltic Research Network on Ecology of Marine Invasions and Introductions / S.Olenin, D.Daunys (eds.), 1997. — 3 p.

**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.

**Grabda E.** The crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 in Poland // Przegląd Zoologiczny. — 1973. — Vol. 17, № 1. — P. 46–49.

**Gruszka P.** The River Odra Estuary as a gateway for alien species immigration to the Baltic Sea Basin // Acta hydrochim. hydrobiol. — 1999. — Vol. 27, № 5. — P. 374–382.



- 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 Bulletin of Zoology. — 1997. — Vol. 45, № 2. — P. 445–476.
- Haahtela 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.
- 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.
- Hieb K.** Chinese mitten crabs in the delta // IEP Newsletter. — 1997. — Vol. 10, № 1. — P. 14–15.
- Hoestland H.** Investigations into the of *Eriocheir sinensis* in France (Crustacea: Brachyura) // Ann. Inst. Oceanogr. — 1948. — Vol. 24, № 1. — P. 1–116.
- Hoestland H.** The current distribution of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in France // Bull. Franc. Piscicult. — 1959. — Vol. 194. — P. 5–14.
- Holmes A., Osmondson J.** The second annual IEP monitoring survey of the Chinese mitten crab in the Sacramento-San Joaquin Delta and Suisun Marsh // IEP Newsletter. — 1998. — Vol. 12, № 1. — P. 24–27.
- Horwarth J.L.** Injurious wildlife: mitten crabs. Proposed rule. Federal Register. — 1988. — Vol. 53, № 219. — P. 45784–45787.
- Hymanson Z.** The Chinese mitten crab in its native range. Presentation at a mitten crab Project Work Team (Interagency Ecological Program) meeting, Stockton, CA, July, 1. — 1999.
- Hymanson Z., Wang J., Sasaki T.** Lessons from the of the Chinese mitten crab // IEP Newsletter. — 1999. — Vol. 12, № 3. — P. 25–32.
- Ingle R.W.** British crabs. — Oxford: University Press, 1980.
- Ingle R.W.** The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards — a contentious immigrant // The Lond. Naturalist. — 1986. — Vol. 65. — P. 101–105.
- Ingle R.W., Andrews M.J.** Chinese mitten crab reappears in Britain: Nature. — 1976. — Vol. 263. — 638 p.
- 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. of Crustacean biology. — 2002. — Vol. 22, № 2. — P. 411–415.
- 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.** Settlement and upstream migration of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) // Ecology and Civil Engineering. — 1998. — Vol. 1. — P. 21–31.
- Kobayashi S.** Dimorphism in adult male Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Crustacean Research. — 1999. — Vol. 28. — P. 24–36.
- Kobayashi S.** Fecundity of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Benthos Research. — 2001. — Vol. 1. — P. 1–7.
- 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.** Occurrence pattern and behavior of the Japanese mit-ten crab De Haan in the marine environment // Benthos Research. — 1994. — Vol. 46. — P. 49–58.
- Kobayashi S., Matsuura S.** Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in its marine phase // Benthos Research. — 1995. — Vol. 49. — P. 15–28.
- Leppdkoski E.J.** Introduced species — resource or threat in brackish-water seas? Examples from the Baltic and the Black Sea // Mar. Poll. Bull. — 1991. — Vol. 23. — P. 219–223.
- Liang X., Yen S., Cheng T., Kou T.** The larval development of *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards // Acta Zoologica Sinica. — 1974. — Vol. 20. — P. 61–75.
- McLaughlin P.A.** Comparative morphology of crustacean appendages // The biology of Crustacea. Vol. 2: Embryology, Morphology and Genetics / L.G.Aberle (ed.). — Orlando, FL: Academic Press, 1982. — P. 197–256.

- 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 (in French).
- Miyake S.** Japanese Crustacean Decapods and Stomatopods in Color. Vol. 2: Brachyura (Crabs). — Tokyo: Hoikusha, 1983. — 174 p. (In Japanese.)
- 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.
- Nepszy S.J., Leach J.H.** First records of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Brachyura) from North America // J. Fish. Res. Board of Canada. — 1973. — Vol. 30, № 12. — P. 1909–1910.
- Panning A.** Systematic notes on *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. Hamb. — 1938. — Vol. 47. — P. 105–111 (in German).
- Panning A.** The Chinese mitten crab // Annual Report Smithsonian Institution, 1939. — P. 361–375.
- Peters N.** The reproductive biology of (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) // Mitteilungen Hamburgischen Zool. Mus. Inst. — 1938. — Vol. 47. — P. 1–31 (in German).
- Peters N., Panning A.** Die Chinesische wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in Deutschland // Zoologischer Anzeiger Supplement. — 1933. — Vol. 104. — P. 1–180 (in German).
- Petit G.** The Chinese mitten crab arrives in the Mediterranean // Vie Milieu. — 1960. — Vol. 11, № 1. — P. 133–136 (in French).
- Petit G., Mizoule R.** In twelve years the Chinese crab in the Languedoc lagoons // Vie Milieu. — 1974. — Vol. 23, № 1C. — P. 181–186 (in French).
- Rasmussen E.** Status of the (*Eriocheir sinensis*) outbreaks and occurrence in Denmark // Flora or Fauna. — 1987. — Vol. 93, № 3. — P. 51–58 (in Danish).
- 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. — Berkeley, CA: University of California Water Resources Center, 2000. — № 206. — 74 p.
- Schaferna K.** About the Chinese mitten crab // Ryb. vest. — 1935. — Vol. 15, № 8. — P. 117–121.
- Staczykowska A.** Invertebrates of the Polish waters. — Warszawa: Wyd. Szk. i Ped., 1986. — 317 p.
- Shu S.** Growth pattern of yearling crabs in a lake bay // Liang Y., Liu H. Resources, environment and fishery Ecological management of Macrophytic Lakes. — Beijing: Science Press, 1995. — P. 254–258 (in Chinese).
- Sun J.** The lifetime of *Eriocheir sinensis* and its application to aquaculture // Aquaculture. — 1998. — Vol. 2. — P. 28–29.
- Tan Q.K.** The ecological study on the anadromous crab *Eriocheir sinensis* going upstream. Tung wu hsueh tsa chih // Chinese J. of Zool. — 1984. — Vol. 6. — P. 19–22 (in Chinese).
- Thiel H.** The general nutritional basis for the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards) in Germany, specifically within its entire immigration range // Mitt. aus dem Hamb. Zool. Mus. & Inst. in Hamburg. — 1938. — Vol. 47. — P. 50–64 (in German).
- Veldhuizen T.C.** First annual IEP monitoring survey of the Chinese mitten crab in the delta and Suisun Marsh // IEP Newsletter. — 1997. — Vol. 10, № 4. — P. 21–22.
- 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. — 1998a. — Vol. 59, № 3. — P. 19–21.
- Veldhuizen T.C., Hieb K.A.** Status and potential impacts of the Chinese mitten crab in San Francisco Estuary: Eighth International Zebra Mussel and Aquatic Nuisance Species Conference. — Sacramento, California, 1998b. — 23 p.
- Veldhuizen T.C., Hieb K.A.** What is new on the mitten crab front?: IEP Newsletter. — 1998c. — Vol. 11, № 3. — 43 p.
- Veldhuizen T.C., Stanish S.** Overview of the life history, distribution, abundance and impacts of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. — California department of water resources, 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 (in French).
- Wall C., Limbert M.** A Yorkshire record of the Chinese mitten crab // Naturalist. — 1983. — Vol. 108. — P. 147.
- Walter M., Culver C.** The Chinese mitten crab as potential host for human parasitic lung flukes in the San Francisco Bay Estuary // IEP Newsletter. — 2000. — Vol. 13, № 3. — P. 12–13.
- Wang D.** An experiment of culturing the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, in lake net-enclosure // Freshwater Fish. — 1992. — № 2. — P. 36–38 (in Chinese).
- Wolff W.J., Sandee J.J.** Distribution and ecology of the Decapoda Reptantia of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt // Neth. J. Sea Res. — 1971. — Vol. 5. — P. 197–226.
- Xu X.** On culture of *Eriocheir sinensis* juveniles in lakes // J. Aquaculture. — 1989. — № 3. — P. 6–7 (in Chinese).
- Xu B., Li A.** New techniques for rearing Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*. — Beijing, 1996 (in Chinese).
- Zhang T., Li Z.** Ecological observations on moulting 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. of Freshwater Ecology. — 2001. — Vol. 14, № 4. — P. 633–640.
- Zhao N.** Presentation at a mitten crab project work team (Interagency Ecological Program) meeting at the San Francisco Estuary Institute. — Richmond, CA, 1999.
- Zmudrinski L.** Decapods of the Baltic Sea // Prz. Zool. — 1961. — Vol. 5, № 4. — P. 352–360.

*Поступила в редакцию 10.06.03 г.*