



А. В. Алехнович

РЕЧНЫЕ РАКИ БЕЛАРУСИ

**В СОВРЕМЕННЫХ
УСЛОВИЯХ**

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ,
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ,
ПРОДУКЦИОННО-ПРОМЫСЛОВЫЙ
ПОТЕНЦИАЛ**



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Научно-практический центр по биоресурсам

А. В. Алехнович

РЕЧНЫЕ РАКИ БЕЛАРУСИ

В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ,
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ,
ПРОДУКЦИОННО-ПРОМЫСЛОВЫЙ
ПОТЕНЦИАЛ

Минск
«Беларуская навука»
2016

Алехнович, А. В. Речные раки Беларуси в современных условиях: распространение, динамика численности, продукционно-промысловый потенциал / А. В. Алехнович. – Минск : Беларуская навука, 2016. – 303 с. – ISBN 978-985-08-1969-7.

В книге обобщены современные знания по речным ракам Беларуси, представленным двумя аборигенными видами – длиннопалым и широкопалым раками и одним чужеродным – полосатым раком. Проанализировано современное распространение раков, отмечается продолжающееся уменьшение численности краснокнижного вида – широкопалого рака и широкое распространение длиннопалого рака в водоемах Беларуси. Констатируется быстрая колонизация водоемов чужеродным инвазивным видом – полосатым раком. Изучен рост, оценены репродуктивные параметры аборигенных видов. Определена продукция и общая смертность особей половозрелой части популяций длиннопалого рака. Проанализированы пути и способы охраны и увеличения численности раков.

Предназначена для специалистов природоохранных организаций, гидробиологов, лиц, занимающихся промыслом и рациональным использованием речных раков.

Табл. 48. Ил. 51. Библиогр.: 421 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биологических наук В. М. Байчоров,
доктор биологических наук В. Ф. Кулеш

ПРЕДИСЛОВИЕ

Беларусь располагает огромным количеством озер и рек, в большинстве которых речные раки могут создавать многочисленные популяции. Пресноводных десятиногих раков Беларуси мы называем речными, поскольку в русскоязычной литературе сложилось устойчивое представление, что термином «пресноводные раки» обозначаются все ракообразные пресных вод: не только наиболее крупные беспозвоночные – десятиногие раки, но и мелкие планктонные ветвистоусые и веслоногие рачки (дафнии, циклопы). В английскоязычной научной литературе пресноводные десятиногие раки однозначно определяются как пресноводные раки – freshwater crayfish.

Раки относятся к деликатесным продуктам питания, благодаря чему всегда являлись объектами промысла. В благоприятных условиях обитания раки могут давать значительный прирост товарной продукции, имеющей высокую розничную цену, и их следует рассматривать как дорогостоящий восполняемый природный ресурс. Однако из-за рачьей чумы и хозяйственной деятельности человека по изменению местообитаний численность раков, равно как и объемы промысла, сильно уменьшилась.

В пресноводных сообществах раки являются самыми большими по размерам видами и играют в них огромную экологическую роль. Они всеядные животные, потребляющие водоросли, высшие водные растения, детрит, беспозвоночных, рыб (Momot, 1995; Алехнович, 2009). Их влияние (прямое и опосредованное) сказывается через пищевые цепи, затрагивающие несколько трофических уровней и нетрофическое взаимодействие (биобеспокойство) (Nyström, Brönmark, Graneli, 1996; Dorn, Wojdak, 2004; Crehuet et al., 2007). В водоемах раки не только хищники, но и жертвы большого числа хищных позвоночных животных (Hogger, 1988). В водных экосистемах при наличии раков плотность макрофитов и беспозвоночных жертв значительно уменьшается. Всеядные раки увеличивают архитектуру пищевых сетей, усложняя линейную структуру связей «пища – потребитель», и оказывают сильное влияние на структуру сообществ (Dorn, Wojdak, 2004). Раки часто являются значительным компонентом биомассы беспозвоночных в озерах и реках (Momot, 1995; Rabeni, Gossett, McClendon, 1995; Guan, 2000; Алехнович, Кулеш, 2008). Годовая продукция раков в водоеме равна или даже больше годовой продукции всех остальных беспозвоночных экосистемы (Rabeni, Gossett, McClendon, 1995).

Значительно и физическое воздействие раков на окружающую среду (биоинженерия) – строительство нор, резкое снижение обилия макрофитов.

Большие размеры особей, высокая плотность популяций, длительная продолжительность жизни дают основание считать раков ключевыми видами и важными компонентами водных экосистем (Nyström et al., 2006).

Среди беспозвоночных пресных вод наиболее ценными видами являются речные раки. Их значимость подтверждается с экономических и экологических позиций, а также с точки зрения охраны биологического разнообразия.

Сочетание большой стоимости и пищевой привлекательности раков приводит к тому, что раки становятся наиболее желаемым для эксплуатации ресурсом, и одновременно с этим резкое снижение численности требует разработки мероприятий по их охране и рациональному использованию.

В проблеме сохранения и устойчивого использования раков есть несколько аспектов: 1) охрана редких и находящихся под угрозой исчезновения видов; 2) организация рационального использования промысловых видов раков; 3) борьба с чужеродными, интродуцированными видами речных раков.

Выполняемая работа постоянно оценивается с двух позиций: эффективное использование речных раков, с одной стороны, увеличение численности как ценных промысловых, так и редких видов раков – с другой. В последние годы к этим основным проблемам добавилась еще одна – борьба с инвазивным полосатым раком.

На сегодняшний момент наших знаний о речных раках Беларуси, несмотря на их высокое промысловое, экологическое значение и важность как охраняемых видов, недостаточно. В Беларуси не уделялось должного внимания изучению речных раков. Только благодаря работам Ариадны Львовны Штейнфельд (Штейнфельд, 1954; 1957; 1963; Штейнфельд, Захаренков, Соболев, 1968) мы располагаем некоторыми сведениями о распространении и биологии речных раков. Экология раков Белорусского Поозерья рассматривается в работе (Бонадысенко, Козловская, Портнова, 1970). Вот почти все источники о речных раках водоемов Беларуси, имеющиеся до 1970–1980-х годов. Проводимые в то время работы по изучению гидробионтов в Отделе зоологии и паразитологии, а впоследствии в Институте зоологии АН БССР были посвящены оценке функциональной роли водных беспозвоночных в круговороте вещества и потоке энергии в экосистемах. Десятиногие раки в данных работах рассматривались как модельные виды в многочисленных экспериментах (Роцин, 1980; Хмелева, Голубев, 1984; Хмелева, 1988 и др.). В 1990-е годы в Институте зоологии начинаются полевые исследования популяций раков. В начале XXI в. изучение речных раков приобретает достаточно систематический характер. Результаты этих работ изложены в данной книге.

В работе обобщены данные, собранные автором в течение выполнения ряда научно-исследовательских заданий: научно-исследовательская тема «Составить кадастр по речным ракам и дать экспертную оценку состояния их популяций в водоемах Беларуси» (1995–1996 гг.); Б97-419 Белорусского респуб-

ликанского фонда фундаментальных исследований «Разработать биологические основы разведения речных раков в Беларуси» (1998–2000 гг.); «Определить потенциальную ракопродуктивность длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus* Esch.) на разнотипных водоемах Беларуси» (2004–2005 гг.); «Разработать мероприятия по сохранению и устойчивому использованию речных раков Республики Беларусь» ГНТП «Природные ресурсы и окружающая среда» (2011–2013 гг.); «Разработать и провести мероприятия по сохранению и увеличению численности популяций речных раков Национального парка “Нарочанский” на основе биотехнологии их искусственного разведения» (2011 г.); «Провести инвентаризацию речных раков водоемов Мстиславского и Чаусского районов и выявить места обитания краснокнижных видов млекопитающих в Кричевском, Шкловском районах и подготовить паспорта мест обитания выявленных популяций видов, включенных в Красную книгу Республики Беларусь» (2012 г.); «Провести реинтродукцию широкопалого рака *Astacus astacus* L. в озера Белое и Миличино Глубокского района Витебской области с целью создания новых популяций вида, занесенного в Красную книгу Республики Беларусь» (2012–2013 гг.). В рамках проекта ПРООН – ГЭФ «Интеграция вопросов сохранения биоразнообразия в политику и практику территориального планирования в Беларуси»; Б14АРМ-002 Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований «Оценка продукционных возможностей и ресурсного потенциала длиннопалого рака водоемов Беларуси и Армении» (2014–2016 гг.); «Разработать типовой регламент и освоить эффективные способы лова раков, обеспечить опытно-промысловый объем их вылова» ГНТП «Природные ресурсы и окружающая среда» (2014–2015 гг.); Международного проекта Б15ЛИТ-008 Государственного комитета по науке и технологиям Республики Беларусь «Влияние инвазивных видов раков на аборигенные сообщества макробеспозвоночных и оценку экологического качества воды» (2015–2016 гг.); Международного проекта Б15-Инд-007 Государственного комитета по науке и технологиям Республики Беларусь «Эколого-биохимические подходы в регуляции роста и размножения у жаброногих и десятиногих раков в аспекте их потенциального использования в аквакультуре» (2015–2016 гг.).

В полевых работах и сборе материала автору постоянно помогали сотрудники лаборатории гидробиологии НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам Д. В. Молотков, В. И. Разлуцкий. Активным участником экспедиций был также заведующий сектором мониторинга и кадастра животного мира НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам В. М. Байчоров. Всем им высказываем искреннее признание.

Выражаем огромную благодарность В. Ф. Кулешу, многолетняя совместная работа с которым во многом содействовала появлению данной книги.

Сердечно благодарны заведующему лабораторией гидробиологии В. П. Семенченко за постоянную поддержку данных исследований, обсуждение достижений и ценные критические замечания по рукописи книги.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Поставленные в предисловии задачи по охране, увеличению численности и рациональному использованию раков в первую очередь требуют применения методов количественного учета численности, оценки возрастной структуры, смертности, пополнения популяций раков. Для того чтобы довести ту или иную разрабатываемую проблему до практических рекомендаций по управлению популяциями речных раков, необходимо владеть методами сбора проб и правильно их использовать. Работа с промысловыми видами предполагает прежде всего количественную оценку параметров популяций.

1.1. Лов раков

В ходе исследований были применены два основных способа лова раков: пассивный (с помощью раколовки) и активный (сачком или ручной сбор с использованием легководолазного снаряжения).

В организации и технике добычи раков, конструкции орудий лова в разных странах имеются как сходства, так и различия. Наибольшие отличия отмечаются в характере материала, из которого сделаны орудия лова. Особенности водоема также накладывают определенные ограничения на конструкцию орудий лова.

Способов и орудий лова раков существует много. Тралящие орудия лова (различные виды тралов, драги, волокуши, бредни и т. п.) малоэффективны, поскольку раки предпочитают держаться в местах, которые предоставляют им достаточное количество убежищ – коряги, камни, высшая водная растительность. Естественно, в таких местах уловистость активных орудий лова будет низкой, работать с ними в большинстве случаев невозможно из-за частых зацепов. Тралящие орудия лова часто ведут к травмам попадающих в их створ раков. Среди раков, выловленных тралом, резко возрастает процент особей со свежееотломанными клешнями, что повышает отход при транспортировке и снижает их товарную ценность. Кроме того, использование таких орудий лова наносит большой урон бентосным сообществам. В силу перечисленных причин тралящие орудия лова для промысла раков в Беларуси не применяются и нами не рассматриваются. Для наших условий наиболее приемлемыми и часто употребляемыми орудиями лова являются раколовки разных конструкций.

Как видно из рис. 1.1, существует большое количество типов раколовки. Как правило, они представляют собой устройства, которые можно назвать буч, или мережа (в Полесском регионе страны их называют жаки), с различной конфигурацией: полукруглой, круглой, пирамидальной и т. п. Вход в раколовки оформлен в виде усеченного конуса, что достаточно эффективно предотвращает выход раков из ловушки. В рамках этого общего принципа построения раколовки возможны многообразные модификации, в результате чего одни раколовки требуют частого просмотра, так как раки из них легко уходят, но и легко попадают в ловушку, другие – снижают выход раков, но и попадание в такую ловушку достаточно сложное.

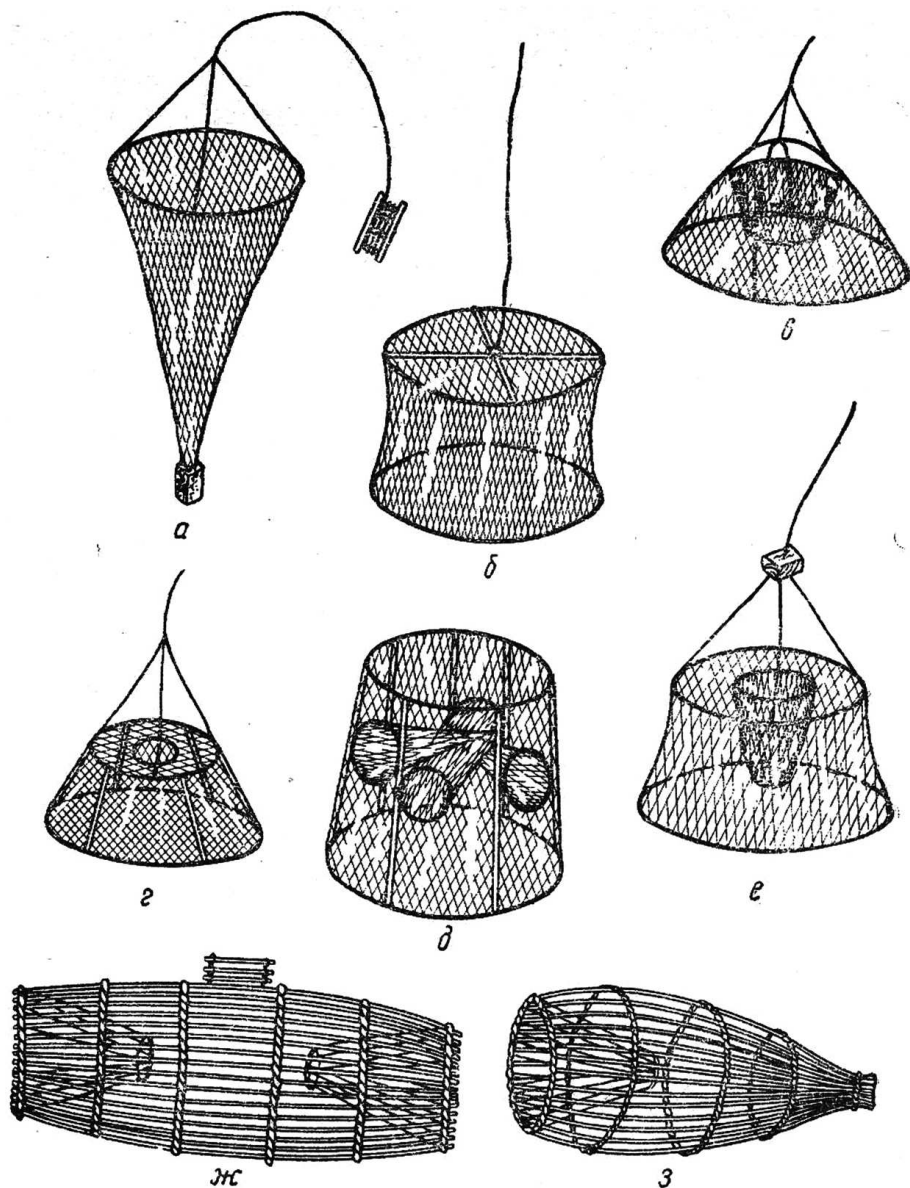


Рис. 1.1. Различные типы раколовки: *а* – круглая сеточка, *б* – раколовка с двумя кругами, *в* – снегиревская, *г* – ингульская закрытая, *д* – раколовка с несколькими устенками, *е* – раколовка на поплавке, *ж* – буч, *з* – верша (Румянцев, 1974)

Основными орудиями лова, которые использовали мы, были раколовки, состоящие из двух бучей и сетной вставки между ними (раколовки I типа). Раколовки (ловушки) имели следующую конструкцию. Они состояли из пяти колец из нержавеющей проволоки диаметром 37 см, обтянутых сеткой. Входы – крайние кольца ловушек – представляли собой усеченные конусы, направленные внутрь и ориентированные друг против друга (рис. 1.2). Диаметр внутреннего отверстия входного конуса – 10 см. Длина (расстояние между крайними кольцами) каждой ловушки составляла 90 см. Сеть в ловушках имела размер ячеи 20 мм. Отдельные ловушки соединялись между собой вставкой из сети высотой 30 см и длиной 2,5 м. Вставка крепилась в вертикальном положении по диаметру входных отверстий. Ловушки устанавливали без приманки в первой половине дня и снимали на следующий день до полудня. Работа ловушек построена на следующем принципе: раки, двигаясь по дну, упрутся в преграду из натянутой вставки и, перемещаясь вправо или влево, попадают в ловушки. Встроенные конусы не препятствуют проникновению раков внутрь ловушки, но узкий внутренний вход эффективно предотвращает их возвращение в водоем. Раколовки связывали последовательно по четыре штуки и при установке закрепляли по краям связки с помощью кольев. Во время экспедиций использовали 36 раколов. Ловушки устанавливались на глу-



Рис. 1.2. Раколовки, используемые для отлова раков (раколовки I типа)

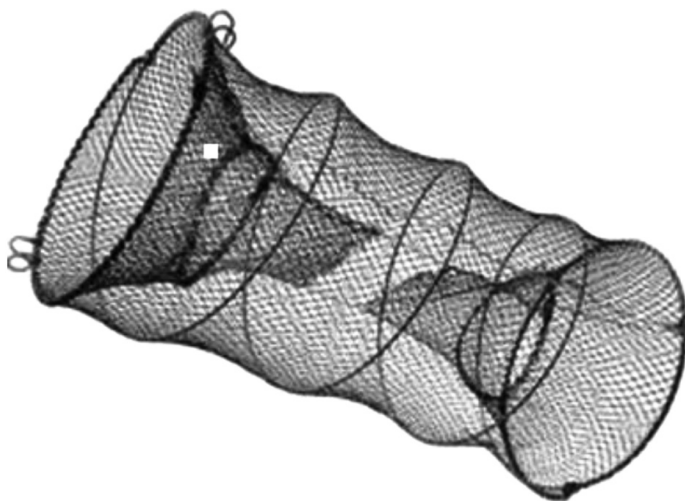


Рис. 1.3. Конструкция раколовки II типа

бине 1,5–4,0 м. Численность раков, пойманных с помощью ловушек, рассчитывали как количество раков на одну ловушку за сутки.

Раколовки данной конструкции не требуют наживки, поскольку раки, двигаясь по дну, натываются на вставку между бучами и, направляясь вдоль сетки в любую из сторон, попадают в буч, где накапливаются (рис. 1.2).

Кроме этого использовали ловушки в виде одиночных бучей (раколовки II типа), но при их установке необходима приманка. Приманку помещают в центр буча и закрепляют с помощью заколки. Можно использовать разные способы прикрепления приманки, главное, чтобы рак не смог снаружи, через сетку, съесть приманку.

Раколовки II типа были устроены в виде цилиндра размером 60 см с двумя боковыми входами. Форму цилиндра в период установки поддерживала пружина из проволоки, выполненной из нержавеющей стали (рис. 1.3).

Нами проведено сравнение уловов раколовками, составленными из двух бучей и сетной вставки между ними (I тип раколовки), которые применялись без приманки, и раколовками в виде отдельного буча (II тип) с приманкой. В первом случае раки попадают в ловушки в результате конструктивных особенностей раколовки, позволяющих направлять движущихся раков в корзины-бучи. В случае использования раколовки II типа раки попадают в ловушку, привлеченные пищевой наживкой внутри нее.

В летние месяцы лов раков осуществлялся активным способом с использованием маски и трубки для дыхания. При этом раков медленно плыл над литоралью и внимательно просматривал дно на глубинах 1–3 м. Раков из нор можно вытаскивать руками в перчатках или собирать со дна. В это же время лов раков можно проводить с использованием современного подводного снаряжения – акваланга и другой сопутствующей экипировки. Аквалангисты, как и раколовы, которые использовали только маску и трубку, имели сетчатый мешок, в который помещались отловленные раки и по мере его наполнения поднимались на поверхность, раков выгружали в сопровождающую лодку.

1.2. Определение численности раков

При организации промысла раков прежде всего необходимо располагать сведениями по численности раков. Без данных о численности как одного из основных параметров популяции нельзя решать вопросы, связанные с организацией рационального стабильного промысла, невозможно выяснить характер и особенности динамики отдельных популяций.

Перед тем как начать оценивать численность, необходимо установить распространение раков в водоеме. Следует выяснить, в каких биотопах встречаются раки. Далее выделить районы, где уловы раков на одно усилие примерно одинаковы, и на этой основе наметить места для проведения работ по оценке численности.

Под уловом на одно усилие следует понимать количество раков, пойманных за одни сутки одной раколовкой.

Оценку общей численности проводят следующим образом: определяют численность особей на единицу площади в конкретных биотопах и далее, зная площадь, которую занимает каждый биотоп, выходят на численность популяции.

Казалось бы, популяции речных раков имеют четко ограниченные места обитания, которые совпадают с границами водоема. Однако определение границ распространения раков внутри водоема является сложной задачей. В водоеме раки распределяются неравномерно, предпочитая одни места и избегая других. Их численность зависит от наличия подходящих условий обитания.

В зависимости от особенностей мест обитания раков, сезона года, физиологического состояния раков их распределение в водоеме будет изменяться, что необходимо учитывать при оценке их численности в водоеме.

Раки не только проводят время в укрытиях, но и перемещаются в поисках пищи. Поиск пищи у них, как у сумеречных животных, осуществляется в ночное время суток. Места, где раки находят пищу, также следует учитывать при определении плотности. Обычно в ночное время суток раки мигрируют на мелководья, где нет четко представленных укрытий, но есть пищевые объекты, а с наступлением дня возвращаются в свои убежища или норы. Таким образом, часть водоема, в котором речные раки копают свои норы, находят укрытия и пищу, называется «полезной для рака площадью» (Цукерзис, 1989, с. 67). Все расчеты плотности популяции раков следует относить именно к этой части водоема. Как правило, полезная для раков площадь водоема простирается до глубин 5–7 м. Ниже этих глубин исчезает погруженная водная растительность, донные осадки в большинстве случаев состоят из сапропелей и/или илов. В летний период на глубине 7–15 м в стратифицированных водоемах отмечается термоклин и понижение температуры, равно как и содержания кислорода. Все эти изменения делают глубины больше 5–7 м малопривлекательными для обитания раков, и они избегают их в летний период. В осенний период при перемешивании водных слоев раки могут встречаться и на глубинах больше 10 м. В мелководных водоемах

раки распространяются по всей акватории водоема, особенно, если находят в достаточном количестве укрытия. В местах, где донные осадки представлены сапропелями или жидкими илами, их, как правило, не бывает. Однако если жидкие донные осадки зарастают погруженной высшей водной растительностью, длиннопалый рак прекрасно приспособливается к существованию в такой среде. Так, в оз. Олтуш погруженные водные растения занимают не менее 90% всего дна, при этом раки встречаются по всей площади озера, и это несмотря на то, что донные грунты озера представлены сапропелями, в которых невозможно строить норы.

Таким образом, следует учитывать, что в водоеме раки не распределены равномерно. В первую очередь они встречаются в местах, где есть укрытия или удобные для строительства нор грунты. Для оценки плотности популяции вначале следует определить распространение раков по биотопам водоема и дальше работать уже в районах встречаемости раков.

1.2.1. Последовательность действий по оценке распределения раков

Алгоритм оценки распространения раков следующий.

1. Выделяются однотипные местообитания раков, которыми могут быть: а) места с резким свалом глубин; б) мелководные заливы; в) места обильного произрастания погруженной водной растительности; г) сильно захламленные места; д) литораль с примерно схожими характеристиками произрастающей надводной и погруженной высшей водной растительности.

Площадь однотипных биотопов оценивается общепринятыми методами: площадь биотопа определяется инструментально либо оценивается доля данного биотопа в общей площади водоема.

2. В каждом из выделенных биотопов проводятся работы по установке раколовков и оценке средних уловов раков на одну ловушку в сутки.

3. Биотопы, которые характеризуются схожими значениями уловов на одну ловушку, объединяются, и определяется общая площадь таких мест обитания раков.

4. Для биотопов с одинаковыми уловами раков на одно усилие (ловушку) проводятся работы по оценке численности путем мечения особей и повторного их отлова. Использование метода будет рассмотрено ниже.

5. В биотопах с одинаковыми уловами раков на одну ловушку выделяются контрольные площадки, и определяется плотность раков на контрольных площадках. Плотность раков облавливаемой части популяции определяется делением всего количества раков на облавливаемую раколовками площадь.

Полученные данные по численности раков на 1 м² на контрольных площадках перемножаются на площадь биотопов, для которых они были определены. Путем сложения численности раков в отдельных биотопах определяется общая численность раков в водоеме.

1.2.2. Выделение однотипных биотопов

Как правило, биотопы выделяются без особого труда. Морфологический облик береговой местности много говорит и о характере изменения глубин в водоеме: крутые береговые склоны указывают на то, что в водоеме будет наблюдаться резкий свал глубин; пологий берег, иногда и заболоченный, подсказывает, что и в водоеме имеется мелководная литораль. Оценить за-растаемость водоема подводной и надводной растительностью можно, проплыв на лодке вдоль берега. Несколько сложнее определить характер донных отложений. В летний период их можно установить, проплыв с маской и трубкой в намеченных для исследования местах. С лодки можно тестировать донные отложения, используя длинный шест, который время от времени следует втыкать в дно. В мягких илистых грунтах шест втыкается без усилий.

В однотипных условиях обитания плотность раков будет схожей, и полученные данные по их количеству на контрольных площадках можно распространять на всю площадь, которая характеризуется одинаковыми условиями с выделенными местами определения численности.

1.2.3. Установка раколовок

Процедура стандартная и определяется конструктивными особенностями раколовки.

Отметим, что конструктивные особенности раколовки существенно влияют на размерно-половой состав отлавливаемых особей. Наличие приманки в раколовке ведет к конкуренции за пищу и доминированию крупных особей в уловах. Если учесть, что половозрелые самцы растут несколько быстрее самок, то легко предположить, что в большинстве случаев в уловах будут доминировать самцы. Но в отдельных случаях, например в период линек, которые наступают в разное время у самцов и самок, линяющие особи будут очень редко встречаться в уловах и, соответственно, изменять соотношение полов в уловах.

Для оценки численности раков мы использовали и рекомендуем применять раколовки, не требующие приманки (раколовки I типа). Хотя необходимо отметить, что для учета численности раков можно использовать ловушки любой конструкции. Общим условием является только наличие достаточно большого их количества, необходимого для равномерного охвата обследуемой контрольной территории.

В определенном для обследования биотопе раколовки устанавливаются компактной группой на равном удалении друг от друга. Рекомендуемое расстояние между раколовками – 10–20 м.

Раколовки следует устанавливать в течение текущего дня и снимать не раньше утра следующих суток.

1.2.4. Оценка полезной для раков площади водоема

Полезная для раков площадь определяется эмпирически путем установки раколовок в различных местах и на разных глубинах водоема.

Все последующие работы ведутся в границах полезной для раков площади водоема.

1.2.5. Определение общей численности раков в водоеме

Определение общей численности раков в водоеме осуществляется путем оценки плотности раков на контрольных площадках. Далее, учитывая площадь однотипных биотопов, на которых плотность раков примерно равна, оценивается их численность путем перемножения плотности на площадь. В результате суммирования численности раков на однотипных биотопах определяется общая численность раков в водоеме.

1.2.6. Определение плотности

В настоящее время в отношении речных раков наиболее часто используется метод, основанный на одном общем подходе: численность определяется методом мечения и повторного отлова «mark-recapture experiments».

Метод мечения и повторного отлова насчитывает множество модификаций (Коли, 1979, с. 214–263). Все эксперименты по мечению и повторному отлову проводятся в основном в одном и том же порядке. Отлавливается некоторое количество животных, составляющих выборку, их метят и затем снова выпускают в естественную среду обитания с тем, чтобы характеристики этой опознаваемой выборки могли быть в дальнейшем использованы для оценки свойств популяции в целом. Оцениваемые свойства при этом могут включать скорость передвижения, рост особей, интенсивность добычи и т. п. В отношении популяций речных раков основной задачей метода мечения и повторного отлова является оценка численности популяции.

В основе метода мечения и повторного отлова лежит предположение, что меченое животное имеет такую же вероятность быть отловленным, как и немеченое. Метки могут быть либо индивидуальными (кодово-номерными), либо унифицированными для группы животных в целом. Важными особенностями как самой метки, так и всей процедуры мечения в целом являются следующие:

процедура мечения должна быть относительно проста и не оказывать отрицательного влияния на все процессы жизнедеятельности меченого организма;

метки должны быть относительно долговечными и не теряться во время эксперимента;

все метки должны легко определяться и читаться;

сами метки не должны изменять поведение животных и повышать вероятность быть обнаруженными хищниками;

наличие метки не должно оказывать влияния на вероятность отлова данной особи. Все меченые особи отлавливаются с равной вероятностью с немечеными особями;

смертность меченых и немеченых раков одинакова;

меченые раки случайным образом распределяются среди немеченых.

Равная вероятность повторного отлова меченых и немеченых особей считается основным требованием в экспериментах по оценке численности особей.

Наиболее известным и широко распространенным из данной группы методов является метод Петерсена, который в отношении речных раков был модифицирован Я. М. Цукерзисом (Цукерзис, 1989, с. 68–73). Он заключается в следующем. Отлавливается выборка животных численностью M , каждое животное метится и выпускается обратно. Спустя некоторое время в тех же местах отлавливается новая выборка животных объемом n , и среди них отмечается количество ранее меченных m . Тогда общее число раков N , заселяющих контрольную площадку, определяется с помощью следующей пропорции:

$$N/M = n/m, \quad (1.1)$$

откуда

$$N = M n/m, \quad (1.2)$$

где N – общее количество раков на исследованном участке; M – количество всех меченых раков; n – количество всех вновь пойманных раков; m – количество вновь пойманных меченых раков.

Для того чтобы исключить варианты, когда мы не можем использовать результаты каких-либо уловов из-за того, что один из множителей равен 0, а также для получения более точного, несмещенного, результата (Коли, 1979; Skurdal, Qvenild, Taugbol, 1992), все входящие в уравнение величины увеличиваются на единицу, и уравнение принимает вид:

$$N = (M + 1) (n + 1) / (m + 1). \quad (1.3)$$

Обозначения, как и для уравнения (1.2).

Уравнение (1.3) дает более точное определение количества раков по сравнению с расчетами по уравнению (1.2).

Метод оценки численности можно и дальше модифицировать. В частности, численность облавливаемой части популяции длиннопалого рака турецкого озера Инджирдир определялась по уравнению (Bolat et al., 2011)

$$N = [(M + 1) (n + 1) / (m + 1)] - 1. \quad (1.4)$$

Обозначения прежние.

Оценка дисперсии рассчитанной численности от средних значений проводится следующим образом:

$$\text{var}(N) = [(M + 1)(n + 1)(M - m)(n - m)] / (m + 1)^2 (m + 2), \quad (1.5)$$

где $\text{var}(N)$ – среднее квадратичное отклонение. Остальные обозначения прежние.

Отсюда стандартное отклонение будет равно $[\text{var}(N)]^{0.5}$, и 95%-ный уровень значимости оцениваемой численности N можно определить как

$$N \pm 1,96 [\text{var}(N)]^{0.5}. \quad (1.6)$$

Нами предлагается в качестве меток делать небольшие срезы краевых частей хитиновых покровов раков. Так, раков после отбора из раколовки метили, делая небольшой срез ножницами края одной из плавательных пластин (уропод) хвостовой части тела, правого или левого скафоцерита. У рака имеется четыре плавательные пластины и два скафоцерита. В совокупности это позволяет сделать не менее 10 вариантов различных меток, чего вполне достаточно для оценки распространения и учета численности раков в разных местах одного и того же озера. После мечения раков выпускали на месте вылова и по истечении трех суток (время, необходимое для равномерного распределения особей внутри рассматриваемой территории) проводили серии контрольных обловов.

Срез края уропод или других частей хитинового покрова не единственный способ мечения раков. В Литве метку делали, прижигая электрическим прибором верхнюю часть карапакса раков. В результате прижигания на хитиновых покровах раков остаются темные точки, которые сохраняются даже после линьки (Цукерзис, 1989, с. 71). Нанесенные в определенной последовательности метки могут указать на место и время мечения конкретной особи. Но нам представляется, что использование прибора для выжигания по дереву в качестве аппарата для мечения раков сложно и не всегда возможно. Относительно более производительнее делать ножницами небольшие срезы хитиновых покровов. Такие метки можно и нужно осуществлять в лодке сразу же после поимки раков, а затем выпускать животных обратно в воду. Данные метки также долго сохраняются и легко отмечаются при анализе уловов.

Для оценки численности раков в водоемах Волго-Ахтубинской поймы для мечения раков использовались резиновые кольца, которые надевались на ходильные ноги (Нефедов и др., 1975). Резиновое кольцо прочно удерживалось и сохранялось до линьки раков.

На современном этапе научных исследований раков могут метить микро-чипами и считывать информацию с них, а также обозначать эластичными цветными метками, которые сохраняются на животных и после линьки. Ракам даже вживляют миниатюрные передатчики и отслеживают их перемещение.

Ранее считалось, что временной интервал между первым мечением и повторным отловом должен быть достаточным только для равномерного распределения меченых раков на исследуемой площади. Но в работе (Nowicki et al., 2008), специально проделанной для оценки метода мечения и повторного отлова, рекомендуется время мечения и повторного отлова разделить на два

интервала, между которыми должно быть две недели. Это необходимо для того, чтобы избежать короткого негативного стрессового эффекта от вылова раков во время их первого изъятия. Предполагается, что раки в первые дни после первого отлова избегают раколовки и эта особенность поведения исчезает в течение двух недель. Численность особей следует определять с учетом пола – отдельно для самок и самцов. Принимая во внимание, что соотношение полов в уловах может отличаться от 1:1, предлагается учитывать только численность самцов и затем увеличивать ее в 2 раза для определения численности популяции (Nowicki et al., 2008). Кроме этого, авторы рекомендуют проводить учеты численности в летне-осенний период как минимум в течение трех лет. Оптимальный же план оценки численности включает оценку весной и летом-осенью в течение пяти сезонов (Nowicki et al., 2008).

Однако мы считаем, что временной интервал между мечением и повторным отловом может составлять 3–7 дней. Дальнейшее увеличение временного интервала нецелесообразно. Осуществлять же учеты численности в течение пяти вегетационных сезонов имеет смысл только при проведении каких-то специальных работ.

Соотношение полов в уловах меняется в течение вегетационного периода несинхронно у самцов и самок.

Например, в конце эмбрионального периода и во время появления личинок (май-июнь) активность самок очень низкая. В период линек, которые протекают в разное время у самцов и самок, линяющие особи также будут отсутствовать в уловах. Осенью в период размножения активность самцов намного выше, чем таковая самок. Все эти особенности физиологического состояния раков будут определять и соотношение полов в уловах. Поэтому в каждом конкретном случае мы рекомендуем проводить учет численности раков по доминирующему в уловах полу, а результаты умножать на два, поскольку реальное соотношение полов в популяции близко к 1:1.

Следующей задачей в реализации метода учета численности раков является определение площади, на которой раколовками облавливали раков. Эта проблема легко решается, если мы оцениваем численность раков в небольшом водоеме и можем весь водоем равномерно обставить раколовками. Тогда улов относится ко всей площади водоема и по формуле (1.3) можно определить общую численность раков всего водоема. Но, как правило, весь водоем заставить раколовками не представляется возможным. В таком случае необходимо выделить контрольные площадки, на которых и будет проводиться учет. Для этих целей и осуществлялись предварительные работы по оценке распространения раков в водоеме.

В границах достаточно обособленных территорий (отдельные однородные заливы) раколовки можно разместить равномерно по всей территории залива. В других случаях, например на свале глубин, на достаточно обширной литорали, как уже отмечалось, необходимо расставить раколовки на равном расстоянии друг от друга (10–20 м). Общую площадь, облавливаемую всеми раколовками, установленными компактной группой, измеряют не по крайним

ловушкам, а пропустив их первый ряд. Таким образом учитывается территория, с которой теоретически могут облавливаться раки нашими раколовками.

Выловленных раков метят и выпускают в том же месте, считая, что они не будут уходить за пределы данной территории.

Процедура мечения нами проводилась следующим образом: поднятую ловушку непосредственно в лодке освобождали от раков, их измеряли, определяли пол и сразу же метили, срезая ножницами край хитинового покрова уропод или тельсона. Результаты записывали в журнал. Раков выпускали на том же месте, где они были пойманы. Далее переходили к следующей ловушке, и процедура повторялась.

Срез края правого или левого скафоцерита, а также одной из двух уропод с правой или левой стороны рака дает большое количество комбинаций меток, поэтому параллельно с оценкой численности раков можно решать и другие задачи. Например, для уточнения расстояния и скорости перемещения уловы каждой раколовки метятся индивидуальной меткой и анализируются отдельно. Отмечается наличие меченых раков и с учетом места, где они были помечены и выпущены, оценивается расстояние, которое раки прошли перед тем, как снова попасть в раколовку. Однако необходимо учитывать, что хаотическое перемещение раков и их возвращение назад вносят значительную ошибку в определение индивидуальных перемещений.

Через 3–7 дней раколовки снова устанавливаются в тех же контрольных местах, где проходило мечение раков. В уловах раколовок отмечается общее количество выловленных раков и число меченых, после чего по формуле (1.3) оценивается общее количество раков на данной территории.

1.2.7. Оценка промыслового запаса популяции

Во время проведения работ по мечению целесообразно регистрировать размерные показатели особей, что позволит оценить долю особей, имеющих длину больше промысловой меры. Определив численность раков облавливаемой части популяции и умножив ее на долю промысловой части популяции, мы можем оценить промысловый запас. В Беларуси промысловыми являются особи, имеющие общую длину от острия роострума до конца тельсона $TL \geq 10,5$ см.

Таким образом, для оценки численности раков мы рекомендуем использовать метод мечения и повторного отлова. Общую численность раков необходимо определять по доминирующему в уловах полу с последующим удвоением полученного результата.

1.3. Определение возраста раков

У раков нет регистрирующих возраст структур, и его определение является чрезвычайно сложной задачей. Исследователи ищут и находят связь возраста с концентрацией липофусцина в неврологических тканях, содержанием

витаминов С и Е в тканях, активностью РНК, количеством члеников на антеннах или числом фасеточных глазков, строением гастролитов. Но все эти методы не дают четкой картины. Определяемый возраст с использованием того или иного метода может значительно различаться. Поэтому в обобщающей сводке по росту раков (Reynolds, 2002) отмечено, что выделение возрастных групп на основе вероятностно-статистических методов анализа размерной структуры популяции либо путем прямых экспериментальных работ по выращиванию раков известного возраста следует отнести к одним из основных методов.

Нами для определения возраста было сделано предположение, что общая размерная структура популяции представляет собой совокупность размерно-возрастных классов, каждый из которых характеризуется нормальным распределением, а соответствующая математическая обработка данных позволяет установить границы размерного класса и места перехода от одного размерного класса к другому. По изменениям нормальности рассматриваемой переменной или, другими словами, по оценке количества отрезков кривой, в пределах которых распределение переменной следует за нормальным распределением (в нашем случае рассматривалось распределение размеров особей), можно судить о возможном числе относительно обособленных групп внутри всей переменной. Поскольку при полимодальном нормальном распределении каждый размерный класс характеризуется своим модальным значением длины особей, то кумулятивная кривая на рисунках частотного распределения размеров особей принимает вид ломаной линии, каждый прямой отрезок которой соответствует определенному возрасту. Однако всегда существует вероятность ошибочного выделения возрастных классов при разделении кумуляты на отрезки, поэтому параллельно анализировались и рисунки, на которых ломаная кривая нормальной вероятности представлена в виде отклонений от ожидаемых величин модальных значений признака. Рассматривалось два вида представляемых графически данных: кумулятивная кривая частотного распределения размерных классов и разбросанный график нормальной вероятности модальных значений длины особей. Использование нескольких методов, основанных на общем принципе «вероятностной бумаги», объясняется сложностью и неоднозначностью получаемых результатов. Практически всегда остаются сомнения в правильности расшифровки размерной структуры популяции и выделенных на этой основе возрастных классов. Для большей уверенности кроме использования вероятностно-статистических методов приходится учитывать всю совокупность знаний об особенностях роста раков в условиях, близких к тем, которые могут быть в популяции данного водоема. Опыт исследователя, его знания биологии вида в этом отношении играют не последнюю роль.

Прямые экспериментальные работы по выращиванию молоди длиннопадного рака проводились в садках и прудах в рыбхозах «Волма» Минской обл., «Селец» Брестской обл., рыбопитомнике «Шеметово» НП «Нарочанский».

Личинку раков выращивали в течение первого вегетационного периода (конец мая / начало июня – конец сентября / октябрь).

В небольшом бассейне под открытым небом был поставлен эксперимент по выращиванию длиннопалого рака в течение трех лет (Алехнович, Никифоров, 2013). Самку длиннопалого рака длиной 11,4 см с эмбрионами на последних стадиях развития 26 мая доставили из озера и поместили в искусственный резервуар. Количество эмбрионов на последних стадиях развития было определено по общему для длиннопалых раков Беларуси уравнению зависимости рабочей плодовитости от длины самок (Алехнович, Кулеш, 2004). Количество эмбрионов было близко к 240.

Бассейн использовался в качестве декоративного водоема и содержал водные растения. Водоем имел форму эллипса с площадью водного зеркала 23 м². Максимальная глубина до 1,9 м, средняя – 1,6 м. В резервуаре практически отсутствовала мелководная зона и обильно развивался перифитон. В водоем кроме молоди раков были помещены 10 карасей, 15 уклеек, 6 плотвичек, 2 красноперки, 2 окуня, наличие которых приближало условия роста и развития раков к естественным местообитаниям. По существу искусственный резервуар представлял микрокосм, где сделана попытка смоделировать экосистему озера.

После появления личинок в начале июня кормление раков проводилось 1–2 раза в неделю мелкими кусочками свежей рыбы, для рыбы давался гранулированный рыбий комбикорм. Осенью водоем спускался и все раки подсчитывались и измерялись, после чего бассейн снова наполнялся водой и раки возвращались в водоем. Продолжительность эксперимента составила три вегетационных периода.

1.4. Оценка параметров роста раков

Прирост длины тела за линьку определялся как $TL_1 - TL_0$, где TL_0 и TL_1 – общая длина рака до и после линьки. Увеличение линейных размеров раков за линьку в процентах к первоначальной длине особи определялось как

$$PMI = 100 (TL_1 - TL_0) / TL_0. \quad (1.7)$$

Для описания группового линейного роста раков использовали уравнение Берталанфи. Начальные размеры рачков L_0 в момент их выклева из яиц по сравнению с половозрелыми особями очень малы, поэтому мы сочли возможным пренебречь длиной L_0 и, соответственно, временем t_0 . В случае $L_0 = 0$ и $t_0 = 0$ уравнение Берталанфи будет иметь вид (Мина, Клевезаль, 1976, с. 20):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-kt}), \quad (1.8)$$

где L_t – общая длина рака (см); t – возраст (годы); L_∞ , k – параметры уравнения.

В преобразованном виде в рекуррентной форме уравнение (1.8) принимает линейный вид (Алимов, 1989, с. 60):

$$L_{t+1} = a + b L_t. \quad (1.9)$$

Коэффициенты линейного уравнения a и b оценивали с использованием пакета программ Statistica 6. Далее переходили к определению параметров уравнения Берталанфи, где $b = e^{-k}$ и $-k = \ln b$, $L_{\infty} = a / (1 - e^{-k})$ (Мина, Клевезаль, 1976, с. 20; Алимов, 1989, с. 58–62).

1.5. Оценка плодовитости раков

Сбор проб по определению плодовитости проводили дважды в году – осенью сразу же после откладки самками яиц на плеоподы (E_{ov}) и весной в конце периода эмбрионального развития перед выходом личинок (E_{pl}).

Самок фиксировали 70%-ным спиртом, после чего оценивали репродуктивные параметры. Плодовитость устанавливали путем подсчета всех яиц на плеоподах самки.

В течение эмбрионального развития яйца теряют питательные вещества, которые идут на формирование эмбриона, снижается процент сухого вещества и увеличиваются размеры яиц из-за их обводнения. Поэтому масса, размеры и процент сухого вещества определялись только у свежееотложенных яиц. Во время осенних сборов яйца измеряли и определяли сырую и сухую массу яиц. Яйца и самок высушивали в сушильном шкафу до постоянной массы при температуре 60 °С. Средняя сухая масса одного яйца определялась делением сухой массы всех яиц на их количество.

Во время вынашивания яйца по разным причинам (механические обрывы, гибель от паразитов, хищников и т. д.) теряются, поэтому плодовитость и определялась как в период откладки яиц, так и во время выклева личинок. Зависимость плодовитости (E_{ov} , E_{pl} , число яиц) от длины самки (TL) описывали при помощи уравнений линейной регрессии.

1.6. Определение длительности развития яиц в зависимости от температуры

Длительность эмбрионального развития в зависимости от температуры передается гиперболической кривой. Гипербола имеет асимптоты, к которым она неограниченно приближается на бесконечности. Исходя из особенностей гиперболы, в нашем случае при температуре, стремящейся к биологическому нулю, длительность развития уходит в бесконечность, в то время как скорость развития (величина, обратная длительности) линейно зависит от температуры. Линейную зависимость скорости развития от температуры можно использовать для описания влияния температуры на эмбриональное развитие. Уравнение будет иметь вид:

$$1/D = a + b t, \quad (1.10)$$

где $1/D$ – скорость развития, сут⁻¹; t – температура; a , b – коэффициенты уравнения.

Часто яйценосных самок в течение эмбрионального развития яиц не содержат при константной температуре. Отдельные периоды эмбрионального развития проходят при разных температурах. В таких случаях определялась средняя взвешенная температура, которая учитывала длительность пребывания яиц при той или иной температуре.

Следует учитывать, что линейная зависимость скорости развития нарушается при приближении к пограничным температурам, как высоким, так и низким, поэтому для получения адекватных значений данная зависимость должна анализироваться только в зоне толерантных (оптимальных) температур. Эмбриогенез в зоне толерантных температур характеризуется двумя относительными константами – температурным порогом развития, при котором скорость равна нулю, и суммой градусо-дней, необходимых для прохождения развития.

Температурный порог развития t_0 определяли, приравнивая скорость развития к нулю (уравнение (1.10)), тогда

$$t_0 = -a / b. \quad (1.11)$$

Сумма градусо-дней (S) характеризуется относительным постоянством, но это постоянство не абсолютное. Поэтому определение суммы градусо-дней следует вести не по отдельным экспериментальным определениям длительности и температуры опыта (Винберг, 1968), а по усредненным данным. Показано, что сумма градусо-дней является обратной величиной коэффициента b и ее корректное вычисление следует выполнять по уравнению (Медников, 1977)

$$S = 1 / b. \quad (1.12)$$

1.7. Определение продукции популяции

Данные по расшифрованной размерно-возрастной структуре популяций послужили основой для определения продукции облавливаемой части популяции. Анализировались отдельно гистограммы размерного распределения самцов и самок.

Для каждой годовой возрастной группы определялась величина продукции по формуле (Яблонская, Бекман, Винберг, 1968)

$$P_{t,t+1} = \Delta W_{t,t+1} (N_t + N_{t+1}) / 2, \quad (1.13)$$

где P – продукция раков в возрасте от t до $t+1$ лет; $\Delta W_{t,t+1}$ – средний прирост массы одной особи за время от t до $t+1$ лет; N_t, N_{t+1} – численность раков смежных годовых классов.

Предложенный способ расчета продукции можно использовать, предположив, что смертность и скорость роста особей в течение года остаются постоянными. Для не эксплуатируемых человеком популяций такое предположение будет неверным, поскольку в летнее время года скорость роста особей будет выше, а уровень смертности ниже, чем в зимнее время, т. е. рассматриваемые

параметры будут изменяться непрямолинейно в течение года. Однако мы считаем, что если наложить на естественные в течение года колебания скорости роста и смертности особей сезонные изменения интенсивности промысла, получится достаточно сглаженная прямолинейная зависимость годовых изменений биомассы и численности облавливаемой части популяции.

Количество общей продукции получали путем суммирования количества продукции каждой возрастной группы.

1.8. Оценка смертности промысловой части популяции

Важнейшим параметром эксплуатируемых популяций является оценка их промысловой и естественной смертности. Естественная смертность – результат совместного действия абиотических и биотических факторов среды. Промысловая смертность определяется интенсивностью промысла. Суммарные значения промысловой и естественной смертности дают значение общей смертности. Оценка общей смертности и ее составляющих значений позволяет подойти к определению общего допустимого улова, планировать максимально возможный вылов с одновременным учетом требований по устойчивому использованию возобновляемого природного ресурса.

Величину мгновенной (удельной) общей смертности возрастной группы в уловах за год рассчитывали исходя из убыли численности поколения в последовательно сравниваемых уловах. Смертность определялась для особей возраста трех и более лет по уравнению

$$Z = (\ln N_t - \ln N_{t+n}) / \Delta t, \quad (1.14)$$

где Z – общая мгновенная смертность; N_t – средний улов на одну раколовку в сутки раков возраста t ; N_{t+n} – средний улов раков того же поколения ко времени $t+n$ лет. Временной интервал, для которого определялась смертность, составлял 1–3 года.

Мгновенная общая смертность в высокой степени абстрактная, но удобная для математических преобразований величина, поэтому для большей наглядности получаемых величин была рассчитана выживаемость. Выживаемость L определяли следующим образом (Полищук, 1986):

$$L = e^{-Z}, \quad (1.15)$$

где L – выживаемость; e – основание натурального логарифма. Выживаемость оценивали за год.

Численность раков определенного возраста рассчитывали как средний улов на одну ловушку за одни сутки.

Статистическую обработку проводили общепринятыми методами.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕЧНЫХ РАКОВ

Речные раки относятся к отряду Decapoda десятиногих раков, как и крабы, креветки, омары.

Десятиногие раки в настоящее время встречаются на всех континентах, исключая Африку и Индийский субконтинент, обнаружены также на Мадагаскаре. Следует отметить, что ископаемые останки раков регистрируются на всех современных континентах, включая Антарктиду (Scholtz, 2002; Grandjean et al., 2006), но не найдены в Африке и на Индийском субконтиненте. И сегодня в Африке нет аборигенных раков, а только завезенные человеком. Раки из Америки и Австралии были выпущены в водоемы Африки для борьбы с шистосоматозом (Gherardi, 2007). Широкопалый рак был вселен в водоемы некоторых стран Магриба (Benabid, Bouzidi, Ramdani, 2003).

Таксономически речные раки разделяются на две большие группы – надсемейство Astacoidea, представители которого встречаются в Северном полушарии, и Parastacoidea, которое распространено в Южном полушарии. Эти надсемейства разделены циркумтропическим регионом, в котором речных раков нет.

Надсемейство Astacoidea представлено двумя семействами – Astacidae и Cambaridae. Надсемейство Parastacoidea – только одним семейством – Parastacoidae (Holdich, 2002).

Представители семейства Astacidae встречаются в Европе и западнее Скалистых гор в северо-западных штатах США и Британской Колумбии в Канаде.

Виды семейства Cambaridae выявлены на Дальнем Востоке – в бассейне Амура, реках Приморья, Хабаровского края, на Сахалине, Хоккайдо. Наибольшего видового разнообразия это семейство достигло в Северной Америке восточнее Скалистых гор в США и Канаде. Из 409 описанных видов Cambaridae 80% встречается в юго-восточных штатах США (Grandjean et al., 2006).

Семейство Parastacoidae насчитывает порядка 170 видов, большинство которых отмечено в Австралии. Кроме этого, виды семейства Parastacoidae выявлены в Южной Америке, Новой Зеландии, на Мадагаскаре (Grandjean et al., 2006).

Несмотря на чрезвычайно широкую разобщенность семейств и их встречаемость на разных континентах, современные исследования позволяют утверждать, что филогенетически речные раки являются монофилетической группой, имеющей общего предка (Crandall, Harris, Fetzner, 2000; Scholtz, 2002;

Grandjean et al., 2006). Также есть основания считать все семейства речных раков монофилетическими, возможно, за исключением Astacidae, которых можно рассматривать как парафилетическую группу, т. е. включающую древний вид вместе с более молодыми видами (Scholtz, 2002; Grandjean et al., 2006).

Общность происхождения речных раков подтверждается исследованиями ультраструктурных характеристик спермы раков, эмбрионального развития, молекулярно-генетическим анализом ДНК (Crandall, Harris, Fetzner, 2000; Scholtz, 2002). Споры о том, происходят раки от одного общего предка или ведут родословную от неродственных групп древних животных, велись на протяжении более ста лет, и только исследования последнего времени окончательно подтвердили гипотезу о монофилетическом происхождении речных раков. Речные раки являются родственниками омаров и имеют общего предка.

Современные молекулярно-генетические исследования показали, что некоторые виды раков, собранные под одной «шапкой» рода, по существу не являются родственными и объединены в один род искусственно, более того, определенные виды являются комплексом видов. Традиционными методами по морфологическим признакам особей внутри этих комплексов разделить на отдельные виды не представляется возможным.

Раки появились в юрский период 200–140 млн лет назад на суперконтиненте Пангея. Общий предок раков был уже обитателем пресных вод, и переход речных раков в пресную воду был осуществлен только один раз (Dixon, Ahyong, Schram, 2003; Grandjean et al., 2006).

Эволюция раков хорошо согласовывается с дрейфом тектонических плит земли. При этом центром происхождения речных раков следует считать (если оперировать современными географическими определениями) Восточную Азию. Из Восточной Азии предки Astacidae двигались на запад вдоль южного побережья огромного водоема Тетис в Европу, Cambaridae через Берингов перешеек – в Америку (Grandjean et al., 2006). Этот сценарий подтверждается ископаемыми находками. Остатки Astacoidea регистрируются в Китае и Европе с юрского и мелового периодов (145–65 млн лет) (Scholtz, 2002).

Меловым периодом заканчивается мезозойская эра, которая характеризовалась ровным теплым климатом. Следующему за меловым периодом палеогену, который подразделяется на эпохи палеоцен (65–54 млн лет назад), эоцен (54–36 млн), олигоцен (36–23 млн) и неоген (последний делится на миоцен 23,0–5,7 млн и плиоцен 5,7–1,7 млн лет назад), были свойственны частые суровые климатические изменения. Таксономические группы речных раков активно формировались в течение палеогена. В это время на месте Средиземноморья, Альп, Кавказа существовало море Тетис, которое образовалось в начале юрского периода по мере трансформации огромного океана Тетис, разделявшего материка Лавразию (северный) и Гондвану (южный). На северном суперконтиненте Лавразии развивается надсемейство Astacoidea, южном – Гондване – Parastacoidea.

Трансформация Тетис, в основном сокращение его площади, была вызвана движением литосферных плит навстречу друг другу. Это море в палеогене

простиралось от западного края Европы до восточных пределов Азии. До того, в меловом периоде, море Тетис изобиловало большими и малыми островами (микроконтинентами). Были времена, когда площадь островов увеличивалась, и были, когда уменьшалась.

Семейство Astacidae формировалось из северной группы раков Лавразии, семейство Cambaridae из южной ветви (Scholtz, 2002). Astacidae широко распространились в Европе в неогене (23 млн лет назад), где в холодный климатический период плиоцена (5 млн лет назад) в реликтовом пресноводном водоеме, занимавшем весь север Евразии, шло активное формирование видов и подвидов (Grandjean et al., 2006). Так же, как и другие таксономические группы, род *Astacus* формировался в течение палеогена, чему способствовали резкие изменения в пресноводных водоемах. В течение неогена род широко распространился в Европе. В плиоцене в условиях холодного климата единственный вид рода *A. astacus* начинает расщепляться на подвиды (Grandjean et al., 2006).

В четвертичный период, который начался примерно 2,5 млн лет назад и продолжается до наших дней, важнейшим событием была ледниковая эпоха. Около 100 тыс. лет назад на месте современной Скандинавии появился ледник, который стал захватывать все новые и новые территории, вытесняя обитавших там животных. Ледяная пустыня возникла на громадных пространствах Европы, Азии и Северной Америки. Местами ледяной покров достигал толщины двух километров. Наступила эпоха великого оледенения Земли. Огромный ледник то сокращался, то снова продвигался на юг. Оледенение привело к элиминации доледниковой фауны, но также создало многочисленные соединения между разными водными бассейнами.

В послеледниковый период шла активная колонизация новых мест обитания раками из рефугиумов – мест, где они нашли условия для переживания неблагоприятных периодов. Подобными, но не единственными, из таких мест для раков были водоемы бассейна Черного (Grandjean et al., 2006) и Каспийского морей (Бирштейн, Виноградов, 1934).

Использование современных генетических методов анализа позволило выделить места возможных рефугиумов для широкопалого рака *A. astacus*, где популяции этого вида переживали неблагоприятные периоды оледенения. В Европе это была юго-западная Германия, западные Балканы и водоемы бассейна Черного моря. Между популяциями Балкан и бассейна Черного моря отмечаются четкие различия (Schrimpf et al., 2014). Современные популяции бассейнов Северного и Балтийского морей были созданы особями широкопалого рака из бассейна Черного моря.

Во все времена раков активно переселял человек, что чрезвычайно усложняет задачу выяснения сходства и различия между популяциями. Добавим к этому значительные изменения в распространении широкопалого рака после появления на европейском континенте рачьей чумы и элиминации многих и многих популяций. Все это делает оценку генетической взаимосвязи популяций широкопалого рака чрезвычайно сложной задачей. Тем не менее генетические

исследования и имеющиеся сведения по распространению широкопалого рака (Holdich et al., 2006) позволяют связывать данный вид рака с центральными регионами Европы.

В отношении длиннопалого рака современных данных по его систематическому положению недостаточно. Вид рассматривается как комплексный. На данном этапе исследований его правомочно отнести к понто-каспийскому.

Современные речные раки характеризуются очень высоким видовым разнообразием. В мире известно более 640 видов речных раков. Отмечается два географических района, где видовое разнообразие раков максимально (Crandall, Buhay, 2008). Эти места могут быть названы центрами видообразования. В северном полушарии центром видообразования данной группы животных является юго-восток США, в южном полушарии – юго-восток Австралии. Следует отметить, что популяции практически половины всех речных раков мира находятся в состоянии значительного снижения численности и угрозы исчезновения или вымирания (Taylor, 2002). В природе популяции раков находятся под влиянием многочисленных факторов окружающей среды. Среди них наиболее значимыми являются обеспеченность пищей, болезни, межвидовая конкуренция (в первую очередь потребление раков многочисленными хищниками) и целый ряд факторов, связанных с человеческой деятельностью – деградация мест обитания, загрязнения воды, промысел и т. д. Перечисленные факторы определяют численность раков в конкретных местообитаниях.

Раки характеризуются многообразием размеров (например, половозрелые особи *Cambarellus* достигают только 2 см), но в целом в мире это самые большие пресноводные беспозвоночные. Исчезающий вид *Astacopsis gouldi* достигает размеров больше 40 см и массы больше 5 кг (Horwitz, 1994; Holdich, 2002; Crandall, 2006).

Речные раки населяют многие типы местообитаний: реки, озера, ручьи, пруды, болота, пещеры. Они преимущественно норные животные, и их существование не ограничивается местообитаниями, связанными с водой, иногда по сути это животные, живущие в толще земли в норах. Есть виды, для которых не требуется связи норы с водой. Имеются виды, обитающие только в пещерах. Местообитания накладывают отпечаток на морфологические признаки особей. Например, типичные первично роющие раки имеют сводчатый карапакс и крупные клешни для копания и рытья нор. У видов, обитающих в текущих водах, имеется длинный брюшной отдел, который используется для плавания. Они предпочитают воду с высоким содержанием кислорода и не переносят значительного его снижения. Виды речных раков, живущих в пещерах, теряют окраску тела, глаз и приобретают удлинённые антенны и конечности (Holdich, 2002). В таких всевозможных экологических условиях обитания среди раков много видов с очень маленьким ареалом обитания (как минимум 15 видов имеет единственное местообитание) (Crandall, 2006).

Раки окрашены в различные цвета, включая голубой, оранжевый, зеленый, коричневый, имеются даже особи с потерей пигмента – белые. Есть виды с пятнышками, черточками и другими особенностями окраски. Это действительно великолепные животные с множеством морфологических различий (Crandall, 2006).

У большинства видов продолжительность жизни два года. Но есть виды, особи которых живут до 20 лет (среди них и виды, обитающие в пещерах). Обычно раки раздельнополые животные, но среди речных раков имеются гермафродиты (т. е. одна особь попеременно выступает то самцом, то самкой) и даже партеногенетические особи (для размножения не требуется другая особь, и происходит дробление яиц без оплодотворения).

В Европе шесть аборигенных видов раков и по меньшей мере восемь инвазивных видов из Северной Америки и Австралии (Souty-Grosset et al., 2006, с. 49). Аборигенные виды раков Европы – белоклешневый *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) (комплекс видов), каменный *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803), широкопалый *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758), длиннопалый *Astacus (Pontostacus) leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (комплекс видов) и толстопалый *Astacus pachypus* (Rathke, 1837; Holdich et al., 2006). Три из них – белоклешневый, каменный, широкопалый классифицируются как уязвимые виды в Международной красной книге (Edsman et al., 2011).

В результате анализа митохондриальной ДНК популяций *Austropotamobius pallipes* (Souty-Grosset, Reynolds, 2009) был выделен еще один вид – *Austropotamobius italicus*. *A. (Pontostacus) leptodactylus* также рассматривается как комплексный вид, высокая изменчивость особей которого дает исследователям основание выделять в рамках этого комплекса подвиды, виды или даже роды. В 1950 г. длиннопалый рак был отнесен к роду *Astacus (Pontostacus)* вместе с *A. (P.) pachypus*, *A. (P.) pylzovi*, *A. (P.) kessleri*. Длиннопалый рак *A. (P.) leptodactylus* был разделен на четыре подвида: *leptodactylus*, *eichwaldi*, *cubanicus*, *salinus* (Karaman, 1962, 1963, цит. по: Gherardi, Souty-Grosset, 2010). В последующем Я. С. Бродский (Бродский, 1981, с. 148–158) в роде *Pontastacus* выделил пять подвидов длиннопалого рака. В 1995 г. Я. И. Старобогатов (Starobogotov, 1995) проводит ревизию и выделяет в роде *Pontostacus* восемь видов и новый род *Caspiastacus* с двумя видами. Но предложенная систематика по-прежнему вызывает очень много вопросов и критических замечаний. По мнению западных ученых, данное разделение базируется на небольшом количестве признаков, отсутствуют современные генетические методы оценки сходства и различия, поэтому предложенная систематика принята не была. Астакологи продолжают относить длиннопалого рака к роду *Astacus*, не выделяя подвиды, но признают, что вид комплексный и требует дополнительных современных исследований (Machino, Holdich, 2006; Holdich et al., 2006; Gherardi, Souty-Grosset, 2010). Такие работы проводятся. В частности, отметим, что в фауне Украины (Kostyuk, Garbar, Mezherin, 2013) на основании анализа мейотических хромосомных препаратов доказывалось существование двух

симпатрических, широко распространенных видов длиннопалого рака – *P. leptodactylus* и *P. angulosus*. Тем не менее мы будем считать, что водоемы и водотоки Беларуси населяет один вид *A. leptodactylus*, который следует рассматривать как комплексный. Такой подход, как нам кажется, позволяет избежать путаницы в названиях видов, дает возможность представлять, с какими раками мы работаем, и вести сравнение собственных данных с опубликованными во многих научных изданиях.

2.1. Таксономическая структура и видовой состав речных раков Беларуси

В Беларуси обитают два аборигенных вида раков – широкопалый *Astacus astacus*, длиннопалый *Astacus leptodactylus* и один чужеродный инвазивный – полосатый *Orconectes limosus*.

Таксономическая структура аборигенных видов раков:

тип – Artropoda;

подтип – Crustacea;

класс – Malacostraca;

подкласс – Eumalacostraca;

надотряд – Eucarida;

отряд – Decapoda;

надсемейство – Astacidea;

семейство – Astacidae;

род – *Astacus*;

виды – *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758), *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823).

Таксономическая структура чужеродного инвазивного вида:

тип – Artropoda;

подтип – Crustacea;

класс – Malacostraca;

подкласс – Eumalacostraca;

надотряд – Eucarida;

отряд – Decapoda;

надсемейство – Cambaridea;

семейство – Cambaridae;

род – *Orconectes*;

вид – *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817).

Наиболее редкий из них, широкопалый рак *A. astacus*, включен в Красную книгу Республики Беларусь (III категория охраны) и имеет высокий международный природоохранный статус – внесен в Красный список МСОП (находящийся под угрозой A2ad ver 3.1) и природоохранные конвенции Европейского союза (Edsman et al., 2010).

Длиннопалый рак *A. leptodactylus* в Беларуси – промысловый, повсеместно распространенный вид. Встречается в Европе, Азии.

Полосатый рак является аборигенным видом для северо-восточных районов США и юго-восточной Канады (Adams, Schuster, Taylor, 2010). В результате вселения в водоемы Германии, Польши, Франции и дальнейшего естественного распространения полосатый рак широко встречается в Европе. Этот вид может переносить патогенное для аборигенных видов раков Европы заболевание – рачью чуму, в связи с чем является нежелательным видом (Holdich, Black, 2007).

2.2. Общая характеристика широкопалого рака *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758)

Широкопалый (благородный) рак является одним из крупнейших представителей бентосных ракообразных пресных вод. Широко распространен в Европе и встречается на территории от России и Украины на востоке и Норвегии, Швеции, Финляндии на севере до Греции на юге и Франции, Великобритании на западе. В такие страны, как Великобританию, Испанию, Кипр, Лихтенштейн, возможно, в Черногорию и Италию, вид был вселен из соседних стран (Cukerzis, 1988; Skurdal, Taugbøl, 2002; Edsman et al., 2010). Отмечается не менее чем в 28 странах Европы, за ее пределами указывается только для Марокко, куда был вселен.

При этом *A. astacus* распространен в Европе очень неравномерно: для Франции это очень редкий вид, для Германии – редкий, в странах Скандинавии и Прибалтики – это промысловый вид.

Численность широкопалого рака повсеместно сокращается, причем с очень высокой скоростью. Например, за три генерации (≈ 22 года) в Швеции, Финляндии, Норвегии численность снизилась на 78, 20 и 61% соответственно. Схожая динамика численности и в других странах. В целом снижение можно оценить в 50–70%, но с учетом того, что в некоторых странах существуют программы по реинтродукции популяций широкопалого рака, уменьшение численности оценивается в 40–50% (Skurdal, Garnas, Taugbøl, 2002; Edsman et al., 2010).

В течение более 2 тыс. лет широкопалый рак *Astacus astacus* в Европе был объектом промысла, имел высокую численность и широкое распространение (Cukerzis, 1988; Skurdal, Taugbøl, 2002).

В конце XIX в. на европейском континенте в результате случайного ввоза с балластовыми водами патогенного инфекционного заболевания раков – рачьей чумы *Aphanomyces astaci* численность всех аборигенных видов раков Европы, в том числе и широкопалого, катастрофически снизилась (Evans, Edgerton, 2002; Edgerton et al., 2004). Все многочисленные промысловые запасы широкопалого рака на европейском континенте были потеряны (Skurdal, Taugbøl, 2002).

В XX в. к уже существующим неблагоприятным факторам среды обитания раков добавляются новые, вызванные активной человеческой деятельностью. Это загрязнение или разрушение мест обитания раков, интенсивный их лов, вселение американских чужеродных видов раков, что в комплексе привело к многократному снижению численности аборигенных видов раков Европы и исчезновению многих популяций (Edgerton et al., 2004).

Широкопалый рак – ценный деликатесный продукт питания, его запасы тысячелетиями интенсивно эксплуатировались в Европе (Skurdal, Taugbøl, 1994). Но за последние 150 лет, после появления на европейском континенте рачьей чумы, численность широкопалого рака снизилась больше чем на 95% (Holdich, Pockl, 2007). В наибольшем количестве широкопалый рак сохранился в водоемах Норвегии, Швеции, Финляндии.

Окраска раков темно-коричневая (до черной), с брюшной стороны оливково-коричневая. Карапакс гладкий, лишь по бокам имеются небольшие бугорки. Рострум заостренный с двумя шипами у основания. Края рострума над глазными выемками карапакса гладкие (без зубцов). В наших водоемах этот признак можно использовать при определении вида. Клешни широкие и хорошо развиты, с брюшной стороны окрашены в красно-коричневый цвет (рис. 2.1).

Широкопалый рак в европейских странах рассматривается как самый важный вид раков с точки зрения сохранения его естественных местообитаний и запасов, а также использования в аквакультуре. На мировом рынке самую дорогую товарную продукцию получают из широкопалого рака, которая значительно превышает (более чем в 5 раз) аналогичную из других видов раков. В Беларуси нет такой подчеркнута высокой значимости товарных качеств широкопалого рака, но, ориентируясь на критерии оценки, принятые в европейских странах, мы также относим этот вид к самым ценным в фауне промысловых беспозвоночных Беларуси.

Вид включен в Приложение V Директивы по местообитаниям ЕС и Директивы 92/43/ЕЕС по сохранению естественных сред обитания дикой фауны и флоры, в Приложение III Бернской Конвенции (Edsman et al., 2014). Осуществляется комплексная защита – и вида, и мест обитания. Во многих странах Европы в национальных Красных книгах этот вид классифицируется как находящийся под угрозой исчезновения, и законодательными постановлениями предписывается охранять этот вид и проводить мероприятия по увеличению его численности. Например, в Швеции в национальной Красной книге широкопалый рак классифицируется как находящийся под угрозой вид, и для сохранения разработан и с 1998 г. осуществляется план сохранения вида (Skurdal, Garnas, Taugbøl, 2002).

В Беларуси широкопалый рак *Astacus astacus* был внесен в первое (1981 г.), второе (1993 г.), третье (2004 г.) и четвертое (2015 г.) издания Красной книги Республики Беларусь (Штейнфельд, 1981; Штейнфельд, Вежновец, 1993; Алехнович, Кулеш, 2004; Алехнович, 2015). Вид имеет III (VU) категорию охраны.

Общая характеристика местообитаний широкопалого рака. Широкопалый рак встречается в озерах, реках, водохранилищах, ручьях с разной скоростью течения. Отмечается на различных донных грунтах, предпочитая мягкие, но плотные, и обычно не регистрируется на илах (Edsman et al., 2010). Пространственное распределение раков в водоеме в значительной степени зависит от донного субстрата: когда раки не питаются, они скрываются в норах или используют укрытия, которые могут найти на дне, – камни, коряги, корни растений и сами растения и т. д. (Skurdal et al., 1988). Как правило, ювенильные особи концентрируются на мелководье, но с ростом и увеличением размеров постепенно смещаются на большие глубины (Skurdal et al., 1988). Вид очень требователен к наличию убежищ. Размеры камней, под которыми находят укрытия раки, прямо пропорционально коррелируют с размерами раков (Foster, 1993).

Широкопалый рак не только использует естественные укрытия, но и строит простые норы в плотных грунтах, например в береговых обрывах рек, на свале глубин в озерах (Кулеш, Алехнович, 1994). Грунты с наличием известковых пород, камней, коряг, обилием корней деревьев, макрофитов являются предпочитаемыми местообитаниями (Цукерзис, 1989, с. 34; Füreder et al., 2006; Zuther et al., 2005).

В стратифицированных озерах в большинстве случаев раки предпочитают теплые слои водных масс, но поздней осенью, когда исчезает термоклин, они встречаются до самого дна озера (11 м) (Ackefors, 1999).

Широкопалый рак является индикатором хорошего гидрохимического состава воды и качественной структуры рек и озер. Популяции вида чаще отмечаются в водоемах с низким уровнем трофности (Skurdal, Taugbøl, 1994; Алехнович, Байчоров, Кулеш, 2011), но трофический уровень озер не оказывает значительного влияния на численность раков в водоеме. Наличие харовых водорослей в бентосе водоемов является благоприятным фактором для жизнедеятельности раков (Цукерзис, 1989, с. 59–67). Вид не встречается в солоноватых водах. Раки отсутствуют в дистрофных озерах с илистым дном и низким рН (Paaver, Hurt, 2009).

2.3. Общая характеристика длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)

Длиннопалый рак *A. leptodactylus* встречается практически повсеместно в Европе, причем в страны Западной Европы он проник лишь в XX в. В литературе конца XIX – начала XX в. имеются сведения о проникновении длиннопалого рака из Волжского бассейна по рекам и каналам в Северную Двину и Невский бассейн и вытеснении им широкопалого (Цукерзис, 1989, с. 21–28). Длиннопалый рак активно расселяется людьми (например, происхождение популяций бассейна Онежского озера связано с акклиматизационной деятельностью человека) (Цукерзис, 1989, с. 21–28).

Длиннопалый рак во многих странах Европы появился в результате сознательной интродукции или случайного попадания в водоемы. В Европе только в последнее время в большинстве стран запрещена торговля живыми раками, но ранее она активно осуществлялась, и часто происходил либо сознательный, либо случайный выпуск раков в водоемы. Для стран Восточной Европы, Турции это аборигенный вид, но для Западной Европы – интродуцированный (Holdich, 1999). Длиннопалый рак не встречается на Пиренейском полуострове, а также в Норвегии и Швеции (Gherardi, Souty-Grosset, 2010).

Большими промысловыми запасами длиннопалого рака располагают Турция, Россия, Украина, Беларусь. В конце XIX – начале XX в. основным поставщиком рачьей продукции на рынки Европы были Россия, Украина, Беларусь. Во второй половине XX в. до 1985 г. в Европу длиннопалый рак поставлялся из Турции. Годовой вылов раков в Турции между 1977–1984 гг. варьировался от 3850 до 7936 т (Köksal, 1988). После 1985 г. количество раков катастрофически снизилось в результате рачьей чумы. В начале 1990-х годов вылов составил 300–500 т (Harlioğlu, 2004), но достиг 2183 т в 2003 г. (Deval et al., 2007).

Активная торговля живым раком явилась одной из основных причин его широкого распространения в водоемах Западной Европы. Сейчас длиннопалый рак встречается в 27 странах, в 14 из которых он был случайно или целенаправленно интродуцирован (Skurdal, Taugbøl, 2002, Machino, Holdich, 2006; Hesni et al., 2009).

В России в начале XIX в. *A. leptodactylus* искусственно расселялся в реки Исеть, Тобол, Тура, Томь, Иртыш. В 1976–1979 гг. вселялся в водоемы Алтайского края. Первые сведения о появлении *A. leptodactylus* в Красноярском крае и Республике Хакасия (Енисейский рыбохозяйственный район) относятся к 1991 г. Целенаправленная интродукция в Красноярском крае началась в 1998 г. – раки были успешно вселены в Берешковское водохранилище (водоем-охладитель Березовской ГРЭС, бассейн Оби), где к 2004 г. достигли промысловой численности. За 20 лет с момента первой регистрации *A. leptodactylus* стал обычен во многих реках и озерах бассейнов Оби и Енисея в Красноярском крае (Гадинов, 2011). В Армении длиннопалый рак является ценным промысловым видом оз. Севан, куда он был вселен в 1980-е годы (Novhannisyan, Ghukasyan, 1998).

Водоемы и водотоки бассейнов Черного и Каспийского морей считаются первоначальными местами обитания этого вида (Бирштейн, Виноградов, 1934; Köksal, 1988; Holdich et al., 1999).

Длиннопалый рак встречается в водоемах Казахстана, Узбекистана, России на востоке, Ирана, Армении, Турции на юге, Великобритании на западе и Карелии на севере.

A. leptodactylus является важным коммерческим видом, ежегодный вылов которого в мире исчисляется несколькими тысячами тонн (Harlioğlu, 2008).

В Беларуси среди трех видов речных раков это единственный промысловый вид.

Окраска особей светло-коричневая, брюшная сторона и конечности коричневато-белые. Иногда встречаются особи необычного ярко-голубого цвета. Окраска сильно варьируется в зависимости от мест обитания. На темном дне раки имеют более темную окраску, в местах массового произрастания погруженной высшей водной растительности – зеленоватую (рис. 2.2). Карапакс покрыт шипами и бугорками, их острота и густота варьируется. Рострум удлиненный, края почти параллельны. Края рострума зазубрены. Последний признак можно использовать для отличия длиннопалого рака от широкопалого. У широкопалого рака края рострума без зазубрин. Клепши длинные, узкие, с брюшной стороны коричневато-белые. Подвижный палец клешни плотно смыкается с неподвижным, на котором нет выемки.

Общая характеристика местообитаний длиннопалого рака. Длиннопалый рак встречается в озерах, реках, водохранилищах, прудах и даже болотах (Koksal, 1988, с. 366). Этот вид толерантен к солености и встречается в солоноватых водах Каспийского моря (Черкашина, 2002, с. 14–23). Длиннопалый рак предпочитает мелкие озера глубиной до 5–7 м. Обычно на этой глубине заканчивается пояс произрастания погруженной высшей водной растительности и/или хары. На границе произрастания фитобентоса и предпочитают концентрироваться раки (Алехнович, 2015). В Каспийском море длиннопалый рак встречается до 50 м (Черкашина, 2002, с. 20). В отличие от широкопалого длиннопалый рак не требователен к наличию мест, подходящих для строительства нор, и может использовать различные убежища.

Среди европейских видов длиннопалый рак наиболее эврибионтный (Füeder et al., 2006). Он встречается на многих типах донных субстратов – от твердых и каменистых до мягких и илистых. В озерах сапропелевые отложения, заросшие погруженной высшей водной растительностью, являются отличным местообитанием для этого вида, где он может создавать плотности до 2 экз./м² (Алехнович, Кулеш, 2000; Алехнович, Кулеш, 2004). Длиннопалый рак предпочитает концентрироваться на границе произрастания погруженной водной растительности на глубине 5–7 м, где отмечаются скопления до 5 экз./м² (Алехнович, 2015).

Естественная толерантная температура для *A. leptodactylus* составляет 4–32 °С (Koksal, 1988, с. 374). Температура относится к наиболее значительному фактору, оказывающему генотоксикологический, иммунологический и физиологический эффект. Так, из трех факторов (содержание на воздухе, голодание, температурное воздействие) наибольшее стрессовое влияние оказывает резкое изменение температуры среды обитания – от 19 до 30 °С (Malev et al., 2010).

2.4. Полосатый рак *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817)

Виды рода *Orconectes* являются аборигенными для восточного побережья Америки, где они встречаются от залива Джеймс до Мексиканского залива (Hamr, 2002). Залив Джеймс (англ. James Bay) – крупный залив, с юга примыкающий к Гудзонову заливу в Канаде. Его берега принадлежат провинциям Квебек и Онтарио. Мексиканский залив ограничен с северо-запада, севера и востока побережьем США, на юге и юго-западе — побережьем Мексики.

O. limosus распространен в речных бассейнах североатлантического побережья от штата Мэн до Западной Вирджинии (Smith, 1981). Встречается в водоемах Квебека, Нового Брунсвика, Вермонта, Массачусетса, Джерси, Нью-Йорка, Коннектикута, Делавэра, Мэриленда, Пенсильвании, Вирджинии, округа Колумбия (Hamr, 2002). Полосатый рак был интродуцирован в р. Святой Лаврентий, где стал отмечаться в уловах с 1970 г. и широко распространился по течению реки (Holdich et al., 2006).

Общее английское название этого вида – шиповатощекий (колючещекий) (spiny-cheek crayfish).

У полосатого рака карапакс относительно гладкий, но с выступающими на боковых передних сторонах красновато-коричневыми шипами (больше чем одна пара с каждой стороны) (отсюда и английское название рака – шиповатощекий). На спинной стороне abdomena, если смотреть сверху, просматриваются красно-коричневые ленты, которые идут поперек брюшного отдела тела. У только что пойманного рака эти ленты очень хорошо видны со стороны спины (отсюда русское название рака – полосатый). При видовой идентификации наших десятиногих раков последний признак можно считать основополагающим для данного вида (рис. 2.3).

Полосатый рак имеет малые клешни, в которых мало мяса, взрослые особи редко достигают размеров больше 10 см. В силу этих причин вид не рассматривается как ценный промысловый объект и не может заменить в этом отношении наши аборигенные виды раков.

Полосатый рак – эврибионтный вид, в Европе может встречаться в самых различных типах водоемов, включая и холодные быстротекущие воды, но предпочитает спокойные глубоководные местообитания, которые находит в озерах и прудах. Водоемы при этом могут быть богаты органикой и достаточно сильно загрязнены, иметь различный тип грунтов и разную степень развития растительности (Holdich et al., 2006; Holdich, Black, 2007). В Беларуси полосатый рак также встречается в различных местообитаниях. Наиболее высокая и стабильная численность этого вида наблюдается в районе речного порта на выходе р. Неман из г. Гродно и в относительно мало подвергающихся антропогенному воздействию участках и притоках реки, в районе Августовского канала. В наибольших количествах раки встречаются на илистых грунтах в густых зарослях рдестов и элодеи канадской, переплетенных нитчатыми водорослями. Обнаруживается этот вид и в биотопах с достаточно быстрым течением, с песчано-каменистым дном и редкой растительностью.



Рис. 2.1. Широкопалый рак *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758)



Рис. 2.2. Длиннопалый рак *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)



Рис. 2.3. Полосатый рак *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817)

Полосатый рак в состоянии жить в относительно загрязненных высокоэвтрофных водах и может быть обнаружен во всех типах водоемов (Holdich, Black, 2007). Способность полосатого рака жить и создавать высокую плотность в загрязненных водоемах является одной из причин его непопулярности у людей как объектов потребления (Gherardi et al., 1999). В Гродно в районе, находящемся немного ниже речного порта, в заводях на илистых заросших высшей водной растительностью донных отложениях всегда встречается много полосатого рака, но не было замечено, чтобы кто-то ловил их.

Вид обитает в местах, где обильны наносные илистые грунты, в больших реках и зарастающих озерах (Hamr, 2002; Holdich et al., 2006; Henttonen, Huner, 1999), но может встречаться в малых реках с песчаным и каменистым грунтом и относительно быстрым течением (Alekhnovich et al., 1999; Alekhnovich, Razlutskiy, 2013). По сравнению с аборигенными видами раков Европы полосатый рак более устойчив к загрязнениям, к низкой концентрации кислорода (Holdich et al., 2006).

Инвазия полосатого рака в водоемы Европы. Полосатый рак был первым инвазивным видом, вселенным в водоемы Европы из США (Hamr, 2002; Holdich, 2002a). После появления на европейском континенте в 1860 г. опасного для раков Европы заболевания рачьей чумы (Vogt, 1999) и массовой гибели аборигенных раков началось вселение видов раков, резистентных к данному заболеванию (Henttonen, Huner, 1999). Но скрытая ирония этих мероприятий заключается в том, что полосатый рак, как и все другие американские виды раков, является носителем рачьей чумы (Vey et al., 1983), поэтому интродукция полосатого рака, по образному выражению Д. Холдича и Дж. Блэка (Holdich, Black, 2007), была «гвоздем в гроб» исчезающих аборигенных видов раков Европы.

Для того чтобы возместить потерянные популяции, началось вселение видов раков, резистентных к данному заболеванию, стали активно проводиться мероприятия по интродукции неаборигенных для Европы видов десятиногих раков (Henttonen, Huner, 1999). Для стран Западной Европы такими видами были *A. leptodactylus* (аборигенный вид для водоемов Восточной Европы и Ближнего Востока, чувствительный к рачьей чуме) и североамериканские раки *Orconectes limosus*, *Pacifastacus leniusculus*, *Ptocambarus clarkii*. Но вселение неаборигенных видов раков породило ряд неожиданных проблем. Американские раки могли нести рачью чуму и передавать ее аборигенным видам. Это, в частности, было подтверждено для р. Псовка (Центральная Богемия, Чехия), где из трех видов раков – *A. leptodactylus*, *A. astacus* и *O. limosus* после рачьей чумы остался только один – *O. limosus* (Petrušek et al., 2006). Более того, аборигенные виды раков могут также замещаться инвазивными через прямую конкуренцию за ресурсы (Holdich, 1999). В результате исследований на северо-западе Польши в четырех озерах, где совместно обитают широкопалый и полосатый раки (Schulz et al., 2006), определено, что численность полосатого рака с момента его появления в озере (1–10 лет) постепенно увеличивается. Одно-

временно с этим процессом в популяциях широкопалого рака наблюдается увеличение частоты повреждений (потеря клешней). Поскольку в результате молекулярной диагностики рачья чума в популяции американского рака не обнаружена, авторы делают вывод, что увеличение доли *O. limosus* и доминирование американского рака после 10 лет совместного сосуществования указывает на то, что полосатый рак может вытеснять широкопалого путем прямой конкуренции (Schulz et al., 2006).

Инвазивные виды раков могут нести целый комплекс негативных эффектов, связанных не только с аборигенными видами раков, но и с водными экосистемами в целом (Lodge et al., 2000; Rodriguez et al., 2005; Gherardi, 2007).

По сравнению с европейскими американские раки обычно характеризуются более высокой скоростью роста, ранним половым созреванием и большей плодовитостью, но в то же время коротким жизненным циклом, высоким уровнем смертности (Petrušek et al., 2006; Lindqvist, Huner, 1999). Инвазивным видам раков свойственна высокая агрессивность, толерантность к факторам среды, они могут создавать проблемы сельскому хозяйству, аквакультуре, мелиоративным системам (Holdich, 1999).

Перечисленные особенности американских раков в полной мере относятся и к полосатому раку *O. limosus*. Полосатый рак может вытеснять аборигенных видов раков Европы в результате прямой межвидовой агрессии или посредством передачи болезней или паразитов. Доминирование и антагонистическое взаимодействие американских раков с европейскими считается доказанным (Gherardi, 2007a).

Однако доминирование одного вида над другим следует рассматривать в совокупности других факторов. Например, при совместном выращивании молоди широкопалого и полосатого раков, начиная со стадии свободного существования личинок, выживаемость *O. limosus* составила $7,0 \pm 6,2\%$, в то время как *A. astacus* – $90,0 \pm 7,1\%$ (Kozak et al., 2007). Эти результаты объясняются тем, что начальная масса и размеры личинок у широкопалого рака больше, чем у полосатого, и это обстоятельство вызвало доминирование особей широкопалого рака и их высокую выживаемость (поскольку размеры тела являются основным фактором, определяющим доминирование у раков (Butler, Stein, 1985)). Эксперимент был начат со 2-й стадии личинок у широкопалого рака и 3-й стадии у полосатого рака. Длина личинок 2-й стадии у *A. astacus* была $11,1 \pm 0,6$ мм и масса – $44,370 \pm 3,201$ мг. Длина личинок *O. limosus* на 3-й стадии составляла $7,10 \pm 0,73$ мм и масса – $8,830 \pm 1,816$ мг. Но выживаемость полосатого рака в экспериментах по совместному выращиванию с широкопалым увеличивалась, поскольку только до половины сезона роста размеры молоди широкопалого рака были больше, чем таковые полосатого. Из-за более интенсивного роста во второй половине сезона роста размеры полосатого рака становятся больше, чем широкопалого. В экспериментах примерно через 9 недель, начиная со 2-й стадии у широкопалого и 3-й стадии у полосатого рака,

т. е. стадий свободного существования личинок, размеры особей обоих видов сравнивались (Kozak et al., 2007).

В водоемы Европы полосатый рак был завезен в течение прошедших двух столетий в несколько этапов. Впервые в 1890 г. 100 особей полосатого рака из Пенсильвании были помещены в пруд размером 0,1 га недалеко от Барновки (Barnowko, Западная Померания, в настоящее время территория Польши) (Momot, 1988). Из этих мест раки были переселены в 1895 г. в р. Хавел (Havel) (Потсдам, Германия), также из Барновки раки были перевезены в оз. Серославки (Sieroslawkie) (Польша) (Holdich et al., 2006). В дальнейшем продолжалось расселение этого вида раков в озера Польши и Германии. По рекам и каналам рак распространился по Одеру, Висле. В 1911–1913 гг. раки перевозились из Германии во Францию, в 1942 или 1943 г. вселены в водоемы Австрии. В 1959 г. из Германии раки перевезены в Венгрию с целью их выращивания в аквакультуре (Holdich et al., 2006). До 1985 г. раки в естественных местообитаниях в Венгрии не регистрировались. Первое упоминание о полосатом раке из естественных местообитаний (старица р. Дунай в районе Будапешта) датируется 1987 г. (Puky, Reynolds, Schad, 2005).

Непосредственно из Нью-Йорка в 1895 г. раки переселены во Францию, но эта интродукция не была успешной. Поэтому считается, что распространение *O. limosus* по водоемам Европы началось с территории Польши из Барновки (Petrušek et al., 2006).

Сегодня полосатый рак – один из наиболее широко распространенных чужеродных видов раков в Европе. На юге Франции раки встречаются во всех водоемах, пригодных для их жизнедеятельности. В северо-восточной части Германии из 300 озер в 214 был найден полосатый рак. В Польше численность популяций увеличилась от 57 в 1959 г. до 1383 в 2004 г., и в настоящее время *O. limosus* встречается на 75% территории Польши, исключением является только юго-восточная часть Польши (Holdich et al., 2006). В Чехии, за исключением восточных районов страны, полосатый рак широко распространен (Petrušek et al., 2006).

Таким образом, в мировой фауне речные раки представлены тремя семействами – Astacidae, Cambaridae, Parastacoidea и насчитывают более 640 видов. Раки встречаются на всех континентах (в Антарктиде в ископаемом виде), за исключением Африки и Индийского субконтинента. Филогенетически речные раки являются монофилетической группой, имеющей общего предка. Раки появились в юрский период 200–140 млн лет назад на суперконтиненте Пангея. Их эволюция хорошо согласовывается с дрейфом тектонических плит земли. Таксономические группы речных раков активно формировались в течение палеогена. Центрами видообразования этой группы животных являются в северном полушарии юго-восток США, в южном – юго-восток Австралии.

Популяции практически половины всех речных раков мира находятся в состоянии значительного снижения численности и угрозы исчезновения или вымирания.

Среди пресноводных беспозвоночных раки имеют наибольшие размеры тела. У большинства видов продолжительность жизни 2 года. Но есть виды, особи которых живут до 20 лет.

В Европе имеется шесть аборигенных видов раков. Речные раки Беларуси представлены двумя аборигенными видами – широкопалым *Astacus astacus*, длиннопалым *Astacus leptodactylus* и одним инвазивным – полосатым раком *Orconectes limosus*. *A. leptodactylus* является комплексом видов.

АНАЛИЗ ФАКТОРОВ СРЕДЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ЧИСЛЕННОСТЬ РАКОВ

Экологические факторы определяют характеристики особи – питание, скорость развития, плодовитость, продолжительность жизни и находят свое отражение в популяционных параметрах – плотности, динамике численности (Федоров, Гильманов, 1980, с. 84–132).

Численность раков, как и других организмов, может контролироваться как биотическими, так и абиотическими факторами.

3.1. Абиотические факторы

Диапазон изменения факторов, в пределах которых возможно существование раков, не остается постоянным, а варьируется в зависимости от многих причин. Это и особенности роста и развития раков в конкретных местах обитания или условий проведения экспериментов, поскольку условия, к которым раки были акклимированы, будут играть огромную роль в последующих экспериментах по определению возможных границ их существования при изменении факторов среды обитания. Например, верхняя температура существования раков будет выше у тех особей, рост и развитие которых протекали при относительно более высоких температурах. Соответственно раки, выращенные при низкой температуре, будут лучше переносить низкие пороговые значения температур. Это относится и к другим факторам среды обитания. Диапазон, в котором возможна нормальная жизнедеятельность раков, зависит от истории существования популяций раков, от их текущего физиологического состояния, общих условий обитания (полное отсутствие загрязняющих веществ или наличие до пороговых значений, которые угнетают жизнедеятельность популяции, но не приводят к полной гибели раков), а также от видовой принадлежности. Например, длиннопалый рак, адаптированный к 26 °С, в состоянии переносить резкое понижение температуры до 15 °С, равно как и повышение до 35,8 °С (Füreder et al., 2006). Как видим, нельзя с абсолютной точностью определить границы, в которых возможно существование раков.

Температура. Для нормальной жизнедеятельности и прежде всего размножения широкопалому раку необходимо, чтобы в летние месяцы средняя температура была больше 15 °С, но в реках температура может быть и ниже (Füreder et al., 2006). Оптимальная температура для роста раков – 16–24 °С (Zimmerman, 2012). Я. М. Цукерзис (Cukerzis, 1973) для широкопалого рака

приводит оптимальную температуру между 15 и 25 °С. Минимальной температурой для роста *A. astacus* является 10 °С (Rognerud et al., 1989). В целом с небольшими исключениями, касающимися существования широкопалого рака в текущих водах, для роста и развития раков в летние месяцы температура воды должна быть как минимум 10 °С, для размножения – 15 °С (Abrahamsson, 1966; 1971). Широкопалый рак в состоянии жить и при 28 °С и даже выше (Zimmerman, 2012).

Длиннопалый рак способен существовать в значительно большем диапазоне температур – 4–32 °С. Результаты работы (Hesni et al., 2008) показывают, что при 32 °С отмечается наибольшая скорость линьки, но одновременно и рост смертности особей этого вида. Для длиннопалого рака дельты Волги температурный диапазон еще шире – у молодежи зона температурной толерантности 10–34 °С. В термоградиенте от 21 до 29 °С наибольшая частота встречаемости самок приходится на температуру 25 °С (52%). Отмечается, что у сеголетков длиннопалого рака температурная устойчивость зависит от размеров особей. Крупная молодежь более устойчива к термальному воздействию – средняя летальная температура 39,1 °С, в то время как для мелкой – 38,4 °С (Колмыков, 2001).

Лучшая температура для линьки – 25 °С, при температуре 30 °С линочный период увеличивается, при этом отмечается повышение смертности. При 15 °С смертность не отмечалась, но скорость линьки была очень низкой (Hesni et al., 2009). Авторы делают вывод, что наилучшая выживаемость длиннопалого рака при температуре воды 25 °С и ниже.

Взвешенное вещество. При помещении длиннопалого рака в воду с большим количеством взвешенного вещества (Vey, 1977) он ограничивает свою двигательную активность, и наблюдается увеличение смертности. Этот эффект возникает из-за снижения респираторных возможностей раков. Также уменьшается и репродуктивный успех у самок, живущих в мутной воде, по сравнению с самками, обитающими в чистой воде. При высоком содержании растворенного кислорода в воде взвешенные вещества не играют большой роли.

Растворенный кислород. Широкопалый рак требует хорошего качества воды и высокого содержания кислорода в ней. Не переносит сильного дефицита кислорода и полностью отсутствует в мелководных, богатых растительностью озерах, в которых отмечаются зимние заморы (Järvekulg, 1958, с. 174). Содержание кислорода ниже 3–4 мг/л является минимальным значением устойчивого существования вида. В других публикациях (Lindroth, 1950) указывается, что для широкопалого рака растворенный кислород в концентрации 5 мг/л при температуре воды 15 °С можно рассматривать как нижнюю границу без проявления отрицательных эффектов. При содержании кислорода 2 мг/л раки могут покидать водоем, если такая возможность имеется (Füreder et al., 2006).

Я. М. Цукерзис (Cukerzis, 1988) отмечает, что при температуре 15–18 °С гибель широкопалого рака наступает в среднем при 1,07 мг/л. По другим данным (Nyström, 2002), летальная концентрация кислорода составляет 3,2 мг/л,

оптимальное содержание – больше 5 мг/л. Отметим, что для *Pacifastacus leniusculus* нижний предел выживания раков в межличиночный период может составлять 1,5 мг/л (McMahon, 1986).

Длиннопалый рак в состоянии переносить снижение содержания кислорода ниже 2 мг/л (Füreder et al., 2006). Я. М. Цукерзис (Цукерзис, 1989, с. 29) отмечает, что при температуре 15–18 °С гибель длиннопалого рака наступает при концентрации кислорода 0,59 мг/л.

Зависимость среднего уровня газообмена (Q , мл/ч) от массы (W , г) при температуре 20 °С выражается уравнением $Q = 0,194 W^{0,895}$ – для широкопалого рака и $Q = 0,178 W^{0,876}$ – для длиннопалого рака (Цукерзис, 1989, с. 30). Зависимости газообмена от массы тела у длиннопалого и широкопалого раков статистически не различаются (Умнов, 1976).

pH. Взрослые особи *A. astacus* в межличиночный период выживают при значениях pH 3,7 в течение не менее 3 дней (Appelberg, 1985), и раки линяют и выживают в течение не менее 2 месяцев в среде с pH 4,5. Верхний летальный предел для длиннопалого рака pH 12 (Cukerzis, 1973).

Длительное содержание раков в среде с pH 5,6 и ниже ингибирует скорость потребления кальция после линьки раков, что ведет к длительному сохранению мягкого панциря и делает раков очень уязвимыми и беззащитными. При pH 5,0 гемолимфа взрослых особей в межличиночный период теряет ионы Na^+ и Cl^- (Rognerud et al., 1989), pH 5,5 и ниже может быть причиной смертности яиц в период их развития. Низкие значения pH в первую очередь являются стрессом для молоди и яиц в период их эмбрионального развития. Взрослые раки менее подвержены отрицательному влиянию кислой среды и характеризуются сравнительно большей выживаемостью. Комплексная оценка фактора показывает неравнозначность его влияния на разные уровни организации биологических систем (организменном, популяционно-видовом, экосистемном). Показано (Seiler, Turner, 2004), что ацидофикация снижает скорость роста раков, но на популяционном уровне она производит положительный эффект. Этот эффект достигается благодаря модификации пищевых сетей, снижению численности хищников и доступности пищи для раков.

В целом рачьи водоемы Беларуси по гидрохимическим характеристикам относятся к гидрокарбонатно-кальциевым (Бонадысенко и др., 1970) с большим содержанием ионов кальция и хорошей забуференностью, что обеспечивает нейтральную или слабощелочную pH.

Кальций. Широкопалый рак существует в широком диапазоне концентрации кальция в воде и может встречаться в водоемах, где его содержание меньше 3–4 мг/л (Edsman et al., 2010) или даже 1 мг/л (Цукерзис, 1989, с. 35). Обычно считается, что содержание кальция 5 мг/л является предельным минимумом для раков, но в Норвегии встречаются многочисленные популяции широкопалого рака в озерах, где содержание кальция 2–3 мг/л (Füreder et al., 2006). Отмечается (Цукерзис, 1989, с. 35), что раки в состоянии существовать в водоемах с концентрацией кальция 1,0–1,84 мг/л. Тем не менее температура и концентрация кальция среди абиотических факторов определяются как

факторы, лимитирующие численность и распространение широкопалого рака. Нет информации о верхнем пределе содержания кальция в воде. Популяции широкопалого рака существуют и в карьерах в месте добычи мела.

Алюминий. Концентрация алюминия 250 мкг/л и pH 5 в течение 14 дней приводят к сублетальному эффекту через потерю гемолимфой Na^+ (Appelberg, 1985). Содержание раков в среде с алюминием влечет за собой значимое увеличение в гемолимфе хлоридов и осаждение алюминия на поверхности жабр.

Гидрокарбонаты. Содержание CO_2 в воде изменяет кислотность и, как следствие, осмотическую и ионную регуляцию у раков. Естественное влияние гидрокарбонатов низкое и слабое.

Нитраты. Для аквакультуры рыб и креветок содержание NO_2 и NH_3 очень важно. Высокие концентрации нитратов и амонийного азота также влияют и на раков.

Гуминовые кислоты. Влияние гуминовых кислот негативное вместе с взвешенным веществом и содержанием ионов железа.

Пестициды, гербициды, инсектициды. Влияние данных веществ очень значительно, но эти токсиканты многообразны, специфичны и определить какие-то общие предлетальные концентрации нельзя.

Субстрат. Один из важнейших факторов, определяющих численность раков. Предпочитаемым субстратом для раков является тот, который обеспечивает возможность строить убежища или предоставляет их. Укрытия используются раками для защиты от хищников, которыми могут быть чрезвычайно разнообразные позвоночные и беспозвоночные животные, включая и особей собственного вида. Особенно важно наличие убежищ для ювенильных особей как наиболее уязвимой стадии развития раков. Убежищами могут быть полости между крупным гравием, галькой, камнями, корнями растений, коряги и т. п., погруженная и надводная растительность. При отсутствии естественных укрытий в подходящем для этих целей грунте раки строят норы. В присутствии хищников раки предпочитают находиться в убежищах или мигрируют на мелководья, уходя от прессы хищников (Englund, Krupa, 2000). Неоднородность мест обитания, их разнообразие обеспечивает раков убежищами, что снижает воздействие на них хищников, в особенности на молодь раков, а также уменьшает риск каннибализма в период линек (Ackefors, 1996).

Широкопалый рак делает небольшие простые норы, которые могут начинаться сразу же от уреза воды, что отмечалось нами на пруду у детского лагеря «Зубренок» (Алехнович, Углянец, 2012). В реках раки предпочитают обрывистые берега. В местах, где физические свойства дна позволяют строить норы, плотность раков всегда выше по сравнению с теми, где имеются в наличии естественные укрытия (Hogger, 1988). Например, на р. Нечерская мы наблюдали до 5 экз./м² *A. astacus* в местах с обрывистыми берегами, удобными для строительства нор. Отметим, что норы были сделаны в плотном спрессованном торфе. Широкопалый рак в дневное время преимущественно находится в убежище (приспособленном для этих целей или сделанном самостоятельно) и покидает его только для питания, смены мест обитания

и участия в размножении. Длиннопалый рак менее привязан к убежищам и чаще использует в качестве укрытия естественную гетерогенность мест обитания. Обильные заросли погруженной водной растительности прекрасно используются длиннопалым раком в качестве убежищ, что позволяет ему обитать и в водоемах с мягким илистым дном в присутствии макрофитов (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004), что не характерно для широкопалого рака. Обычно ювенильные особи раков встречаются на небольших глубинах с обилием естественных укрытий, и с увеличением размеров раки смещаются на большие глубины (Hamrin, 1987).

3.2. Биотические факторы

Болезни. Известно достаточно много инфекционных заболеваний. Для европейских видов раков наиболее значима рачья чума, вызываемая фунгиоподобным агентом *Aphanomyces astaci* Schikoga, относимым к оомицетам.

Рачья чума – наиболее опасное заболевание раков. К нему очень чувствительны раки Европы и Австралии, но у американских видов раков оно не вызывает серьезных последствий (Oidtmann et al., 1999). Американские виды раков погибают от рачьей чумы только в случае значительного ослабления иммунитета (Cerenius et al., 1988). *A. astaci* имеет следующий жизненный цикл – живет в кутикуле, мышцах и нервах речных раков и неизвестна для других видов ракообразных. Когда рак погибает от инфекции, гифы прорастают через кутикулу наружу. На концах гифов образуются споровые шары с цистами. Из каждой цисты формируются зооспоры, которые покрыты ресничками и могут плавать. Зооспоры пытаются найти новых раков. При контакте с хитином зооспоры приклеиваются к нему и сбрасывают реснички. Если зооспора нашла нового рака, то она конструирует клеточные стенки, получается циста, которая прорастает в глубь хитиновых покровов и далее в более глубокие ткани, нервы и органы. Так происходит заражение рака. Таким образом, замыкается жизненный цикл. Но если зооспора прикрепилась к карапаксу других видов ракообразных (дафнии, циклопы и т. д.) или личинкам насекомых, поскольку зооспоры обладают неспецифическим хемотаксисом на хитиновые покровы, то цисты не прорастают, так как нет сигнала (сродства) со стороны хитиновых покровов на прорастание. Через несколько часов циста снова превращается в зооспору и покидает неподходящую жертву в поисках раков. Такие превращения могут повторяться до трех раз до тех пор, пока зооспора не найдет рака или не погибнет. Зооспоры в состоянии оставаться живыми 3–9 дней в воде с температурой 10 °С, в илу – до двух недель. Обычно зараженные раки погибают через 1–2 недели после инфицирования.

Идентификация заболевания – достаточно сложная процедура, даже если выделена грибковая культура в чистом виде (Oidtmann et al., 1999). Ранее рачья чума диагностировалась по следующим признакам: высокая смертность раков; численность других ракообразных не испытывает значительных колебаний; меняется поведение инфицированных раков: исчезает реакция избегания,

нарушается координация движений, суточный ритм активности, раки выползают из воды на берег. Для полного определения диагноза необходимо отметить наличие гифов в мягкой кутикуле, видимых в световой микроскоп; выделить чистую культуру *A. astaci* и по морфологическим особенностям идентифицировать вид; найти споры; убедиться в высоком уровне смертности раков.

В настоящее время это заболевание диагностируется с использованием молекулярно-генетических методов. Выделяется ДНК из образцов меланизированных кутикулярных тканей и проводится ПЦР анализ с использованием соответствующих праймеров (Vrålstad et al., 2009; Kozubíková et al., 2011).

Долгое время считалось, что рачья чума ведет к 100%-ной гибели аборигенных раков Европы. Но недавние исследования (Kokko et al., 2012; Schrimpf et al., 2012; Pârvulescu et al., 2012) показали, что патогенный агент *A. astaci*, вызывающий рачью чуму, может достаточно длительное время существовать с хозяином – аборигенным видом европейских раков. Очевидно, следует пересмотреть взгляды на влияние рачьей чумы на выживаемость аборигенных видов раков. В связи с этим изучение распространения возбудителя данного заболевания является одним из ключевых факторов управления и восстановления популяций раков.

Наряду с рачьей чумой существуют и другие заболевания раков, например микроспориоз, вызываемый *Thelohania contejeani*. Споры микроспориций локализуются внутри мускульных волокон, постепенно замещая ткани хозяина. Возбудитель зарегистрирован в нервных узлах, жабрах, поджелудочной железе и яичниках. Другой вид паразита *Psorospermium* spp. локализуется в коллагеновом слое артерий грудной части и соединительной ткани. Пораженные этой болезнью раки имеют ярко-белое брюшко, потому что мышечная ткань наполнена спорами микроспориций (Evans, Edgerton, 2002). В русскоязычной литературе заболевание имеет название фарфоровая болезнь, считается хроническим. Эпизоотии возникают летом. Заражение происходит вследствие каннибализма. Каннибализм чаще наблюдается в популяциях с высокой плотностью особей и в периоды массовой линьки. Фарфоровая болезнь отмечена нами в многочисленной популяции длиннопалого рака оз. Рожево. Движения больных раков медленные, зараженные особи не способны размножаться.

Еще одно достаточно широко распространенное заболевание – ржаво-пятнистая болезнь. Признаками заболевания являются красно-коричневые до черноты пятна, иногда даже дырки в хитиновых покровах раков. Возбудитель – паразитический гриб *Ramularia astaci*.

Это основные паразиты, и вызываемые ими заболевания наносят популяциям раков наибольший вред.

Обстоятельный обзор паразитов, патогенных организмов и комменсалов речных раков представлен в статье (Longshaw, 2011).

Хищники. Раков потребляют многие хищники: птицы, беспозвоночные, рыбы и млекопитающие (Алехнович, Кулеш, Сидорович, 1995; Цукерзис, 1989, с. 117). Наиболее серьезным хищником является угорь. Угрей можно использовать для контроля за численностью раков в тех случаях, когда присутствие

раков нежелательно. Угорь предпочитает питаться раками и, возможно, селективно их выбирает. В водоеме, где плотность угря составляет 0,2 кг/га, никогда не будет обильной рачьей популяции (Svardson, 1972). Но и в отношении угря не все так однозначно. В настоящее время среди особей европейского угря выделяют две морфы – узкоголовый и широкоголовый формы угря. Широкоголовый потребляет больших беспозвоночных, в том числе и раков, в то время как узкоголовый питается мелкими беспозвоночными и преимущественно водяными осликами *Asellus aquaticus* (Reynolds, 2011).

Окунь также является хищником по отношению к ракам, но его воздействие на популяцию раков гораздо меньшее, нежели угря. Только крупные окуни длиной более 15 см потребляют раков (Nyström et al., 2006).

В лабораторных экспериментах показано, что окунь – чрезвычайно эффективный хищник (Blake, Hart, 1995). В экспериментах в пруду в присутствии окуня активность раков была низкой. Низкая активность раков, в свою очередь, ведет к замедлению роста как результат малой, в том числе и пищевой, активности особей. Другие виды рыб – налим, щука – также иногда потребляют раков, но их влияние незначительно. В Каспийском море эффективным потребителем длиннопалого рака является белуга (Sokolsky et al., 1999).

Рыбы также могут быть конкурентами за пищу, соответственно, продуктивность рачьих популяций будет снижаться в водоемах с обилием рыб, однако последнее может быть реализовано только в прудовых условиях. Следует также отметить, что при наличии достаточного количества убежищ значение хищных видов рыб как фактора, снижающего численность раков, незначительно (Füreder et al., 2006). Насекомые – личинки стрекоз и хищные виды водных жуков могут выступать как опасные хищники, потребляющие молодь раков.

Существенными хищниками в отношении раков могут быть птицы – цапли, в том числе и белая цапля. Отмечается, что раков могут поедать чайки, утки, гагары (Hogger, 1988). Среди млекопитающих активными потребителями раков являются выдры, норки (Алехнович, Кулеш, Сидорович, 1995), которые могут значительно понижать численность раков в водоеме, особенно в малых реках и прудах.

3.3. Анализ влияния факторов среды на распространение и численность длиннопалого рака

Располагая большим массивом данных по распространению длиннопалого рака в водоемах Беларуси, мы рассмотрели большинство наиболее значимых абиотических и биотических факторов среды и попытались оценить их влияние на численность раков (Алехнович, Кулеш, Рошин, 2007).

Среди абиотических факторов среды выделяются различные ядовитые вещества, попадающие в водоемы с загрязнениями, а среди биотических – паразитарные заболевания. Но в данном случае не будем рассматривать непредсказуемые или в какой-то степени «случайные» факторы.

Проанализируем влияние обычных факторов, которые в широком диапазоне не оказывают явного регистрируемого воздействия на численность раков. Однако, взятые в совокупности, они могут в той или иной степени определять численность раков в конкретных местах обитания. Для такого рода исследований используются статистические методы факторного анализа. Нами был использован метод главных компонент (Носов, 1990, с. 148–193).

В качестве показателя численности раков в водоеме был взят улов одной ловушки за сутки (улов на одно усилие). Оценивалось влияние факторов, приведенных в табл. 3.1, на величину суточного улова. Генетический тип водоема – это современный трофический уровень (мезотрофный, мезотрофный с признаками олиготрофии, эвтрофный, высокоэвтрофный). Ихтиологический класс водоема – это рыбохозяйственная классификация водоемов (сигово-сетковые, плотвично-линевые, плотвичные, лещево-судачьи, лещево-щучье-плотвичные, карасева-линевые).

Геоморфологические, гидрохимические и гидробиологические характеристики рассматриваемых водоемов взяты из работы (Власов и др., 2004, с. 75–123).

В методе главных компонент вся совокупность данных ориентируется относительно осей главных компонент, при этом осей (иначе факторов) может быть несколько. Обычно, если их больше двух, геометрическая интерпретация полученных результатов очень затруднительна и неоднозначна. Поэтому всю совокупность данных по уловам на одно усилие длиннопалого рака, за растаемости макрофитами водоема, средней биомассе фитопланктона, зоопланктона и бентоса, прозрачности, цветности, перманганатной окисляемости, коэффициенту изрезанности, ихтиологическому классу и трофическому статусу водоема (табл. 3.1) мы разместили в пространстве двух главных компонент (Алехнович, Кулеш, Рощин, 2007) (рис. 3.1).

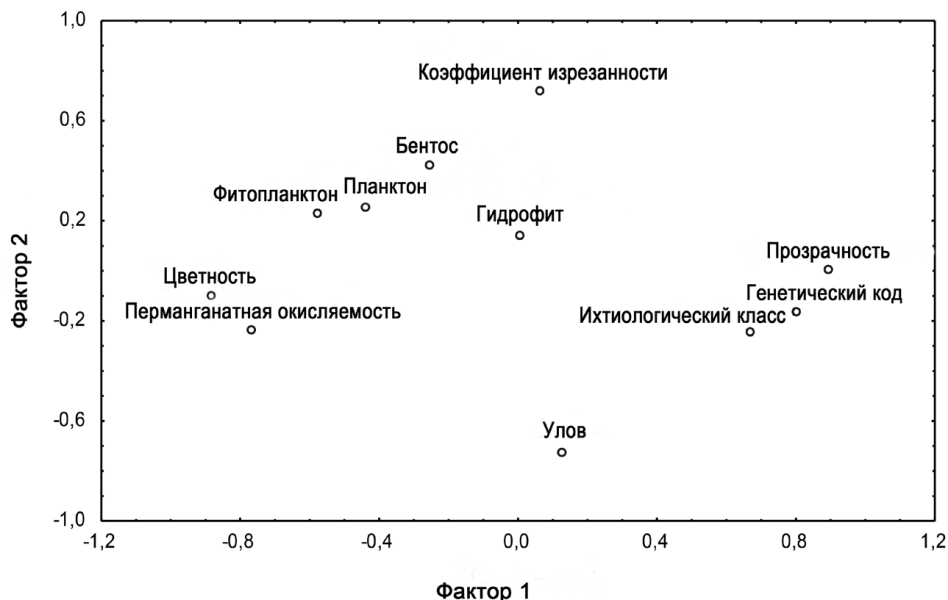


Рис. 3.1. Распределение рассматриваемых параметров среды обитания раков в пространстве двух главных компонент (факторов)

Таблица 3.1. Улов на одно усилие (экз./ловушка/сут) и значение некоторых параметров среды обитания длиннопаго рака в водоемах Беларуси

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Зарастаемость, %	Трофность*	Бентос, г/м ²	Зоопланктон, г/м ³	Фитопланктон, г/м ³	Коэффициент изрезанности**	Прозрачность, м	Цветность	Окисляемость, мгО ₂ /л	Ихтиологический класс***
1	4,54	100	Э	4,33	4,31	2,91	2,65	1,5	40	12,5	К-л
2	0,25	90	Э	6,33	2,86	45,40	2,31	0,6	90	13,0	К-л
3	0,75	9	Э	6,61	11,33	24,34	2,64	0,4	70	12,4	К-л
4	3,0	50	Э	6,00	4,00	5,00	3,23	2,0	70	13,3	П-л
5	3,04	10	Э	1,43	1,43	3,52	2,72	0,4	70	10,0	П
6	0,03	100	Э	16,65	0,31	15,20	3,94	1,4	90	15,1	П
7	0,22	100	Э	9,35	0,97	9,45	2,87	2,5	25	6,5	К-л
8	0,08	90	Э	25,07	1,37	1,73	3,35	2,0	27	11,1	Л-с
9	0,13	70	Э	2,48	0,50	1,15	4,28	3,0	25	11,9	П
10	0,71	70	М	1,24	1,42	2,12	2,54	3,5	20	4,9	Л-с
11	0,21	60	М	6,53	1,15	9,93	3,26	5,0	12	5,2	П-л
12	0,21	70	Э	7,24	0,30	1,97	0,56	1,7	50	11,3	П
13	0,06	50	Э	9,94	9,08	0,64	6,77	2,0	30	6,3	П-л
14	5,55	80	М	1,15	1,03	2,16	3,32	4,6	15	5,9	П
15	0,42	80	Э	2,10	2,60	4,70	2,26	2,0	40	9,1	П
16	0,51	80	МО	1,04	0,51	0,46	3,82	4,0	10	4,7	С-с
17	0,28	10	Э	3,89	3,08	1,40	2,92	1,0	60	9,8	Л-с
18	0,40	90	Э	2,00	2,04	27,57	7,65	1,5	50	6,7	Л-с
19	1,01	70	М	4,15	1,73	0,57	3,04	2,9	10	7,2	П-л
20	0,12	70	М	13,09	0,57	0,96	2,74	2,5	30	6,2	Л-щ-п
21	0,98	80	Э	4,64	1,60	1,94	2,82	2,9	55	10,7	Л-п
22	7,5	90	М	3,86	1,31	5,80	2,16	2,9	25	7,5	П-л
23	2,47	90	Э	3,92	2,48	3,55	3,36	0,9	40	12,8	П

* Э – эвтрофный; М – мезотрофный; МО – мезотрофный с признаками олиготрофии.

** Отношение длины береговой линии к квадратному корню из площади зеркала озера.

*** К-л – карасево-линевый; П-л – плотвично-линевый; П – плотвичный; Л-с – лещево-судачий; Л-щ-п – лещево-щульче-плотвичный; С-с – ситово-сетковый.

Как видно из рис. 3.1, цветность, перманганатная окисляемость, биомасса фитопланктона, планктона, бентоса образуют группу факторов, равно как и ихтиологический класс водоема и его тип. Но уловы на одну ловушку в данной системе рассматриваемых факторов не зависят от этих величин и не определяются ими. Поскольку ни в отдельности с каждым из рассматриваемых параметров (нет достоверно значимых корреляционных зависимостей), ни в совокупности от обобщающих факторов уловы не находятся в достоверной зависимости. Относительная численность раков, выражаемая как улов на одно усилие в единицу времени, находится особняком на данном рисунке.

Используя процедуру варимакс вращения, можно добиться такого размещения осей главных компонент, что в области определения фактора 2 уловы будут значимо коррелировать с коэффициентом изрезанности водоема ($r = 0,72$). Просматривается определенная закономерность совместного варьирования признаков – улов на одно усилие и изрезанность береговой линии водоемов, и эта закономерность может быть не случайной. Но доля в общей дисперсии, объясняемой второй компонентой, достаточно мала (13%), и мы считаем, что в таком случае нужно с осторожностью подходить к интерпретации выводов. Рассуждая логически, есть все основания предполагать связь между изрезанностью береговой линии и численностью раков в водоеме, поскольку, чем больше изрезанность, тем больше благоприятных мест для роста и развития молоди раков. Молодь раков распределяется и встречается на мелководьях, тем самым она уходит от прессы многих хищников, прежде всего рыб и взрослых раков, а с увеличением изрезанности береговой линии увеличивается и количество мелководий и благоприятных мест обитания для молоди раков.

Наибольшая смертность раков наблюдается на ранних стадиях онтогенеза, т. е. в период роста и развития молоди. Если молодь растет в хороших, защищенных от хищника условиях, соответственно, будет высоким пополнение и многочисленной вся популяция раков водоема.

Отметим, что в области определения фактора 1 очень тесно взаимосвязаны такие параметры, как прозрачность, цветность, перманганатная окисляемость и трофический статус водоема. Фактором 1 объясняется 36% изменчивости общей дисперсии. Достаточно большой процент изменчивости и достоверная корреляция рассматриваемых параметров по первой оси главных компонент (фактор 1) указывает на то, что используемый метод работает, позволяет выделить группы параметров и изучить совместную вариабельность измеряемых величин. Но в отношении численности раков четких решений получено не было. Численность раков, выражаемая в наших условиях как улов на одно усилие, меняется независимо от других рассматриваемых параметров.

Таким образом, многофакторный анализ не выявил достаточно четких зависимостей численности раков от рассматриваемых параметров среды обитания. Схожие результаты получены и для *A. pallipes* – многофакторный анализ физических параметров не обнаружил различий в местообитаниях с присутствием раков и их отсутствием (Renai et al., 2006).

Несмотря на то, что факторы среды в водоемах и водотоках Беларуси являются приемлемыми для раков, их плотность в отдельных озерах, равно как и средние размеры особей, колеблется в широком диапазоне, и это явление не уникально и встречается повсеместно в Европе. Без явно видимых причин и казалось бы в хороших условиях обитания популяции раков могут иметь очень низкую численность и характеризоваться широкой вариабельностью средних размеров особей. Для поиска причин были проведены исследования на озерах и реках юга Швеции (Nyström et al., 2006). Установлено, что средние размеры раков в озерах коррелируют с содержанием хлорофилла в планктоне, т. е. с трофическим статусом водоема. Другие компоненты – наличие камней, средние размеры гравия (как потенциальные убежища), биомасса хищников были взаимосвязаны с обилием раков как комплекс факторов. Продуктивность озер не связана с обилием раков, но доступность гальки оказывает воздействие (как места для убежищ). Пополнение взрослых особей взаимосвязано с доступностью укрытий для молоди. Исследования авторов показывают влияние хищников и внутривидовой конкуренции на обилие раков. Эти факторы варьируются в разных экосистемах в зависимости от доступности убежищ. Как в озерах, так и в реках качество субстрата является важным фактором, определяющим обилие раков. Но для рек это справедливо только в случае низкой численности рыб-хищников.

Таким образом, исследованный диапазон большинства рассматриваемых параметров среды обитания в водоемах и водотоках Беларуси не оказывает значимого влияния на численность популяции длиннопалого рака. Это значит, что практически любое озеро Беларуси пригодно для обитания раков. Полученные доказательства зависимости численности раков от степени изрезанности береговой линии в целом имеют слабую выраженность и статистически не убедительны. Тем не менее эта связь может иметь опосредованное отражение в повышении уровня выживаемости молоди раков благодаря изрезанности береговой линии и наличию большого количества мелководий, где молодь раков находит относительно более благоприятные условия для своего роста и развития.

В то же время наличие в большом количестве погруженной водной растительности в водоеме, т. е. макрофитов, при сравнении большого количества водоемов с использованием методов многофакторного анализа не позволяет выделить его как значимый фактор. Это обстоятельство указывает на то, что раки могут создавать достаточно обильные популяции и в водоемах, где макрофиты представлены в небольшом количестве, и высшая водная растительность необязательно является условием, определяющим высокую численность раков. Этот вывод следует из наших исследований, но он находится в некотором противоречии с данными других авторов. Значение макрофитов как корма для раков и убежища для молоди очень высоко (Momot, 1995; Ilheu, Barnardo, 1995). Макрофиты можно рассматривать как элемент, усложняющий местообитания, и в зависимости от наличия или отсутствия хищников и обес-

печенности раков кормом может быть различным функциональный ответ популяции раков на данный фактор (Corkum, Cronin, 2004). Однако по этому параметру (зарастаемость водоемов) мы рассматриваем схожие водоемы (табл. 3.1) и не имеем достаточно репрезентативной выборки, что не позволяет сделать содержательные выводы.

В оз. Олтуш существовала массовая высокопродуктивная популяция длиннопалого рака (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004). В обилии раков в популяции оз. Олтуш определяющую роль играли макрофиты, покрытие дна которыми приближалось к 100%. Макрофиты представляли укрытия, служили объектами питания и позволяли ракам распространяться по всей акватории озера, несмотря на мягкое сапропелевое дно. Водохранилище Светлогорское также имело схожую степень зарастаемости высшей водной растительностью и также в конце XX в. характеризовалось высокопродуктивной популяцией длиннопалого рака (Алехнович, Кулеш, 2005а). Но наши работы, проведенные в 2014 г., показали, что численность раков в водохранилище оказалась небольшой. Суточный улов одной раколовкой составил 0,14 экз. Одновременно нами было отмечено, что зарастаемость водохранилища еще больше усилилась. Очевидно, макрофиты благотворно влияют на численность раков только до определенной степени, при очень высокой биомассе погруженная водная растительность прямо или косвенно (что более вероятно) начинает угнетать речных раков. В то же время есть примеры водоемов – водохранилище Солигорское, Локтыши, где поток энергии в экосистеме идет по фитопланктонному пути, макрофиты практически отсутствуют, но популяции длиннопалого рака имеют относительно высокую численность.

При отсутствии доминирующих факторов численность популяции раков зависит от всего комплекса параметров среды обитания и особенностей их проявления и изменения.

Раки встречаются во всех типах озер Беларуси. Наиболее широко представлены в Беларуси эвтрофные озера, которые составляют 78% всего количества, мезотрофные – 12, мезотрофные с признаками олиготрофии – 9, дистрофные – 1% (Гигиняк и др., 2000; Власов и др., 2004, с. 75–123).

Особое значение имеют харовые водоросли, поскольку являются важным компонентом в пищевом рационе раков и способствуют усилению кальциевого обмена в их организме.

Ширина распространения высшей растительности в эвтрофных водоемах от 3 до 1500 м, глубина от 1 до 5 м. Процент зарастания составляет от 7% до полного зарастания. В мезотрофных среднеглубоких озерах ширина распространения растительности (рогоз, роголистник, камыш, телорез и др.) составляет 5–600 м, глубина от 1 до 6 м.

К группе водоемов, благоприятных для существования в них раков, относятся и мезотрофные озера с признаками олиготрофии. Эталон – оз. Долгое (встречается длиннопалый рак). Типичными представителями являются озера Волос Южный (широкопалый рак), Гиньково (длиннопалый рак). Доля

мелководий от общей площади составляет 6–30%. Доминирующие виды растительности представлены рдестом, роголистником, осоками, харой. Мезотрофные озера с признаками олиготрофии богаты кислородом не только во время циркуляции, но и в периоды стагнации, что является положительным фактором для обитания раков.

Дистрофирующие озера мелководны. Внешне озера этого типа отличаются высоким зарастанием надводными макрофитами и представителями земноводных растений, занимающих широкие полосы сплави́н. Доминируют тростник, уруть, телорез. Ширина их распространения 30–200 м, глубина 1 м. Процентное отношение мелководий к площади озер достигает 95%. Литораль заиленная.

Широкая эврибионтность раков и отсутствие строго определенных доминирующих факторов, контролирующих их численность, подтверждена и другими исследованиями. Так, *Austropotamobius torrentium* встречается в водотоках и водоемах Чехии в большом диапазоне физических и химических параметров воды без видимого влияния на плотность популяции (Vlach, Svobodova, Fischer, 2012). Параметры среды обитания играют роль ограничивающего фактора только при высоких или крайне низких значениях.

Среди множества абиотических факторов, оказывающих влияние на численность популяций раков, исследователи выделяют наиболее значимые – температура воды, качество воды, целостность (физическая ненарушенность) водоемов или водотоков. Среди биотических – болезни, внутривидовая и межвидовая конкуренция, хищничество (Olsson, 2008; Lodge, Hill, 1994). Ограничив круг факторов только теми, которые нами рассматривались, можно утверждать, что на обилие раков отдельных популяций оказывает влияние инфекционное заболевание – рачья чума, межвидовая и внутривидовая конкуренция (как один из результатов – каннибализм), хищничество. Из абиотических факторов наиболее важными следует считать температуру воды, pH, содержание кислорода (Reynolds, 2002; Nyström, 2002; Skurdal, Taugbøl, 2002).

Рассматриваемые факторы начинают значимо влиять на обилие раков только при высоких или очень низких значениях. В зоне обычных колебаний они вполне толерантны для речных раков. Следствием, вытекающим из этих результатов, является невозможность построить типологию рачьих водоемов, положив в основу какие-то определенные особенности водоема или водотока.

Если рыбохозяйственная типология водоемов Беларуси была успешно проведена (Костаусов и др., 1997), то построение рачьей типологии водоемов на тех принципах, которые положены в основу рыбохозяйственной, не представляется возможным.

Таким образом, оптимальная температура для роста широкопалых раков – 16–24 °С, но они способны жить и при 28 °С и даже выше. Зона температурной толерантности длиннопалого рака шире – 15–34 °С. Лучшая температура

для роста этого вида – 25 °С. Оптимальное содержание кислорода – больше 5 мг/л.

На обилие раков отдельных популяций влияют инфекционные заболевания – рачья чума, межвидовая и внутривидовая конкуренция, хищничество. Из абиотических факторов наиболее важными следует считать наличие убежищ, температуру воды, содержание кислорода.

Многофакторный анализ показал, что практически любое озеро Беларуси пригодно для обитания раков.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЕЧНЫХ РАКОВ В ВОДОЕМАХ БЕЛАРУСИ

Для лучшего понимания особенностей распространения раков в водоемах и водотоках Беларуси приведем общую гидрологическую характеристику страны.

4.1. Краткая характеристика водоемов и водотоков Беларуси

Территория Республики Беларусь включает пять основных речных бассейнов: Днепра, Припяти, Западного Буга, Немана и Западной Двины (рис. 4.1). По территории Беларуси проходит Черноморско-Балтийский водораздел, который делит Беларусь примерно на две равные части: 58% площади относится к бассейну Черного моря и 42% — к бассейну Балтийского моря (География Беларуси, 1977).

Бассейн Балтийского моря. Юго-западные районы страны занимает бассейн Западного Буга. Эта река берет начало в Украине, протекает по границе Беларуси и Польши и недалеко от Варшавы впадает в Вислу.

Северо-западная часть Беларуси охвачена бассейном Немана. В пределах Беларуси он протянулся на 459 км. Площадь водосбора составляет около 35 тыс. км².

Северную часть страны занимает бассейн Западной Двины, площадь которого в пределах страны превышает 33 тыс. км². Как и Днепр, река берет начало в России, но несет свои воды в Балтийское море через Россию, Беларусь и Латвию.

Бассейн Черного моря. Самый большой речной бассейн образует Днепр со своими притоками. На территории Беларуси он занимает почти 64 тыс. км². Днепр – самая большая река Беларуси. Она берет начало в России и несет свои воды в Днепроовский лиман Черного моря в Украине. Протяженность р. Днепр на территории страны составляет 700 км.

Второй по размерам речной бассейн в пределах Беларуси образует Припять. Площадь водосбора реки в пределах страны немного меньше – 53 тыс. км². Река берет начало на западе Украинского Полесья и с запада на восток пересекает Полесскую низменность. На территории Беларуси ее протяженность 500 км.

Всего Беларусь насчитывает 20 800 рек и 10 800 озер суммарной площадью не менее 3000 км² водоемов и водотоков (Блакiтная кнiга, 1994), в большинстве из которых существуют популяции речных раков.

В Беларуси можно выделить две области, где концентрируется большое количество озер: на севере в Поозерье и юге в Белорусском Полесье, в цен-

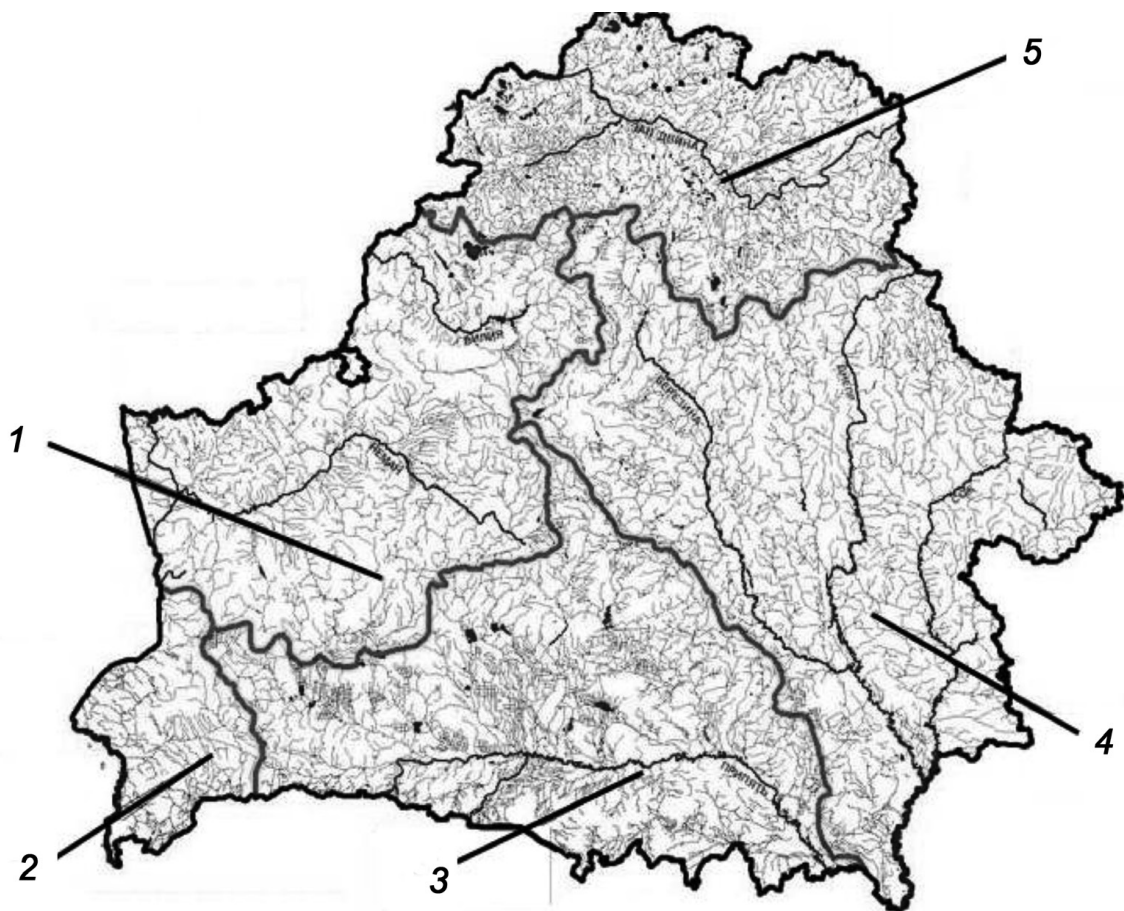


Рис. 4.1. Речная сеть Беларуси. Бассейн Балтийского моря: 1 – бассейн Немана; 2 – бассейн Западного Буга; 5 – бассейн Западной Двины. Бассейн Черного моря: 3 – бассейн Припяти; 4 – бассейн Днепра

тральной части страны озер относительно меньше. Соответственно, и численность раков пропорциональна количеству и размерам водоемов и водотоков.

Наиболее значительные озерные водоемы Беларуси концентрируются на севере страны в Белорусском Поозерье и связаны с деятельностью последнего вюрмского ледника. В бассейне Западной Двины свыше 2800 озер, в бассейне Немана их более 1000. Среди озер Белорусского Поозерья много глубоководных стратифицированных озер (Якушко и др., 1988, с. 5–28).

Очень много мелких озер на юге страны, в бассейнах Днепра и Припяти. Если считать вместе со старицами, то их здесь больше 6500 (Якушко и др., 1988, с. 5–28). В основном это речные старицы, более значительные водоемы занимают древние понижения поверхности и относятся к мелководным озерам-разливам. Однако встречаются на Полесье небольшие, но довольно глубокие озера карстового происхождения.

Все водоемы Беларуси расположены в пределах зоны смешанных лесов, общие ландшафтные и в особенности климатические условия которой определяют современный облик водоемов, их питание, направленность гидрохимических

и биологических процессов. Вместе с тем озера способны сохранять множество черт реликтового характера, не типичных для современных природных условий. Это свидетельствует о консервативности водоемов как природных комплексов. Озера Северной Беларуси отражают особенности ледниковой и позднеледниковой эпох, стабилизированных в строении котловин, распространении ледниково-озерных отложений, наличии реликтовых видов и форм животных и растительных организмов. В облике котловин и гидрохимическом режиме озер Белорусского Полесья сохранились черты доантропогенных морфоструктур и древних карстовых процессов (Якушко, 1981).

Из климатических факторов в жизни озер большое значение имеет солнечная радиация. Поозерье характеризуется относительно низкими температурами по сравнению с остальной территорией Беларуси.

Большинство водоемов и водотоков Беларуси пригодно для существования популяций речных раков. Во многих из них речные раки встречаются. В то же время для речных раков характерны резкие колебания численности, иногда до полного исчезновения из водоема. Поэтому встречаемость тех или иных видов раков в отдельных водоемах не является раз и навсегда установленным фактом, следует учитывать относительный характер наших знаний о распространении раков.

4.2. Распространение широкопалого рака

Закономерности распространения широкопалого рака становятся более очевидными, когда анализируется встречаемость вида в привязке к большим региональным районам, к бассейнам крупных рек. В Беларуси это бассейны Западной Двины, Немана, Днепра и Припяти как составной части бассейна Днепра.

Водоемы и водотоки Беларуси являются местами исконного существования широкопалого рака (Цукерзис, 1989, с. 24). Первоначально на территории современной Беларуси встречался только широкопалый рак. В настоящее время в водоемах Беларуси обитает два аборигенных вида раков: широкопалый и длиннопалый.

Безусловно, естественное распространение раков в наше время играет второстепенную роль, поскольку и эти процессы определяются в основном хозяйственной деятельностью человека.

Интенсивно эксплуатируя запасы раков, человек проводил и их расселение. Например, предполагается, что *A. astacus* был вселен в водоемы Швеции из России в 1568 г., а позже и в Финляндию (Westman, 1973). Активную роль играл человек и в расселении раков во Франции, Ирландии, а также в Америке, Австралии, Африке (Gherardi, 2007).

В Беларуси широкопалый рак чаще встречается в водоемах северной части водосбора реки Западная Двина и занимает довольно обширную территорию от Россонского до Городокского районов Витебской обл. (Кулеш, Алехнович, Аблов, 1996).

Распространение раков в водоемах и водотоках не является раз и навсегда установленным фактом. Кроме того, значительное количество водоемов и водотоков не позволяет нам в относительно короткий промежуток времени сделать фаунистическую съемку в пределах всего бассейна. В связи с этим для оценки основных тенденций динамики популяций речных раков в водоемах и водотоках бассейна Западной Двины нами были выбраны два административных района. Они территориально расположены по оба берега реки и характеризуются широким спектром водоемов, различных по происхождению, морфометрии и гидрохимическим показателям.

Бассейн Западной Двины. Бассейн Западной Двины формирует 12 тыс. больших и малых рек. Только на территории Беларуси в бассейне реки насчитывается свыше 2800 озер общей площадью более 2 тыс. км² (Власов и др., 2004).

Полевые работы по изучению распространения и численности речных раков были проведены на территории Россонского (июль–август 2011 г.) и Глубокского (июль–август 2012 г.) р-нов Витебской обл. Для оценки многолетней динамики были использованы материалы исследований, выполненных в 1993 г. в Россонском р-не, а также данные мониторинга широкопалого рака в Глубокском р-не за период 2005–2012 гг.

Россонский р-н расположен на севере Витебской обл. Его площадь составляет 1,9 тыс. км². Район мало освоен, около 60% территории занимают леса, 20% – сельскохозяйственные угодья. В границах района расположены 192 озера, наибольшие из них Нещердо, Усвечье, Волобо, Белое, Синьша, Шевино. Крупнейшая река – Дрисса, ее основные притоки Свольна, Ницца, Нещерда.

Глубокский р-н расположен в северно-западной части Витебской обл. и занимает площадь свыше 1,8 тыс. км². Около 30% площади района занимают леса, 54% – сельхозугодья. На территории района находится 106 озер, из них наиболее крупные Шо, Долгое, Плисса.

Россонский р-н. В ходе инвентаризации популяций речных раков обследовано 10 озер различного генетического типа, а также пять малых и средних рек (Дрисса, Ницца, Нещерда, Межево, Ершовская) (Алехнович, Максименков, Молотков, 2011). Большинство озер проточные или сточные и расположены в водосборе рек Ницца (Городец, Городно, Шевино) и Дрисса (Волобо, Оптино, Шепельно, Селявское, Убежо, Пролобно, Валуйское) (табл. 4.1).

В результате исследований обитание широкопалого рака установлено в озерах Городец, Валуйское, Убежо, Селявское, реках Нещерда и Межево. В озерах Волобо и Оптино отмечен длиннопалый рак.

Глубокский р-н. В ходе инвентаризации обследовано 36 озер (табл. 4.2) различных генетических типов, расположенных в водосборе рек Аута, Мнюта, Березовка, Плисовка, Половица, Лучайка (Алехнович, Максименков, Молотков, 2013).

В водосборе р. Мнюта были обследованы озера Ивесь, Шо, Долгое, Псуя, Свядово, Большая Плисса, Мнюта, Велец, Каравайно, Большой Супонец, Окунево, Белое в окрестностях д. Ивесь, Белое в окрестностях д. Бобровщина,

Таблица 4.1. Распространение и основные размерные показатели речных раков в водоемах Россонского р-на (2011 г.)

Водоем	Пол	Длина, см		Количество особей	Орудие лова
		минимум–максимум	средняя		
<i>Длиннопалый рак</i>					
Оз. Волобо	Самка	11,4	–	1	Сачок, раколовка
	Самец	11,9	–	1	
Оз. Оптино (сборы 2007 г.)	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	9,7	–	1	
<i>Широкопалый рак</i>					
Оз. Городец	Самка	9,5–10,6	9,9±0,6	3	Раколовка
	Самец	8,5–10,0	9,2±0,6	4	
Оз. Валуйское	Самка	7,8–9,0	8,4±0,8	2	Ручной сбор
	Самец	–	–	–	
Оз. Убежо	Самка	6,8–7,2	7,0±0,3	2	Ручной сбор
	Самец	6,2	–	1	
Оз. Селявское	Самка	7,2	–	1	Ручной сбор
	Самец	–	–	–	
Р. Нещерда	Самка	7,2	–	1	Ручной сбор
	Самец	–	–	–	
Оз. Оптино (сборы 2007 г.)	Самка	10,2	–	1	Ручной сбор
	Самец	–	–	–	

Боброво, Миличино, Гулидовское. Обитание длиннопалого рака установлено в озерах Ивесь, Шо, Долгое, Псуя, Свядово, Большая Плисса, Мнюта, Велец, Гулидовское. В системе озер в окрестностях д. Бобровщина – Белое, Боброво, Кривое, Круглое, а также в оз. Миличино раки не обнаружены. Широкопалый рак отмечен нами только в оз. Белое, расположенном к юго-востоку от оз. Ивесь.

В водосборе р. Аута длиннопалый рак выявлен в озерах Шиловское, Гиньково, Горецкое, Качаново, Сельчанское, Белое и Кривое, однако его обитание не установлено в оз. Горецкое, через которое протекает р. Аута.

Также обитание длиннопалого рака установлено в озерах в водосборе р. Березовка (Ластовичское, Чичеловское, Нарушевское, Белое в окрестностях г. Глубокое, Мушкатское, Шубицкое, Забельское), р. Лучайка (Сельцы, Пырщина).

В водосборе р. Половица длиннопалый рак был отмечен в озерах Березовское и Белое в окрестностях д. Бушки, тогда как в оз. Сетовское речные раки встречены не были. В водосборе р. Плисовка также отмечен *A. leptodactylus* (Малая Плисса), но не был обнаружен в оз. Церковище.

Анализ динамики состояния популяций речных раков в Глубокском и Россонском районах показывает, что в настоящее время существует выраженная тенденция снижения численности и распространения широкопалого рака и его замещения длиннопалым.

В ходе исследований, выполненных в 1993 г. в Россонском р-не, обитание широкопалого рака было установлено в р. Нечерская (место истока из оз. Глубокое), Межево (в районе оз. Мылинское) и оз. Волобо (табл. 4.3). Кроме того, остатки хитинового покрова широкопалого рака обнаружены в экскрементах выдры и американской норки в реках Дрисса, Нища, Свольна, Ахонка.

Таблица 4.2. Распространение и основные размерные показатели речных раков в водоемах Глубокского р-на (2012 г.)

Водоем	Пол	Длина, см		Количество особей	Орудие лова
		минимум–максимум	средняя		
<i>Длиннопалый рак</i>					
Оз. Псуя	Самка				Ручной сбор
	Самец	10,4–12,7	11,3±0,9	5	
Оз. Ивесь	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	10,2	–	1	
Оз. Долгое	Самка	–	–	–	Ручной сбор, раколовка
	Самец	5,3–5,6	–	2	
Оз. Свядово	Самка	6,7–10,7	8,1±2,3	3	Ручной сбор
	Самец	10,0	–	1	
Оз. Гиньково	Самка	7,3–9,2	8,3±0,6	10	Ручной сбор, раколовка
	Самец	–	8,6±0,9	14	
Оз. Мнюта	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	8,2–8,5	–	2	
Оз. Большая Плисса	Самка	9,4–12,5	11,0±1,1	8	Раколовка
	Самец	7,6–8,5	–	2	
Оз. Малая Плисса (сборы 2001 г.)	Самка	–	–	–	Раколовка
	Самец	9,9–10,7	10,3±0,4	3	
Оз. Нарушевское	Самка	8,5	–	1	Ручной сбор
	Самец	7,4–8,2	7,8±0,4	3	
Оз. Мушкатское	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	8,5–9,6	–	2	
Оз. Станулевское	Самка	9,0	–	1	Ручной сбор
	Самец	–	–	–	
Оз. Гулидовское	Самка	7,0–11,5	9,3±1,7	6	Раколовка
	Самец	6,9–11,0	9,6±1,6	8	
Оз. Сервечь	Самка	8,5–10,3	–	2	Раколовка
	Самец	7,2–10,8	8,7±1,7	4	
Оз. Белое (возле оз. Чичелинское)	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	8,7	–	1	
Оз. Ластовичское	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	9,6	–	1	
Оз. Чичелинское	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	10,5	–	1	
Оз. Сельцы	Самка	11,0	–	1	Раколовка
	Самец	12,2–13,1	–	2	
Оз. Пращино	Самка	9,1	–	1	Ручной сбор
	Самец	8,7–11,1	–	2	
Оз. Окунево	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	13,4	–	1	
<i>Широкопалый рак</i>					
Оз. Белое (возле оз. Ивесь)	Самка	–	–	–	Ручной сбор
	Самец	11,9	–	1	

Таблица 4.3. Распространение и размерная структура широкопалого рака в Россонском р-не (1993 г.)

Водоем	Пол	Длина, см		Количество особей	Орудие лова
		минимум–максимум	средняя		
Оз. Волобо	Самка	7,0	–	1	Раколовка
	Самец	5,7–12,5	8,4±3,1	3	
Р. Межево	Самка	6,0–9,7	8,2±0,9	25	Ручной сбор
	Самец	6,0–1,5	9,0±1,2	55	
Р. Нечерская	Самка	3,4–7,3	5,3±1,5	16	Ручной сбор
	Самец	4,2–11,5	6,8±2,0	19	

Оз. Волобо находится в водосборе р. Дрисса, которая посредством проток соединяет в единую систему озера Глыба, Островцы, Оптино, Синьша, Пролбно. В конце прошлого века широкопалый рак был отмечен в оз. Волобо и р. Дрисса. Это позволяет предполагать, что ранее широкопалый рак заселял всю систему вышеперечисленных водоемов.

В 2007 г. в оз. Оптино при проведении исследований были отмечены особи как широкопалого, так и длиннопалого раков. Начиная с 2011 г. в системе этих озер широкопалый рак не регистрировался, отмечен только длиннопалый. Это обстоятельство дает основание утверждать, что за период 1993–2011 гг. особи широкопалого рака либо погибли, либо были вытеснены длиннопалым раком.

В 2011 г. широкопалый рак отмечен в озерах Городец, Валуйское, Убежо, Селявское. В отличие от озер системы р. Дрисса их можно отнести к слабопроточным, а оз. Валуйское – к бессточным. Кроме того, широкопалый рак выявлен в малых реках – Нещерда и Межево. Изолированные или малопроточные озера, равно как и верховья рек, достаточно хорошо защищены от переноса рачьей чумы больными раками или активного перемещения самих спор, что обуславливает сохранение в них в длительном временном промежутке популяций широкопалого рака.

Оценивая результаты проведенных исследований на территории Россонского р-на, можно сделать заключение о достаточно высокой встречаемости широкопалого рака в водотоках и водоемах района (50% от всех обследованных водных объектов).

В Глубокском р-не в настоящее время сохранилась только одна популяция широкопалого рака в оз. Белое, расположенном в верхней части водосбора р. Шоша. Все другие обследованные водоемы, входящие в ее водосбор, заселены длиннопалым раком, в том числе и оз. Ивесь, расположенное в одном километре от оз. Белое и соединенное с ним протокой. По всей видимости, проникновению длиннопалого рака в оз. Белое в настоящее время препятствуют бобровые плотины, устроенные на протоке, и труба-переезд через проселочную дорогу, расположенная выше уровня стока через нее.

На границе Полоцкого и Глубокского районов в оз. Каравайно длительное время существовала популяция широкопалого рака. Мониторинговые наблю-

дения за популяцией широкопалого рака на данном озере проводились ежегодно в течение ряда лет.

В июне 2006 г. в оз. Каравайно среди особей широкопалого рака был обнаружен один самец длиннопалого рака. Уловы широкопалого рака ловушками I типа (без наживки) колебались в пределах 0,18–0,30 и в среднем составляли $0,24 \pm 0,08$ экз./ловушка/сут.

В 2007 г. в озере наряду с широкопалым раком в ловушках начал встречаться и длиннопалый рак, который составил 3,2% от общего количества отловленных особей двух видов.

Поскольку в 2006 и 2007 гг. исследования осуществлялись в идентичный период года, проведено межгодовое сравнение уловов широкопалого рака. Средние уловы за одни сутки ловушками I типа в июне 2006 г. и мае 2007 г. не различались ($t = 1,01$; $p = 0,35$). Постоянство уловов раков при межгодовом сравнении указывает на стабильную численность популяции.

В 2007 г. сравнили уловы широкопалого рака ловушками разного типа. В мае 2007 г. уловы ловушками I типа характеризовались большей изменчивостью и колебались от 0,44 до 4,47 экз./ловушка/сут, составляя в среднем $1,41 \pm 1,56$ экз./ловушка/сут. Очень высокие уловы (4,47 экз./ловушка/сут) отмечены только однажды в период изменения погодных условий и устойчивого сильного ветра в одном направлении, что повлекло за собой сгон поверхностных вод и подъем воды с нижних горизонтов у одного берега, где стояли ловушки. Очевидно, эти особенности обмена водных масс инициировали повышенную двигательную активность раков, что увеличивало вероятность их попадания в ловушки. Для ловушек II типа в мае уловы колебались от 0 до 0,25 и в среднем составили $0,13 \pm 0,18$ экз./ловушка/сут. Для ловушек I типа уловы изменялись от 0 до 4,47, что в среднем составило $1,41 \pm 1,56$ экз./ловушка/сут. При сравнении суточных уловов ловушками I и II типов статистически значимых различий не обнаружено ($t = 1,11$; $p = 0,31$).

В 2008 г. уловы широкопалого рака ловушками I типа изменялись от 0,31 до 0,62 (в среднем $0,51 \pm 0,17$ экз./ловушка/сут). Уловы ловушками II типа колебались от 0,29 до 0,67 (в среднем $0,48 \pm 0,27$ экз./ловушка/сут). Различия в уловах ловушек I и II типов также статистически не достоверны ($t = 0,14$; $p = 0,90$).

Численность длиннопалого рака в уловах продолжала расти и составила в 2008 г. 20% от общего числа выловленных особей двух видов, в 2010 г. – 55%.

Соотношение самцов и самок широкопалого рака в уловах в мае было примерно одинаковым – 1,17:1, в конце июня преобладали самцы в соотношении 7:1. В октябре соотношение в уловах самцов к самкам было 3,36:1.

Средние размеры самцов и самок в уловах разных лет приведены в табл. 4.4.

Для анализа размерной структуры популяции представлены данные 2007 г. (рис. 4.2) как наиболее массовые сборы.

Следует отметить быстрое замещение широкопалых раков длиннопалыми в оз. Каравайно, о чем свидетельствуют данные мониторинга *A. astacus*, полученные в рамках наблюдений за животными, включенными в Красную

Таблица 4.4. Размерные показатели самцов и самок широкопалого рака в уловах разных лет в оз. Каравайно

Дата сборов	Пол	Число особей	Длина, мм		
			средняя \pm s. d.	минимальная	максимальная
30 июня 2006 г.	Самец	14	100,5 \pm 11,7	86,0	128,0
	Самка	2	103,5 \pm 7,8	98,0	109,0
23 мая 2007 г.	Самец	146	102,7 \pm 12,8	72,0	143,0
	Самка	125	93,0 \pm 7,2	75,0	114,0
11 октября 2008 г.	Самец	37	103,0 \pm 8,5	84,0	121,0
	Самка	11	95,5 \pm 7,2	83,0	107,0

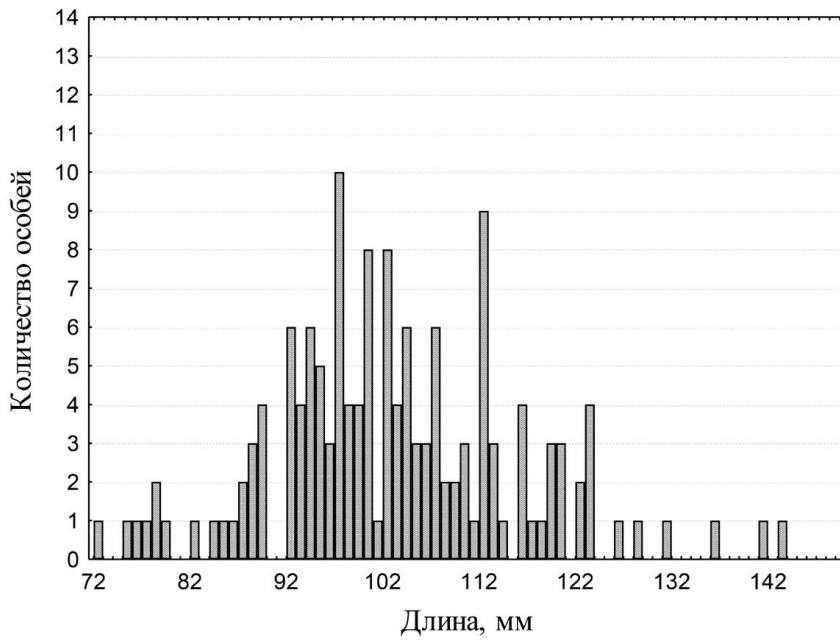
книгу Республики Беларусь. До 2005 г. в этом водоеме регистрировался только широкопалый рак. Впервые единичные экземпляры длиннопалого рака отмечены здесь в 2006 г. В 2008 г. численность длиннопалого рака составила 20% от общего числа выловленных особей двух видов, в 2010 г. – 55% (Алехнович, Байчоров, Кулеш, 2011). Таким образом, в течение 6 лет в оз. Каравайно длиннопалый рак смог стать доминирующим видом. Эти данные показывают, что межвидовая конкуренция является мощным фактором и ее необходимо обязательно учитывать при разработке стратегии поддержания широкопалого рака в ареале.

Мониторинговые исследования, проведенные в 2012 г., показали полное отсутствие раков в озере. Широкопалый и длиннопалый раки исчезли из водоема. Оз. Каравайно расположено среди лесов, где отсутствуют сельскохозяйственные угодья и населенные пункты, поэтому попадание в воду бытовых или сельскохозяйственных загрязнений можно исключить. Наиболее вероятная причина исчезновения – рачья чума.

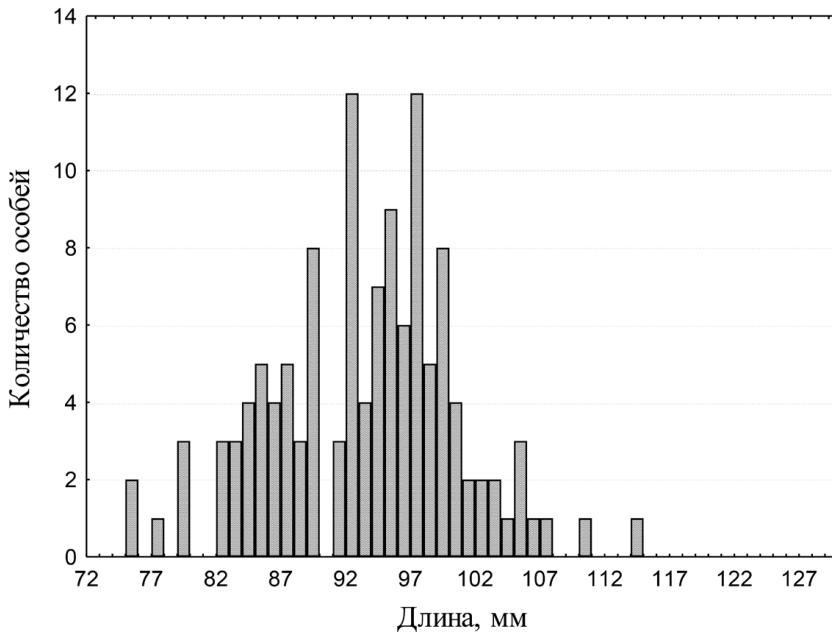
Таким образом, в настоящее время встречаемость широкопалого рака в водоемах Глубокского р-на составляет менее 3%, что свидетельствует о высоком уровне угрозы для региональных популяций этого вида.

Россонский и Глубокский районы характеризуются сравнительно низким уровнем хозяйственной освоенности водосборных площадей, что способствует поддержанию довольно высокого качества поверхностных вод. Лов широкопалого рака запрещен, по этой причине снижение численности этого вида не связано с промыслом и любительским ловом раков. Учитывая данные многолетних наблюдений, можно полагать, что основными причинами исчезновения широкопалого рака или многократного снижения их численности являются инфекционные заболевания – в первую очередь рачья чума.

С гибелью раков исчезает рачья чума, и водоем снова становится пригодным для жизнедеятельности раков. Восстановление рачьих популяций происходит за счет раков, сохранившихся как в водоеме, так и в связанных с ним водотоках. Длиннопалый рак по сравнению с широкопалым характеризуется большей подвижностью, пищевой активностью, скоростью роста и плодовитостью, поэтому заселение новых мест обитания активней осуществляется особями длиннопалого рака.



а



б

Рис. 4.2. Размерная структура самцов (а) и самок (б) широкопалого рака из оз. Каравайно (21–25 мая 2007 г.)

Широкопалый рак исчезает и из речных экосистем. Так, настоящими исследованиями не было подтверждено обитание *A. astacus* в реках Дрисса и Ницца. Этот вид отмечен в верхнем течении р. Нещерда, тогда как в нижнем течении у ее впадения в р. Дрисса он выявлен не был. Таким образом, раки исчезают в первую очередь в низовьях и среднем течении рек, в то время как в верховьях они могут сохраняться. Также большая часть проточных озер в Россонском и Глубокском районах в настоящее время заселена длиннопалым раком, тогда

как широкопалый рак сохранился в основном в замкнутых и слабопроточных водоемах.

Как в Глубокском, так и Россонском районах без принятия активных природоохранных мер *A. astacus* в ближайшей перспективе может исчезнуть. Единственная популяция широкопалого рака в Глубокском р-не в оз. Белое не защищена от исчезновения и может погибнуть как в результате проникновения в это озеро длиннопалых раков, так и из-за попадания в водоем рачьей чумы.

В связи с этим для поддержания популяции широкопалого рака в Глубокском р-не в рамках выполнения проекта ПРООН-ГЭФ «Интеграция вопросов сохранения биоразнообразия в политику и практику территориального планирования в Беларуси» было осуществлено вселение 300 особей данного вида в подходящие водоемы. Для этого были подобраны малопроточные озера, не заселенные длиннопалым раком и подходящие по совокупности гидробиологических показателей: оз. Белое в окрестностях д. Бобровщина и оз. Миличино.

При получении положительного результата по расселению *A. astacus* проведенные мероприятия могут быть перенесены в другие регионы, в том числе и в Россонский р-н. Экспресс-анализ морфометрических, гидробиологических, гидрохимических и иных показателей водоемов свидетельствует о пригодности около 30 озер для создания новых популяций широкопалого рака.

Наряду с расселением особей широкопалого рака следует проводить комплекс мероприятий по поддержанию существующих популяций, выявлению новых, осуществлять мониторинг популяций и их мест обитания, внедрять в практику подходы, способствующие сохранению этого уникального вида. Существование данного вида в настоящее время во многом зависит от целенаправленных действий человека по охране и увеличению его численности. При этом крупные проточные водоемы и реки целесообразно использовать для промысловой эксплуатации ресурсов длиннопалого рака (Алехнович, Максименков, Молотков, 2012).

В конце XX в. популяции широкопалого рака отмечались в Полоцком р-не в озерах бассейна Свины: Большое и Малое Белые, оз. Чербомысло. Несколько в стороне находилась достаточно обильная популяция в оз. Боровенок Чашницкого р-на. В Городокском р-не устойчивые популяции широкопалого рака существуют в бассейне р. Оболь – оз. Верино и р. Ловать (место выхода из оз. Задраческое) (Кулеш, Алехнович, 1994; Kulesh, Alekhnovich, Ablov, 1999; Struzynski, Kulesh, Alechnovich, 2001).

Браславский р-н. В рамках работ по реализации международного проекта «Создание трансграничной особо охраняемой природной территории «Аугшдаугава – Браславские озера» и формирование предпосылок для управления единой территорией» были проведены работы по оценке распространения редкого исчезающего вида широкопалого рака. Исследовались водоемы в границах Национального парка «Браславские озера» и озера, прилегающие к белорусско-латвийской границе (Алехнович, Молотков, 2014).

В данном регионе до проведенных исследований было известно только одно место встречаемости широкопалого рака – озера Южный и Северный Волосо. Нами дополнительно обнаружены популяции широкопалого рака в озерах Альбеновское, Милашковское, Янка и р. Усвица (Алехнович, Молотков, 2014).

Характеристика водоемов. Площадь оз. Альбеновское 47 га. Литоральная зона узкая с резким свалом в глубину, дно озера до глубины 5–6 м песчаное, глубже – сапропелевое; зарастаемость 5–7%, прибрежная растительность: тростник, рдесты, роголистник, кубышка желтая; прозрачность 1,6 м; вода содержит гуминовые кислоты, цветность порядка 80°. Озеро соединено протокой с оз. Богинское. На юго-восточном берегу озера расположена д. Товщина, которая населена преимущественно дачниками. Состояние популяции широкопалого рака неудовлетворительное. Уловы раков составили 0,1 экз./ловушка/сут.

Площадь оз. Милашковское 17,5 га. Зарастаемость 10%, полоса зарастания шириной 5–20 м, прибрежная растительность представлена тростником; прозрачность 1,5–2,0 м; вода содержит гуминовые кислоты, цветность порядка 60°. Склоны котловины пологие, берега песчаные, местами заторфованы. Озеро соединено пересыхающей протокой с р. Янка. На северо-восточном берегу озера расположена д. Милашки. Состояние популяции широкопалого рака удовлетворительное. Уловы раков составили 0,25 экз./ловушка/сут.

Площадь оз. Янка 17,8 га. Зарастаемость 30%, полоса зарастания шириной 5–30 м, прибрежная растительность представлена тростником, осоками, хвощами, кубышкой желтой; прозрачность 1,5–2,0 м; вода содержит гуминовые кислоты, цветность порядка 80°. Литоральная зона узкая, выстлана песчаными отложениями до глубины 1–2 м, далее – сапропель. Склоны котловины пологие, на севере, северо-западе и западе распаханы, с юга и юго-востока прикрывает лесной массив. На северо-западном берегу озера расположена д. Милашки. Рекой Янка озеро соединяется с оз. Богдановское и р. Дисна. Состояние популяции широкопалого рака удовлетворительное. Уловы раков составили 0,25 экз./ловушка/сут.

Площадь оз. Волосо Северный 421 га. Зарастаемость 5–10%, литоральная зона шириной 1–200 м, резко переходит в крутой склон. Прибрежная растительность развита в средней степени, представлена в основном тростником, осоками, камышом озерным, дно до глубины 5–6 м песчаное, покрыто харовыми водорослями и погруженной водной растительностью (рдесты, элодея, водяной мох), далее выстлано глинистыми илами; прозрачность 5–7 м. Протокой озеро соединяется с оз. Снуды. Оз. Волосо Северный соединено естественным переходом с оз. Волосо Южный. На северо-восточном берегу расположен поселок Абабье, на восточном – база отдыха «Леошки». Состояние популяции широкопалого рака неудовлетворительное. Уловы раков составили 0,1 экз./ловушка/сут.

Площадь оз. Волосо Южный 118 га. Зарастаемость 5–10%, литоральная зона шириной 1–200 м, резко переходит в крутой склон. Прибрежная растительность развита в средней степени, представлена тростником, осоками, дно

до глубины 5–6 м песчаное, покрыто харовыми водорослями и погруженной водной растительностью (рдесты, элодея, водяной мох), далее выстлано глинистыми илами; прозрачность 5–7 м. Озеро соединяется с оз. Волосо Северный. Состояние популяции широкопалого рака неудовлетворительное. Уловы раков составили 0,1 экз./ловушка/сут.

Р. Усвица соединяет озера Иказнь и Дривяты. Глубина реки в летний период составляет 20–50 см, донные отложения – гравий, валуны. Течение реки быстрое. Вблизи реки расположены населенные пункты Иказнь, Укольск, Озеравцы. Состояние популяции неудовлетворительное – отмечены только единичные особи, которые были пойманы сачком.

Общая характеристика популяций. В Браславском р-не во всех обнаруженных местах обитания популяций численность широкопалого рака низкая. Сопоставляя наши исследования с проведенными ранее, можно констатировать неуклонное снижение численности раков в оз. Волосо. Так, в конце прошлого века уловы раков были близки к 2 экз./ловушка/сут. Основная причина снижения численности популяции в оз. Волосо – интенсивный лов раков отдыхающими туристами. Озеро заслуженно пользуется огромной популярностью у туристов. Благодаря высокой прозрачности популяция широкопалого рака интенсивно облавливается раколовами, которые для этих целей используют маску, трубку или еще более эффективный метод – акваланги.

Пересыхающей протокой оз. Милашковское через р. Янка соединяется с оз. Янка, поэтому наличие широкопалого рака как в одном, так и в другом озере вполне закономерно. Следует отметить, что р. Янка берет начало из оз. Богдановское и далее течет на юг, соединяясь с названными озерами. В оз. Богдановское нами не были обнаружены раки. По информации местного населения, еще в прошлом году в оз. Богдановское было много раков. Если причиной исчезновения раков в оз. Богдановское считать появление в нем инфекционного заболевания – рачьей чумы, то в будущем можно ожидать исчезновение раков и в озерах ниже по течению р. Янка.

Следует отметить и еще одну систему озер: Золво, Шилово, Средник, Поддворное. Нашими исследованиями раки не обнаружены в оз. Золво и Шилово. Однако 20–30 лет назад раки в этих водоемах были. Так, в кабинете биологии Шиловской школы находится экспонат широкопалого рака. Рак был выловлен из оз. Шилово. Рассматриваемая система озер в прошлом была населена широкопалым раком, и ее можно рекомендовать для восстановления популяций широкопалого рака.

Р. Усвица, соединяя озера Дривяты и Иказнь, очевидно, является последним рефугиумом широкопалого рака в системе озер Дривяты – Иказнь. В оз. Дривяты в настоящее время встречается длиннопалый рак. Наличие широкопалого рака в оз. Иказнь остается открытым.

Раки не обнаружены нами в малых озерах в приграничной территории Беларуси с Латвией. Это озера Шаранец (4,4 га), Пшигудка (13 га), Белое (5 га), Круглое (18 га), Каменка (16 га), Ольшанка (10 га), Плюсы (155 га), Ильжа (23 га),

Усач (8 га), Шарино (4 га), два озера у д. Спринды (5 и 1 га). За исключением оз. Плюсы, все остальные являются малыми лесными заболоченными озерами. Озера мелководные, гумифицированные, часто на дне озера обнаруживаются торфяные отложения. Обилие поступающей из леса органики в виде листового опада и создаваемое органическое вещество в самом озере часто приводят к заморам в зимнее время или же снижению содержания кислорода в воде до порогового для широкопалого рака значения (< 2 мг/л).

В целом распространение широкопалого рака в Браславском регионе характеризуется высокой фрагментарностью и невысокой численностью особей в сохранившихся популяциях. На современном этапе низкая численность раков объясняется неблагоприятным воздействием на них хозяйственной деятельности человека, интенсивным промыслом, инфекционными заболеваниями. Загрязнение водоемов промышленными, сельскохозяйственными или бытовыми стоками для данного региона в целом нельзя считать определяющим численность раков, все остальные факторы в той или иной степени также оказывают влияние на численность раков. Кроме этого, для Браславского региона следует отметить еще один фактор регуляции численности раков – наличие специализированного потребителя раков. Таким специализированным хищником для раков является угорь. Основные водоемы Национального парка «Браславские озера» зарыблены угрем, и естественно ожидать интенсивного потребления им раков. Там, где есть угорь, никогда не будет многочисленной популяции раков.

Для сохранения широкопалого рака в данном регионе, как, впрочем, и в других, важна не численность особей отдельных популяций, а количество популяций. В трансграничной особо охраняемой природной территории «Аугшдаугава – Браславские озера» в белорусской части встречаемость популяций краснокнижного вида широкопалого рака относительно велика, но везде плотность особей в них незначительна, что указывает на неустойчивость существующих популяций. Стратегия сохранения широкопалого рака в Браславском р-не должна быть направлена на постоянное создание новых популяций.

Центральная часть Беларуси. В центральной части Беларуси исследованиями был охвачен Национальный парк «Нарочанский», который находится на водоразделе речных бассейнов – часть рек относится к бассейну Западной Двины и часть к бассейну р. Неман. Исследования раков Национального парка «Нарочанский» осуществлялись с 1995 г. по текущее время, но они не носили системного характера по выяснению распространения видов, а всегда выполнялись как сопутствующие другим целям. В первую очередь наши исследования были направлены на получение большого ряда наблюдений за несколькими популяциями длиннопалого рака с целью выяснения особенностей роста особей и расшифровки по размерной структуре возрастной структуры популяций.

В НП «Нарочанский» широкопалый рак отмечен в р. Нарочанке от истока из оз. Нарочь и практически по всей длине реки (75 км). Протокой с р. Нарочанка

связано оз. Слободское, в котором поселения широкопалого рака обнаружены на южной и юго-западной сторонах озера. Оз. Слободское не входит в состав национального парка и отмечается нами, так как тесно взаимосвязано с р. Нарочанка. В оз. Рудаково в 1990-х годах встречались единичные экземпляры широкопалого рака наряду с длиннопалым. В 2004 г. раки в оз. Рудаково нами не обнаружены. Широкопалый рак отмечается также на всем протяжении р. Смолка (Алехнович, Кулеш, 2008). Р. Смолка вытекает с южной стороны оз. Вишневецкое и связывает его с оз. Свирь. В 2011 г. широкопалый рак обнаружен в мелиоративном пруду возле детского лагеря «Зубренок» (Алехнович, Углянец, 2012). Со слов местного населения, раки в данный пруд были переселены из р. Нарочанка в 2005 г. (табл. 4.5). За исключением оз. Слободское, в местах обитания численность раков была достаточно низкой. В НП «Нарочанский» широкопалый рак встречался преимущественно в водотоках и водоемах бассейна р. Неман.

Таблица 4.5. Суточный улов и средние размеры особей широкопалого рака некоторых водоемов НП «Нарочанский»

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Средняя длина, см±среднеквадратичное отклонение		Время обследования
		самцы	самки	
Р. Нарочь	0,25	7,3±2,4	8,5±1,0	07.1995 г.
Оз. Болдук	0,30	8,6±1,1	7,1±1,5	07.1995 г.
Оз. Рудаково	0,23	9,8±2,0	9,9	07.1996 г.
Р. Смолка	–	10,1±1,2	10,0±1,2	07.1996 г.
Оз. Слободское	2,68	9,0±1,1	8,3±0,6	06.2000 г.
Пруд у д/л «Зубренок»	0,90	10,5±1,0	10,2±0,7	05.2011 г.

Популяции широкопалого рака характеризуются особями небольших размеров – средние размеры самцов изменялись от 7,3 до 10,1 см. Максимальная длина самцов 12,2 см. У самок средние размеры варьировались от 7,1 до 10,0 см. Максимальная длина самок составила 11,8 см.

Бассейн Днепра. В бассейне р. Припять (наибольшем притоке р. Днепр) нами уже не регистрируются популяции широкопалого рака. Есть все основания предполагать, что его нет в водоемах и водотоках бассейна Припяти. В границах Гомельской обл. в бассейне Днепра и его крупных притоков – Березине, Соже нами уже также не регистрируется широкопалый рак, его замещает длиннопалый. Казалось, что и в границах Могилевской обл. в бассейне Днепра мы будем встречать преимущественно длиннопалого рака. Но проведенная в 2012 г. инвентаризация водоемов и водотоков Чаусского и Мстиславского районов выявила наличие популяций только широкопалого рака. Второй вид – длиннопалый рак в водоемах и водотоках этих районов не обнаружен.

Чаусский р-н расположен на востоке Могилевской обл. в междуречье Прони, Баси и Ресты, он занимает часть Оршанско-Могилевской равнины. Ведущая роль в формировании рельефа принадлежит Сожскому леднику и его водно-ледниковым потокам.

Самой крупной рекой в районе является Проня, которая имеет два притока – реки Бася и Реста, много мелких рек и ручьев. На притоке Ресты, р. Рудея, построена плотина и создано водохранилище с зеркалом 265 га.

В Чаусском р-не раки не обнаружены во всех относительно крупных реках: Проне, Ресте, Рудее, Кошанке, Радуче.

Единственный водоем, где были найдены раки, – р. Вилейка у д. Новоселки (Алехнович, Молотков, 2013). В данном месте нами обнаружен широкопалый рак. Река имела глубину до 1 м с прозрачностью до дна, берега сильно заросли. Русло реки умеренно извилистое. Дно песчаное, местами суглинистое. Русло в межень сильно зарастает водной растительностью. Река с медленным течением и чертами равнинного водотока. Берега закустарены с обильным произрастанием ольхи. Грунты илисто-песчаные, илистые. На берегах развиваются мозаичные сообщества тростника и осок с участием камыша лесного.

Длина р. Вилейка 30 км, площадь водосбора 147 км². Из 30 км длины отрегулированный участок составляет 13,5 км (Тюльпанов, 1948). На реке ниже по течению тех мест, где был отмечен широкопалый рак, расположен ряд водохранилищ, но в них раки не обнаружены, хотя раньше они там были (данные районной инспекции природных ресурсов и охраны окружающей среды). Не подтвердились сведения о наличии раков в реках Каменка, Радуча, Кошанка в пределах Чаусского р-на, хотя относительно недавно они там встречались.

Мстиславский р-н расположен в северо-восточной части Могилевской обл. в пределах Оршанско-Могилевской возвышенной равнины. Рельеф района пологоволнистый с большим количеством мелких холмов, с долинами рек, ручьев и густой сетью оврагов и балок. Основными водотоками являются реки Сож и Вихра, протекающие в восточной части района. На юге района к этим рекам можно добавить р. Натопы, особенно после слияния Черной и Белой Натопы.

В Мстиславском р-не нашими исследованиями были охвачены реки Белая и Черная Натопы в районе деревень Мазолово, Доброе, Ластригино, но нигде в этих местах раки не были обнаружены. Также раки не выявлены в р. Молотавня, где ранее было очень много раков (сведения местного населения). Раки не встречены и в р. Вихра выше впадения в нее р. Черная. В самой р. Черная раки также не обнаружены, хотя совсем недавно они там отмечались (сведения местного населения).

Широкопалый рак обнаружен в водохранилище у д. Курманово на р. Ремествлянка (Алехнович, Молотков, 2013). Водоохранилище руслового типа. Площадь порядка 31 га. Максимальная глубина до 3 м, основные глубины до 2 м. Грунт дна плотный. Берега в верховьях водохранилища и правой верхней части покрыты лесом, кустарником. Нижняя часть как левого, так и правого берега преимущественно безлесая.

Популяция широкопалого рака в водохранилище достаточно многочисленная, в уловах преобладали особи общей длиной 10–12 см.

Широкопалый рак отмечен также и в водохранилище у д. Андроны на р. Кошанка (Алехнович, Молотков, 2013). Раки были обнаружены в районе подпорной дамбы в месте слива воды. Водоохранилище запрудного типа. Глубина водоема до 2,5 м, дно песчаное, заиленное. Зарастание слабое, прибрежно-водная растительность представлена тростниками, ширина зарастания в отдельных местах до 20 м. В водной растительности доминируют рдесты. Водоохранилище Андроны принимает в себя тало-дождевой смыв территории селения, автодорог. Берега испытывают рекреационную нагрузку: здесь находятся пляжи и места отдыха населения. Площадь водоема порядка 32 га. Раки встречаются и ниже по течению за водохранилищем в самой р. Кошанка. Напомним, что в этой реке, но уже в соседнем Чаусском р-не, раки не были обнаружены.

Реки Ремествлянка и Кошанка в верхнем течении перед водохранилищами маловодны и в целом больше походят на ручьи с небольшим течением с преобладанием на дне песчаных и песчано-илистых грунтов. Очевидно, раки в водохранилищах размножились благодаря их наличию в данных реках. Все это указывает на важную роль малых рек в сохранении популяций широкопалого рака.

То обстоятельство, что в Чаусском и Мстиславском районах нами обнаружены только популяции краснокнижного вида – широкопалого рака, придает особую ценность данным районам как резерватам широкопалого рака. Отметим, что широкопалый рак в этих районах встречался только в малых реках или в водохранилищах на малых реках.

Гидробиологические характеристики малых рек в значительной степени зависят от тех процессов, которые происходят в наземных экосистемах на территории водосбора. Любая антропогенная деятельность, осуществляемая в наземных ландшафтах, так или иначе отражается на состоянии малых рек, протекающих в этих ландшафтах, приводит в том числе и к трансформации биологических сообществ. Наиболее значимые изменения в малых реках происходят под прессингом таких видов антропогенной деятельности, как сельское хозяйство и урбанизация. Происходящие при этом загрязнения малых водотоков различными растворенными и взвешенными веществами, а также изменение их гидрологического режима в результате зарегулирования стока или спрямления русла вызывают перестройку в структуре водных биоценозов (Крылов, 2005).

При усилении сельскохозяйственной нагрузки на участки малых рек увеличивается количество детрита в бентосных отложениях и повышается роль детритных пищевых сетей. Избыток органического вещества, образующийся в результате зарастания и заиления, накапливается в виде отмерших частиц растений (водных, околводных, наземных, листового опада), детрита и потребляется видами-детритофагами. В реки, подверженные техногенному загрязнению и урбанизации, поступает достаточно много токсичных соединений (тяжелые металлы, фенолы, ПАВ), которые отрицательно сказываются

на гидробионтах. Как следствие, все продукционные процессы снижаются, равно как и биомасса. В таких условиях преимущество получают наименее специализированные по питанию виды. Наибольшее видовое разнообразие отмечается в малых реках в не нарушенных хозяйственной деятельностью человека участках. В таких условиях в питании раков могут быть представлены личинки двукрылых насекомых (в первую очередь личинки комаров-звонцов), нимфы поденок, зарослевые формы низших ракообразных, мелкие формы моллюсков и водные макрофиты. В целом животные с бентосными формами пищевых цепей получают преимущество и в состоянии найти в малых реках обилие пищи. Безусловно, при сильном загрязнении численность бентосных животных значительно снижается и вся бентофауна обедняется. Раки с их высокой пищевой пластичностью в состоянии компенсировать нехватку животной пищи за счет потребления водной растительности и детрита.

Таким образом, теоретически небольшие изменения в экосистемах малых рек, вызванные деятельностью человека, не оказывают значимого влияния на численность в них раков. Малые реки остаются достаточно благоприятными местами обитания раков. Можно утверждать, что данные места обитания – это настоящие рефугиумы для популяций широкопалого рака. Популяции широкопалого рака малых рек Могилевской обл. следует рассматривать как потенциальный источник особей для расселения в малые реки других районов страны.

Длиннопалый рак в водотоках и водоемах Чаусского и Мстиславского районов не обнаружен. Все места встречаемости популяций широкопалого рака в рассматриваемых районах относятся к притокам 3–4-го порядка бассейна Днепра. Так, р. Вилейка является притоком 4-го порядка р. Реста и рек Проня, Сож и Днепр. Р. Кошанка – приток 3-го порядка (водохранилище Андроны) р. Проня и рек Сож, Днепр. Р. Ремествлянка (водохранилище Курманы) – приток 3-го порядка р. Проня и рек Сож, Днепр.

Как видим, широкопалый рак в Чаусском и Мстиславском районах сохранился только в малых реках 3–4-го порядка или водохранилищах на них. Нет сомнения, что это исконные места обитания широкопалого рака, к существованию в которых у него выработались определенные адаптации. В этом уникальность данных популяций и, соответственно, высокая ценность.

Дрибинский р-н. В Дрибинском р-не популяции широкопалого рака существуют в пруду «Запольский» и в пруду у д. Никольск.

Пруд у д. Никольск Дрибинского р-на образован в результате строительства дамбы и перекрытия ручья № 53 (согласно картам), являющегося левым притоком р. Быстрая и р. Проня. Верховья пруда и левый берег покрыты лесом, кустарниками, правый – преимущественно безлесный. Пруд руслового типа. Площадь 4 га. Максимальная глубина – до 3 м, основные глубины до 2,5 м. Грунт дна плотный.

Гидрохимический режим пруда «Никольск» незначительно изменяется в течение года. Благодаря мелководности содержание кислорода высоко в течение всего безледного периода. В период ледостава содержание кислорода не определялось, но в пруду «Никольск» никогда не регистрировался дефицит кислорода и не наблюдалось зимних заморозов. Содержание растворенного кислорода в летний период составило порядка 7,3 мг/л, в ноябре – 8,1 мг/л. Прозрачность воды в пруду «Никольск» в августе была 1,1 м. Значение рН в августе 2010 г. – 8,5, в ноябре 2009 г. – 7,9.

Количество сульфатов в ноябре составило 8,40–9,53 мг/л, хлоридов – 16,7–17,2 мг/л. В зимний период содержание азота аммонийного составляет в среднем 0,28 мг/л, содержание фосфатов – 0,04 мг/л (данные Межрайонной лаборатории аналитического контроля Дрибинской райинспекции природных ресурсов и охраны окружающей среды). В августе содержание растворенного фосфора было 0,34 мг/л (собственные данные). Следует отметить резкие колебания содержания хлоридов в воде пруда: в ноябре – 16,7–17,2 мг/л, в августе – 0,14 мг/л. Таким образом, химический состав воды в течение года характеризуется большой вариабельностью и может различаться по одним и тем же показателям на два порядка. Водоем мелководный, малый по площади и небольшой по глубине, поэтому любые, даже незначительные, поступления химических элементов с площади водозабора ручья сразу же приводят к значительным изменениям химического состава воды. В целом же химический состав воды по основным показателям находится в толерантных границах для жизнедеятельности широкопалого рака.

Берега пруда узкой полосой заросли высшей надводной растительностью – осоками, камышом, тростником и другими растениями. Пруд «Никольский» густо зарос погруженной водной растительностью. В верховьях пруда заростаемость на площади 70–80 соток составляет 100%. Основными донными растениями являются элодея, рдесты. Водоем никогда не цветет, очевидно, по той причине, что основные потоки энергии идут по бентосному пути. Наличие в большом количестве макрофитов следует рассматривать как положительный фактор для жизнедеятельности раков, особенно для молодежи, которая находит убежище и корм среди водорослей.

Из рыб в пруду «Никольск» в большом количестве встречается окунь, что следует рассматривать как отрицательный фактор. Окунь в состоянии в большом количестве потреблять молодь раков, особенно если для последних недостаточно укрытий. Следует отметить, что в пруду нет и никогда не было щуки. Вероятно, основная причина ее отсутствия – невозможность проникновения щуки в пруд. Представляется целесообразным рекомендовать вселение щуки в пруд: она могла бы в определенной степени контролировать численность окуня и тем самым снижать уровень смертности молодежи раков из-за потребления окунем. Сама по себе щука редко поедает раков, поскольку у нее засадный тип охоты и она реагирует на быстродвижущуюся жертву, в то время как у окуня пастбищный тип питания и он выедает все съедобные объекты.

В пруду «Никольск» в ноябре 2011 г. обнаружен широкопалый рак. Уловы раков составили 0,1 экз./ловушка/сут, что указывает на немногочисленность популяции. Визуальный просмотр ручья ниже по течению за дамбой также позволил обнаружить широкопалого рака.

Вторым водоемом в Дрибинском р-не Могилевской обл., где обнаружен широкопалый рак, является пруд «Запольский» у д. Заполье. Пруд «Запольский» имеет площадь 10 га, находится в верховьях р. Вербовка, левого притока р. Проня. Гидрохимические и гидробиологические характеристики пруда примерно такие же, как и пруда «Никольск».

В пруду «Запольский» обитает достаточно многочисленная популяция широкопалого рака. В октябре 2010 г. уловы раков колебались от 0,9 до 1 экз./ловушка/сут и в среднем составили 0,6 экз./ловушка/сут. Такие уловы показывают, что в пруду обитает достаточно многочисленная популяция широкопалого рака. Пруд можно рассматривать как маточный для проведения работ по реинтродукции широкопалого рака в другие водоемы Дрибинского р-на. Исследования, проведенные в апреле 2015 г., также подтвердили достаточно стабильное состояние популяции пруда «Запольский» и ее важное значение для данного региона. Уловы самцов ловушками без приманки (I типа) составили $0,43 \pm 0,22$ экз./ловушка/сут, самок – $0,25 \pm 0,21$ экз./ловушка/сут. Уловы раков ловками II типа с приманкой – $0,07 \pm 0,08$ экз./ловушка/сут. Как в октябре, так и в апреле в уловах доминировали самцы. На одну самку в уловах приходилось 1,92–1,72 самца (табл. 4.6).

Таблица 4.6. Размерные показатели самцов и самок широкопалого рака в уловах разных лет в пруду «Запольский»

Дата сборов	Пол	Число особей	Длина, мм		
			средняя±s. d.	минимальная	максимальная
7.X.2010 г.	Самец	23	108,5±13,5	89,0	135,0
	Самка	12	97,3±8,6	88,0	112,0
26.IV.2015 г.	Самец	63	98,2±14,5	65,0	127,0
	Самка	37	100,9±11,3	69,0	117,0

Отметим, что в Дрибинском р-не в верховьях р. Радебка в пруду «Паташня» обнаружен длиннопалый рак.

Горецкий р-н. Пестрая картина наблюдается в распространении широкопалого рака в Горецком р-не. Так, на р. Поросица в водохранилище у д. Шишево нами отмечен широкопалый рак, но выше по течению реки в водохранилище у д. Красулино уже обитает длиннопалый рак. Тот факт, что в водохранилищах на малой реке длиннопалый рак выявлен выше по течению реки, говорит о целенаправленном переселении человеком этого вида, поскольку при естественном распространении длиннопалый рак встречался бы по всей малой реке. В черте г. п. Ленино в водохранилище выявлен длиннопалый рак. Отметим, что в этих районах не проводились комплексные исследования, наша работа носила эпизодический характер.

В водохранилище Шишево в конце октября 2014 г. уловы самцов составили 1,02 экз./ловушка/сут, уловы самок – 0,08 экз./ловушка/сут. Уловы самцов были в 13 раз большими из-за того, что в конце октября начался процесс размножения. Половина пойманных самок несли у основания ходильных ног сперматофоры, что указывает на начало размножения. Температура воды в этот период составила 5 °С. В период размножения активность самцов многократно возрастает, благодаря чему они и доминировали в уловах. Размерная структура самцов показана на рис. 4.3.

Средние размеры самцов облавливаемой части популяции составили $9,20 \pm 1,14$ см, самок – $10,33 \pm 1,33$ см. Для самцов нами определена зависимость массы особи от размера. Уравнение имеет вид:

$$W = 0,0219 L^{3,1406}, R^2 = 0,99, \quad (4.1)$$

где W – масса, г; L – длина (от острия рострума до конца тельсона), см; R^2 – коэффициент детерминации.

Для самок такая зависимость не определялась, поскольку выборка была небольшая.

Нами достаточно полно обследованы водоемы Чаусского и Мстиславского районов, но в Дрибинском и Горецком исследования носили эпизодический характер, поэтому есть все основания считать, что в будущем мы можем обнаружить новые популяции широкопалого рака.

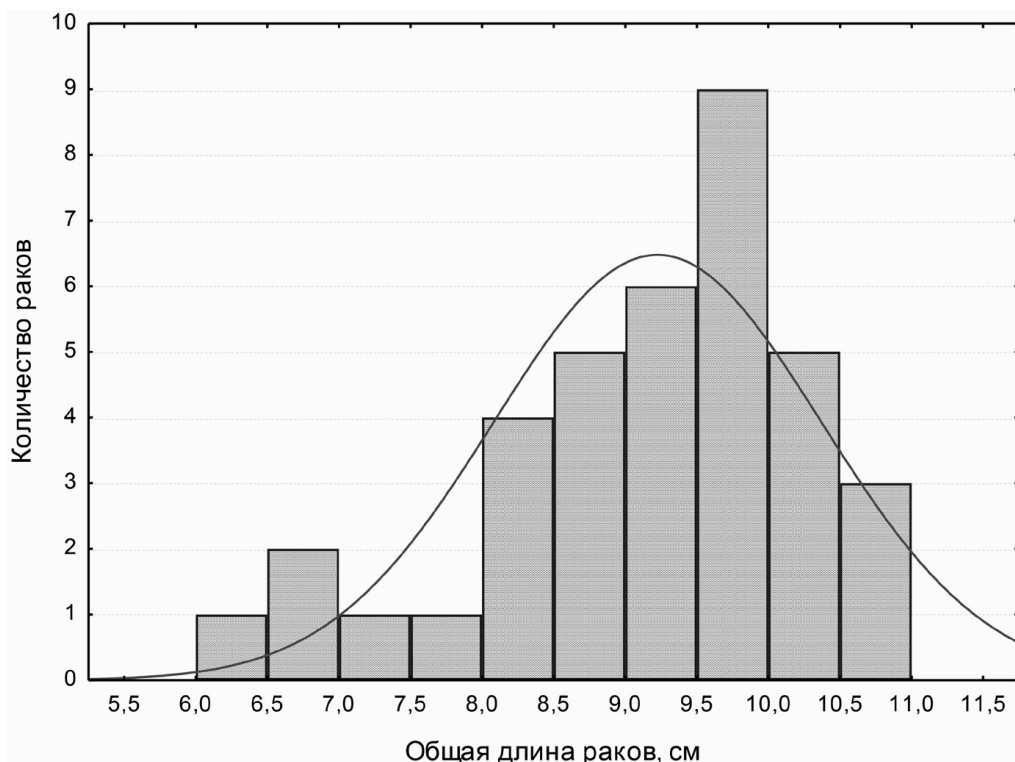


Рис. 4.3. Размерная структура самцов широкопалого рака водохранилища Шишево (конец октября 2014 г.)

Если в озерах и водотоках Белорусского Поозерья основными местами обитания широкопалого рака являются озера, то в Могилевской обл. – это малые реки и водохранилища на них. Сохранность популяций и их количество в Могилевской обл. вполне сопоставимы с таковыми в Витебской. Так, в Глубокском р-не Витебской обл. (эталонном для Белорусского Поозерья) нами обнаружена всего одна малочисленная популяция широкопалого рака в оз. Белое. Примерно с такой же частотой популяции широкопалого рака встречаются в Чаусском и Мстиславском районах Могилевской обл. Водотоки Чаусского и Мстиславского районов (а после комплексных исследований и водотоки других районов области) можно рекомендовать как маточные для проведения работ по восстановлению популяций широкопалого рака малых рек в других районах Беларуси, и в первую очередь в бассейне Припяти, где в настоящее время нет ни одной популяции широкопалого рака. Но прежде всего следовало бы провести работы по увеличению численности широкопалого рака непосредственно в тех районах, где они были обнаружены. Одной-двух популяций недостаточно для сохранения этого вида, нами предлагается провести работы по расселению раков и созданию хотя бы еще по одной популяции в исследованных районах.

Для увеличения численности раков в Чаусском р-не нами предложено провести вселения раков в р. Каменка, в Мстиславском р-не – в р. Молотавня. Это перспективные для вселения широкопалого рака реки. Из опросов местного населения следует, что относительно недавно в них отмечались раки. Они могли исчезнуть либо из-за попадания в реку ядохимикатов с сельскохозяйственных полей, либо из-за заноса в данную реку инфекционного заболевания – рачьей чумы. Но со временем река очищается от загрязнений, а рачья чума не может паразитировать на других гидробионтах и исчезает с исчезновением раков. Эти реки по своим гидрологическим характеристикам близки к тем местам, где был обнаружен широкопалый рак, и есть все основания предполагать, что переселенные раки прекрасно приживутся. Отметим, что на современном этапе хозяйственная деятельность в местах протекания рек Каменка и Молотавня чрезвычайно низкая, что также благоприятно будет сказываться на вновь создаваемых популяциях раков.

Бассейн р. Неман. Особый интерес представляет водосбор р. Неман, где наблюдается мозаичное распространение двух аборигенных видов речных раков и чужеродного полосатого рака. Широкопалый рак отмечен в оз. Бездонное (Слонимский р-н), где в 1990-х годах встречались единичные экземпляры широкопалого рака и в большом количестве длиннопалый. В 2014 г. нами проведено обследование озера, которое показало полное отсутствие как широкопалого, так и длиннопалого раков.

Широкопалый рак встречается в известковых выработанных карьерах Волковысского р-на. Например, в карьере «Голубой» (Волковысский р-н) в начале XXI в. существовала многочисленная популяция широкопалого рака.

В 1990-х годах широкопалый рак обнаружен в верховьях р. Исса и в среднем течении р. Зельвянка. Исса является притоком р. Щара и далее р. Неман. Зельвянка – приток р. Неман. Плотность поселения раков в Иссе неравномерна, и по мере удаления от верховий численность широкопалого рака убывает. Отметим, что в настоящее время в низовьях р. Исса регистрируется полосатый рак. Широкопалый рак выявлен также в р. Мышанка, которая также является притоком р. Щара. Щара соединена Огинским каналом с оз. Выгонощанское, где уже встречается только длиннопалый рак, а в нижнем и среднем течениях этой реки (несколько выше г. Слонима) уже присутствует полосатый рак.

Довольно многочисленная популяция широкопалого рака в конце XX в. была обнаружена в р. Зельвянка, которая протекает по территории Пружанского р-на Брестской обл. Длина самок широкопалого рака в этой реке колебалась от 7,5 до 9,3 см. Самцы характеризовались большими размерами – 7,8–12,0 см. Наряду с широкопалым раком в р. Зельвянка встречается и длиннопалый. Однако в 2012 г. в р. Зельвянка в результате наших исследований раки не были обнаружены.

В Островецком р-не Гродненской обл. широкопалый рак был выявлен в оз. Тумское (Сорочанская группа озер).

Относительно многочисленная популяция широкопалого рака обнаружена в Молодечненском р-не Минской обл. В сентябре 2012 г. были обследованы заброшенные карьеры кирпичного завода (Алехнович, Молотков, 2013а). Всего в районе исследований выявлено 18 карьеров возраста 20–50 лет в бассейне р. Уша, притока Вилии и далее Немана. Исследованные карьеры различались площадью от нескольких сотен квадратных метров до нескольких гектаров. В настоящее время кирпичный завод не функционирует, карьеры не разрабатываются и заполнены водой. В период работы завода карьеры соединялись трубами в единое целое. Но в настоящее время проходящая асфальтированная дорога делит карьеры на две неравные части, соединенные трубами, и в период высокой воды раки могут перемещаться из одного водоема в другой.

Карьеры характеризуются различной глубиной, преимущественная 3–4 м, но встречаются глубины до 20 м. В силу специфики береговой линии в большинстве карьеров нет мелководий, но несколько больших водоемов, в том числе и карьер «Дачный», имеют достаточно обширные мелководья. Химический состав воды карьера «Дачный» по ноябрьским пробам приведен в табл. 4.7.

Таблица 4.7. Гидрохимический состав воды карьера «Дачный» (ноябрь 2012 г.)

Химический элемент	P	NO ₃	Fe	NH ₄	Свободный Cl	Ca	Mg
Концентрация, мг/л	0,24	1,3	0,11	0,62	0,07	111	23

Содержание биогенов в рассматриваемом карьере находится в пределах нормы, характеризующей слабоэвтрофный водоем. Высокое содержание кальция является положительным фактором для раков (Цукерзис, 1989). В целом гидрохимические параметры воды благоприятны для жизнедеятельности раков.

Карьеры обильно заросли погруженной водной растительностью – рдестами, элодеей, урутью и др. Но надводная растительность в виде тростника, рогоза представлена только в отдельных местах.

Поскольку карьеры соединены между собой, будем считать, что широкопалые раки, обитающие в них, принадлежат к одной популяции. Нами обследовано порядка 10 карьеров. Выявлена следующая закономерность – количество и уловы раков выше в больших карьерах. В сентябре уловы ловушками без приманки колебались от 0,1 до 1,3 экз./ловушка/сут, с приманкой – от 0,5 до 1,3 экз./ловушка/сут. Средние уловы раколовками без приманки составили $0,7 \pm 0,8$ экз./ловушка/сут, ловушками с приманкой – $1,3 \pm 1,1$ экз./ловушка/сут. Уловы характеризовались большой изменчивостью, и в целом раколовки с приманкой более уловистые. В конце октября – начале ноября уловы на одно усилие были более ровные и варьировались в ловушках без приманки от 0,8 до 1,6 экз./ловушка/сут, а в раколовках с приманкой – от 0,4 до 0,6 экз./ловушка/сут. В конце октября – начале ноября средние уловы раколовками без приманки составили $0,5 \pm 0,1$ экз./ловушка/сут, ловушками с приманкой – $1,3 \pm 0,3$ экз./ловушка/сут. Если в сентябре большой улов отмечался в ловушках с приманкой по сравнению с уловом ловушками без приманки, то в конце октября – начале ноября улов ловушками без приманок был более эффективен. Эти различия объясняются более высокой активностью особей поздней осенью в связи с начавшимся периодом размножения.

Во время работ места установки раколовки менялись ежедневно, что позволило сравнить размеры вылавливаемых особей из разных мест одного карьера. Выяснилось, что средние размеры самцов и самок из разных мест одного карьера статистически не различаются (рис. 4.4). Но средние размеры самцов по сравнению с таковыми самок из одного и того же места вылова имеют достоверные различия. Таким образом, как самцы, так и самки равномерно распределяются в исследованных карьерах, но их размерная структура разная. Возможно, это объясняется разной скоростью роста самок и самцов.

На рис. 4.4 показана размерная структура облавливаемой части популяции широкопалого рака в карьере, который непосредственно граничит с дорогой, на рис. 4.5 – в карьере у дачного кооператива.

Если в сентябре в уловах несколько преобладали самки и соотношение самцов к самкам было 1:1,13, то в конце октября – начале ноября на одного самца приходилось всего 0,38 самок. Это объясняется начавшимся во второй половине октября периодом размножения у широкопалого рака, во время которого активность самцов многократно возрастает, соответственно, они чаще попадают в ловушки. В конце октября половозрелые самки широкопалого рака несли у основания ходильных ног сперматофоры, т. е. период спаривания уже прошел. В начале ноября мы уже стали регистрировать самок с яйцами на плеоподах. Таким образом, между размножением и откладкой яиц на плеоподы интервал времени у самок широкопалого рака составил не больше 7 дней.

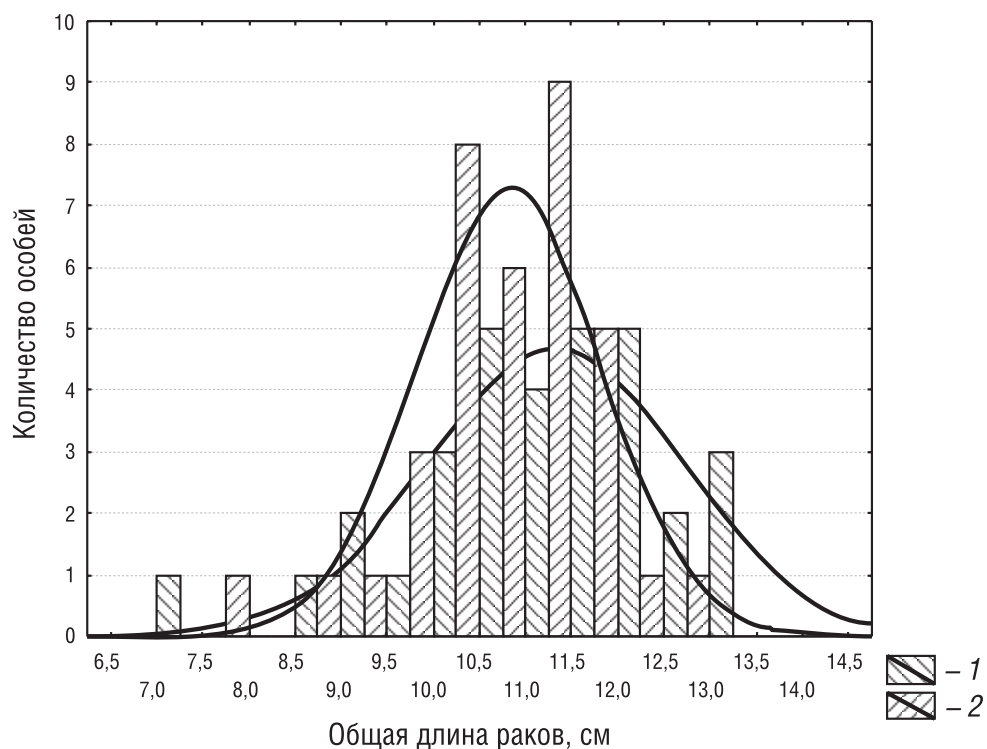


Рис. 4.4. Размерная структура популяции широкопалого рака карьера «Придорожный» (сентябрь 2012 г.): 1 – самцы, 2 – самки

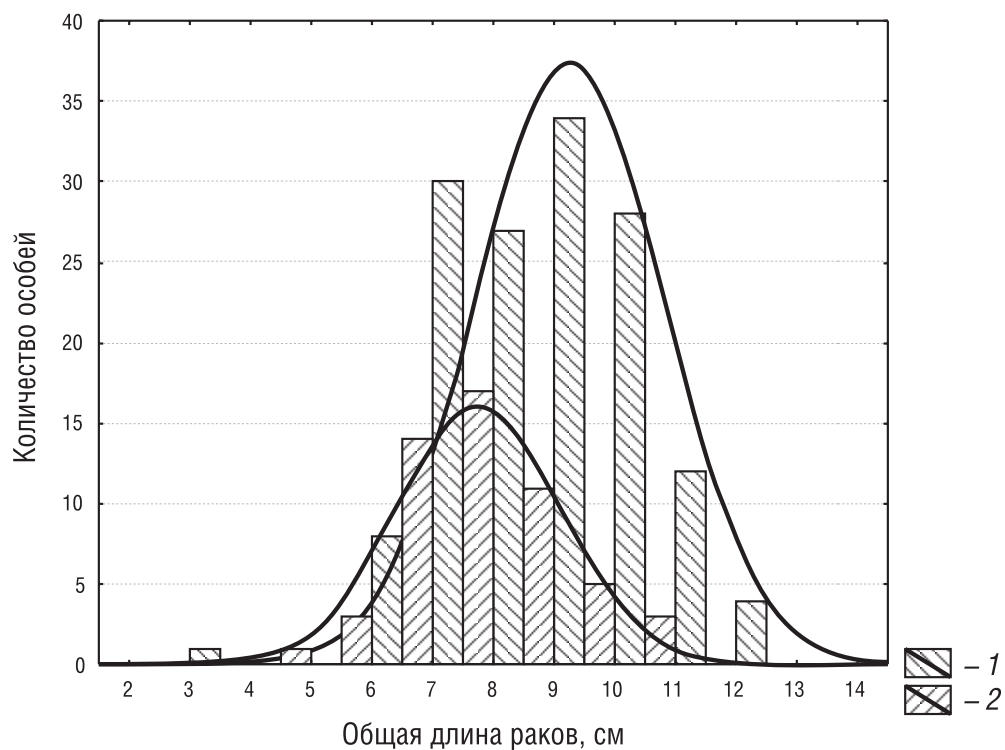


Рис. 4.5. Размерная структура популяции широкопалого рака карьера «Дачный» (конец октября – начало ноября 2012 г.): 1 – самцы, 2 – самки

Обобщенные данные по размерной структуре популяции широкопалого рака двух основных карьеров приведены в табл. 4.8.

Таблица 4.8. Средние размеры особей широкопалого рака в карьерах кирпичного завода

Пол	Количество особей	Длина тела, см			
		средняя	дисперсия	минимальная	максимальная
<i>Карьер «Придорожный» (сентябрь)</i>					
Самец	32	11,30	1,36	7,5	13,5
Самка	36	10,80	0,99	7,8	12,8
<i>Карьер «Дачный» (конец октября – начало ноября)</i>					
Самец	144	9,21	1,53	3,6	12,7
Самка	54	7,72	1,35	5,0	10,9

Средние размеры особей в карьере «Дачный» ниже и статистически достоверно различаются с таковыми особей из карьера «Придорожный», что может указывать на достаточно высокий эксплуатационный пресс на раков карьера «Дачный». Большая часть береговой линии этого карьера застроена дачными домиками.

Несмотря на мощный антропогенный пресс и урбанизированный ландшафт в карьерах в центральной части Беларуси обнаружена многочисленная популяция широкопалого рака – вида, занесенного в Красную книгу Республики Беларусь. Раки встречаются в большинстве из 18 карьеров бывшего кирпичного завода. Суточные уловы раколовками указывают на многочисленность популяции. Данную популяцию можно рекомендовать для использования в качестве донорской при проведении работ по расселению и созданию новых мест обитания краснокнижного вида широкопалого рака.

В целом следует отметить, что краснокнижный вид *A. astacus* очень быстро исчезает из водотоков и водоемов бассейна р. Неман. Причины видятся не в конкурентном исключении длиннопалым раком широкопалого, поскольку становятся редкими как один, так и другой вид. Скорее всего, аборигенные раки погибают по причине циркуляции рачьей чумы, переносчиком которой является полосатый рак. В бассейне Немана полосатый рак представлен достаточно широко, его распространение будет рассмотрено ниже.

Для сохранения широкопалого рака в бассейне р. Неман следует незамедлительно начать реинтродукцию этого вида путем расселения раков в новые водоемы, где его нет, но условия подходят для жизнедеятельности (Алехнович, Максименков, Молотков, 2013а).

Бассейн р. Западный Буг. В оз. Страдичское в 2012 г. обнаружена единственная для данного бассейна популяция широкопалого рака, наряду с которой встречается и длиннопалый рак. Совместное существование двух видов указывает на то, что в ближайшем будущем произойдет конкурентное исключение широкопалого рака, как это имело место в оз. Каравайно. Для сохранения единственной популяции широкопалого рака в бассейне Западного Буга необходимо срочно провести переселение широкопалого рака. Для этих целей следует

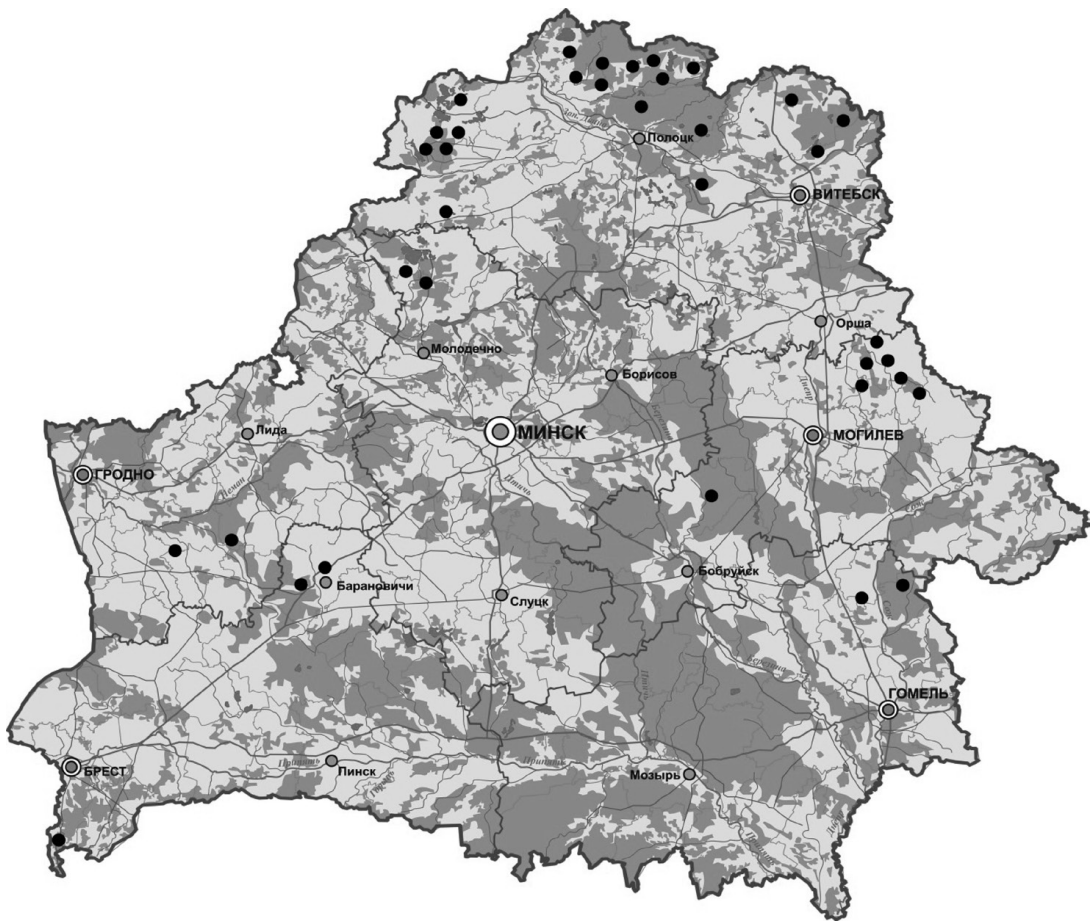


Рис. 4.6. Распространение широкопалого рака в водоемах Беларуси

подобрать в данном бассейне подходящий изолированный водоем, в котором отсутствовали бы раки, и провести работы по созданию новой популяции широкопалого рака, взяв рекрутов из оз. Страдичское.

Таким образом, сохранность популяций широкопалого рака и их количество в границах отдельных больших водных бассейнов очень неравноценны. Уже безвозвратно потеряны популяции этого вида в водоемах бассейна р. Припять. В критическом состоянии находится единственная популяция широкопалого рака бассейна р. Западный Буг. Большие опасения вызывают популяции бассейна Немана. Относительное благополучие отмечается только для метапопуляций (группы генетически однородных популяций в границах отдельных водных бассейнов больших рек) правых притоков Западной Двины и отчасти малых рек бассейна Днепра.

Широкопалый рак встречался чаще всего в малых реках, или же протоках между озерами, или в изолированных малых водоемах.

Если в целом рассматривать водоемы и водотоки Беларуси, то видно, что на юге страны широкопалого рака уже нет, в западных и центральных районах его распространение мозаично и разорвано, и только на севере и северо-востоке этот вид встречается как в реках, так и озерах на значительных территориях (рис. 4.6). Из этих особенностей распространения широкопалого

рака вытекают и первостепенные задачи по его сохранению – необходимо безотлагательно начать работы по восстановлению популяций в бассейнах Припяти, Западного Буга и Немана.

4.3. Распространение длиннопалого рака

Единственным промысловым видом речных раков в Беларуси является длиннопалый, по данному виду собран достаточно большой материал, что и предопределяет структуру данного раздела. Бассейновый принцип анализа встречаемости длиннопалого рака не рационален в силу широкого распространения этого вида по всей Беларуси и отсутствия каких-либо особенностей в привязке к отдельным бассейнам крупных рек. Длиннопалый рак отмечается в озерах, реках, водохранилищах, прудах и является самым массовым видом промысловых беспозвоночных Беларуси. Этот вид обнаружен в более чем 200 водоемах Беларуси.

На территории Беларуси длинопалый рак распространен практически повсеместно, за исключением водоемов северной части бассейна Западной Двины (рис. 4.7), где наряду с длинопалым еще достаточно часто встречается

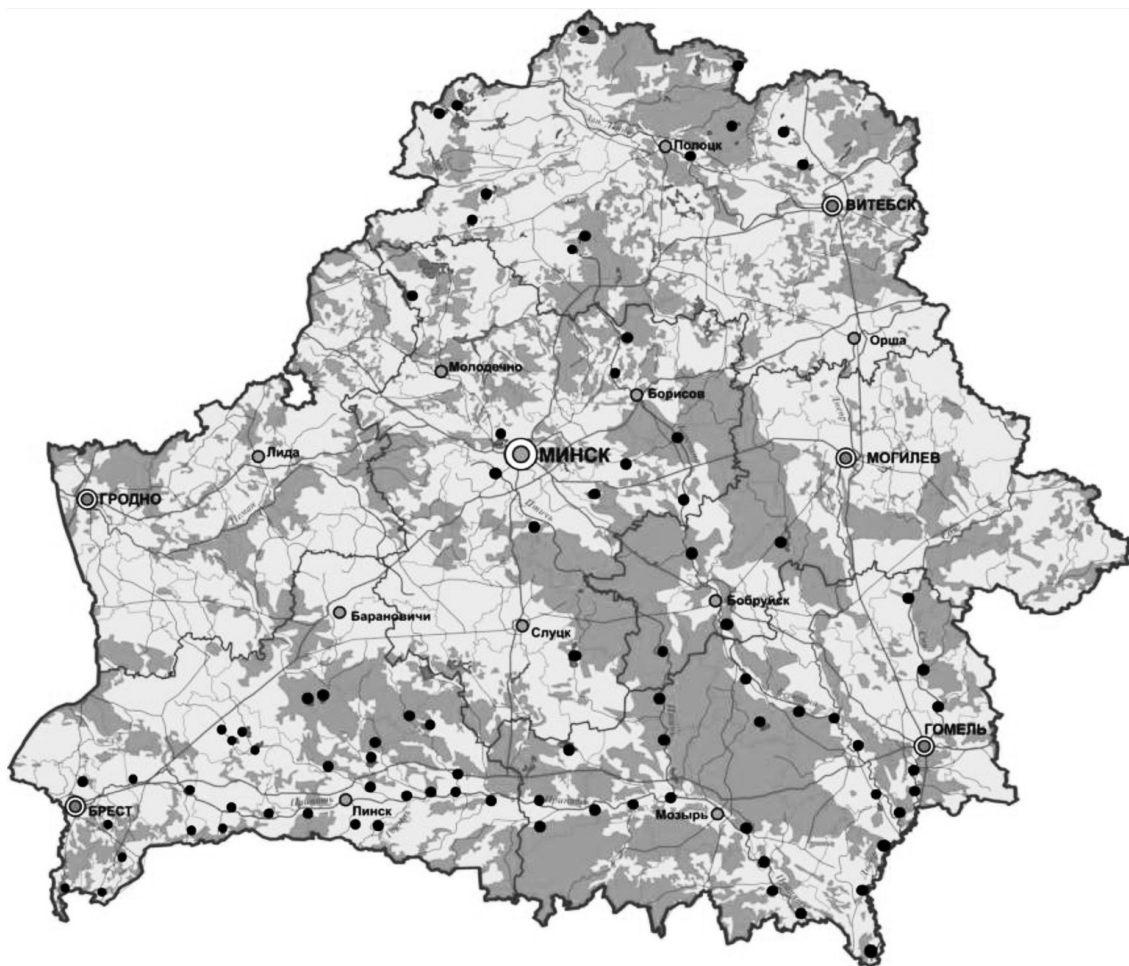


Рис. 4.7. Распространение длиннопалого рака

широкопалый рак (Alekhnovich, 1997; Алехнович, Кулеш, Сидорович, 1995; Кулеш, Алехнович, Прищепов, 1998), и бассейна р. Неман, где выявлен инвазивный вид – полосатый рак (Alekhnovich, Razlutskiy, 2013). Длиннопалый рак широко представлен в озерах Белорусского Поозерья (Кулеш, Алехнович, Аблов, 1996), в реках и озерах Полесья, т. е. в р. Припять и водоемах ее бассейна (Алехнович, 2000). Обнаружен нами длиннопалый рак и в старицах Днепра, а также в основных его притоках – реках Березина, Сож. Однако в подавляющем количестве обследованных нами водоемов улов раков не превышал 0,5 экз./ловушка/сут. Ракопродуктивных водоемов, где улов раков составил 1–10 экз./ловушка/сут, гораздо меньше (табл. 4.9). По нашим данным, 15–20 озер, водохранилищ и рек Беларуси можно отнести к ракопродуктивным водоемам. Площадь этих водоемов колеблется от меньше чем 0,01 до 26,0 км². Организованный промысловый лов длиннопалого рака ведется на небольшом количестве арендованных водоемов.

Таблица 4.9. Динамика уловов и размерная структура популяций длиннопалого рака в наиболее продуктивных рачьих водоемах Беларуси (представлены данные только уловов раколовками)

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Время отбора проб	Пол	Количество отловленных особей	Длина тела, см	
					минимальная–максимальная	средняя±s. d
<i>Витебская обл.</i>						
Оз. Гиньково	0,71	X.1994 г.	Самец Самка	85 (0,70)* 37	4,9–12,0 5,1–11,3	9,1±1,1 9,1±1,6
Оз. Гиньково	0,75	V.1995 г.	Самец Самка	47 (0,34) 90	6,5–12,2 5,3–11,3	9,3±1,4 9,6±1,1
Оз. Гиньково	0,14	VII.1998 г.	Самец Самка	15 (0,47) 17	8,4–12,9 8,5–12,3	10,7±1,2 10,7±0,9
Оз. Гиньково	0,19	V.1999 г.	Самец Самка	131 (0,43) 177	6,2–12,3 6,4–13,3	9,6±1,2 10,2±1,3
Оз. Гиньково	1,51	VIII.2004 г.	Самец Самка	28 (0,56) 22	6,8–9,9 7,2–10,2	8,2±0,8 8,6±0,8
Оз. Гиньково	1,86	VII.2006 г.	Самец Самка	31 (0,25) 92	6,7–10,5 6,8–10,9	8,4±1,1 9,0±0,9
Оз. Гиньково	0,28	VIII.2012 г.	Самец Самка	14 (0,58) 10	6,8–10,0 7,3–9,1	8,6±0,9 8,3±0,6
Оз. Долгое	0,05	X.1994 г.	Самец Самка	7 (0,44) 9	5,9–11,6 5,8–11,4	8,2±1,2 8,1±1,3
Оз. Плисса (площадь 4,4 км ²)	0,07	X.1994 г.	Самец Самка	13 (0,93) 1	7,7–12,3 9,6–11,9	10,0 10,7
Оз. Плисса (площадь 1,1 км ²)	0,12	VIII.2001 г.	Самец Самка	3 –	9,9–10,7 –	10,3±0,4 –
Оз. Косаревское	**	V.1995 г.	Самец Самка	24 (0,42) 33	5,0–9,9 5,3–9,5	6,9±1,4 8,0±1,6
Оз. Плавно	0,29	X.1995 г.	Самец Самка	5 –	9,6–12,2 –	10,9±1,1 –

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Время отбора проб	Пол	Количество отловленных особей	Длина тела, см	
					минимальная– максимальная	средняя±s. d
Оз. Ольшица	0,81	X.1995 г.	Самец	14 (1,0)	10,0–13,5	12,7±1,6
			Самка	–	–	–
Оз. Домжерицкое	0,14	X.1995 г.	Самец	2	9,3–10,5	–
			Самка	–	–	–
Оз. Боровое	1,25	X.1995 г.	Самец	52 (0,63)	6,3–12,2	8,6±1,4
			Самка	30	6,9–12,2	8,9±1,2
Оз. Боровое	1,25	X.1996 г.	Самец	4 (0,57)	8,4–9,7	9,1±0,6
			Самка	3	7,6–9,7	8,8±0,7
Оз. Боровое	1,00	VII.1998 г.	Самец	25 (0,45)	7,3–10,4	8,6±0,9
			Самка	31	7,7–10,6	9,0±0,8
Оз. Гомель	0,17	IX.1996 г.	Самец	3 (0,75)	8,7–11,0	10,1±1,2
			Самка	1	6,3	–
Оз. Мерездеж	0,71	IX.1996 г.	Самец	8 (0,47)	7,9–11,2	9,5±1,2
			Самка	9	8,4–11,6	10,4±1,2
Оз. Навлицкое	0,21	IX.1996 г.	Самец	13 (0,62)	7,6–9,8	8,6±0,9
			Самка	8	7,2–9,8	8,8±1,0
Оз. Матырино	0,08	IX.1996 г.	Самец	1 (0,50)	15,0	–
			Самка	1	7,3	–
Оз. Матырино	0,39	IX.1996 г.	Самец	10 (0,71)	6,0–14,3	10,0±4,2
			Самка	4	11,4–14,7	13,3±1,4
Оз. Матырино	0,22	VII.2011 г.	Самец	6 (0,86)	6,0–14,3	11,5±1,4
			Самка	1	11,8	–
Оз. Воронеж	0,21	X.1996 г.	Самец	11 (0,31)	7,4–10,9	8,5±1,0
			Самка	25	6,7–11,7	8,9±1,3
Оз. Селище	0,97	VII.2011 г.	Самец	16 (0,52)	7,7–11,2	10,0±1,0
			Самка	15	7,0–10,8	9,0±1,3
Оз. Межужол	0,22	VII.2011 г.	Самец	4 (0,57)	7,8–11,4	9,3±1,3
			Самка	3	9,7–11,1	10,2±0,8
Оз. Должа	0,08	X.1996 г.	Самец	1	7,8	–
			Самка	1	8,0	–
Оз. Черты	1,04	X.1996 г.	Самец	13 (0,52)	6,6–11,3	9,3±1,6
			Самка	12	6,9–10,2	9,0±0,9
Оз. Четверть	2,47	X.1995 г.	Самец	38 (0,86)	8,8–12,4	10,5±1,0
			Самка	6	8,8–11,0	9,9±0,9
Оз. Малые Швакшты	0,23	VII.1996 г.	Самец	–	–	–
			Самка	5	9,8–13,7	12,5±1,6
Оз. Висяты	0,64	VI.1998 г.	Самец	26 (0,48)	6,7–13,6	10,5±1,9
			Самка	28	6,4–13,6	10,0±2,0
Оз. Отолово	0,40	X.1999 г.	Самец	34 (0,94)	8,3–14,8	11,8±1,7
			Самка	2	8,3–8,7	8,5±2,8
Оз. Невидо	0,98	XI.2002 г.	Самец	122 (0,99)	6,8–13,5	9,5±1,6
			Самка	1	–	–

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Время отбора проб	Пол	Количество отловленных особей	Длина тела, см	
					минимальная– максимальная	средняя±s. d
Оз. Бельское	2,26	VII.2000 г.	Самец	43 (0,61)	9,5–13,4	11,3±0,9
			Самка	27	9,3–13,2	11,3±0,9
Оз. Бельское	1,42	VIII.2001 г.	Самец	20 (0,54)	6,0–13,1	10,5±1,7
			Самка	17	9,0–11,7	10,2±0,8
Оз. Бельское	0,49	VIII.2004 г.	Самец	22 (0,65)	6,3–13,2	10,4±2,0
			Самка	12	9,9–12,4	10,9±0,9
Оз. Бельское	0,40	VII.2014 г.	Самец	24 (0,83)	6,9–15,2	10,8±2,4
			Самка	5	9,8–11,5	10,7±0,8
Оз. Кокисино	0,30	VII.2014 г.	Самец	22	7,2–12,8	9,7±1,3
			Самка	7	6,9–13,2	10,8±1,6
Оз. Освейское	0,98	IX.2007 г.	Самец	44 (0,47)	8,3–15,7	12,0±1,7
			Самка	50	7,3–15,0	11,8±1,7
Оз. Сердово	0,56	IX.2011 г.	Самец	14 (0,78)	8,5–12,0	10,0±1,1
			Самка	4	8,5–11,4	10,2±1,4
Оз. Гулидовское	0,44	VIII.2012 г.	Самец	8 (0,57)	6,9–11,0	9,6±1,6
			Самка	6	7,0–11,5	9,3±1,7
Оз. Рожево	4,69	VII.2014 г.	Самец	68 (0,40)	8,6–14,4	10,8±1,3
			Самка	100	8,0–13,7	10,8±1,1
Оз. Рожево	6,21	IX.2014 г.	Самец	242 (0,54)	7,5–14,4	11,1±1,4
			Самка	205	7,8–13,9	11,2±1,1
Оз. Горوشка	0,69	VII.2014 г.	Самец	16	10,3–13,4	11,0±1,1
			Самка	9	9,3–13,5	11,5±1,6
<i>Могилевская обл.</i>						
Пруд Паташня	4,25	X.2013 г.	Самец	152 (0,99)	7,0–13,7	9,6±1,4
			Самка	1	10,5	–
Пруд Паташня	0,20	V.2015 г.	Самец	10 (1,0)	8,9±1,2	–
			Самка	–	–	–
Водохранилище Красулино	0,14	V.2014 г.	Самец	2 (0,40)	8,1–9,4	8,8±0,9
			Самка	3	10,9–13,2	12,5±1,6
Водохранилище Красулино	0,25	VII.2014 г.	Самец	6 (0,67)	8,2–11,3	10,1±1,1
			Самка	3	10,0–11,3	11,4±1,4
Водохранилище Красулино	3,47	X.2014 г.	Самец	123 (98)	7,2–12,2	9,6±1,3
			Самка	2	10,0–10,6	–
<i>Минская обл.</i>						
Оз. Волчин	5,00	VII.1995 г.	Самец	74 (0,49)	7,3–11,5	9,2±1,6
			Самка	76	7,6–10,5	9,2±1,2
Оз. Волчин	9,54	X.1995 г.	Самец	459 (0,88)	5,7–12,3	8,7±1,0
			Самка	60	5,9–11,8	8,5±1,4
Оз. Волчин	3,59	VII.1996 г.	Самец	63 (0,40)	7,3–11,7	9,4±1,1
			Самка	95	7,4–11,7	9,2±1,0
Оз. Волчин	1,24	X.1996 г.	Самец	46 (0,58)	6,9–12,4	9,2±1,0
			Самка	33	6,7–11,0	8,7±1,1

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Время отбора проб	Пол	Количество отловленных особей	Длина тела, см	
					минимальная– максимальная	средняя±s. d
Оз. Волчин	2,75	V.1997 г.	Самец	184 (0,55)	6,5–12,1	9,2±1,1
			Самка	151	5,7–12,2	9,2±1,1
Оз. Волчин	7,21	VIII.1997 г.	Самец	103 (0,49)	6,5–11,8	9,2±0,9
			Самка	106	6,7–10,8	9,0±0,7
Оз. Волчин	1,86	IX.1997 г.	Самец	66 (0,53)	6,4–11,3	8,7±1,2
			Самка	58	6,4–11,1	8,4±1,2
Оз. Волчин	1,44	VIII.2004 г.	Самец	29 (0,63)	6,8–13,7	8,3±2,0
			Самка	17	6,3–12,8	9,4±2,1
Оз. Волчин	0,90	XI.2007 г.	Самец	29 (0,97)	7,4–9,7	8,1±0,9
			Самка	1	7,4	–
Оз. Волчин	0,06	V.2011 г.	Самец	1	8,3	–
			Самка	1	6,7	–
Оз. Кромань	1,50	VII.1995 г.	Самец	36 (0,38)	5,9–12,5	9,1±1,8
			Самка	58	5,5–12,4	9,7±1,4
Оз. Кузьмичи	2,33	VII.1995 г.	Самец	37 (0,45)	7,2–11,7	9,2±1,1
			Самка	45	7,7–11,7	9,1±1,0
Оз. Кузьмичи	2,86	VII.1996 г.	Самец	39 (0,62)	7,7–13,5	10,4±1,3
			Самка	24	8,6–12,8	10,7±1,0
Оз. Кузьмичи	2,43	VI.1998 г.	Самец	48 (0,43)	6,3–13,1	10,0±1,6
			Самка	63	6,8–12,4	9,8±1,4
Оз. Кузьмичи	0,68	VII.1998 г.	Самец	84 (0,62)	7,4–14,0	10,6±1,4
			Самка	52	6,9–12,8	10,0±1,4
Оз. Кузьмичи	0,12	VIII.2004 г.	Самец	–	–	–
			Самка	4	6,3–9,6	7,2±1,6
Оз. Кузьмичи	0***	V.2011 г.	Самец	–	–	–
			Самка	–	–	–
Оз. Большие Швакшты	0,03	VII.1995 г.	Самец	–	–	–
			Самка	1	12,1	–
Оз. Большие Швакшты	0,16	VII.1996 г.	Самец	–	–	–
			Самка	3	11,5–14,2	13,5±1,8
Оз. Большие Швакшты	0,22	VIII.2004 г.	Самец	2	8,9–9,5	9,2±0,4
			Самка	5	8,3–12,1	10,4±1,6
Солигорское водохранилище	0,50	VII.1995 г.	Самец	11 (0,55)	10,3–13,9	13,8±3,1
			Самка	9	12,1–18,1	12,1±1,1
Р. Свислочь	**	XI.2002 г.	Самец	342 (0,58)	4,4–15,8	7,0±1,8
			Самка	250	4,2–15,5	6,9±1,6
<i>Гомельская обл.</i>						
Светлогорское водохранилище	0,56	VIII.1996 г.	Самец	32 (0,71)	8,2–15,0	11,4±1,5
			Самка	13	9,0–13,0	10,7±1,1
Светлогорское водохранилище	2,87	VIII.2001 г.	Самец	207 (0,68)	7,3–13,6	9,6±1,0
			Самка	97	7,4–13,5	9,4±1,1
Светлогорское водохранилище	1,71	VIII.2002 г.	Самец	50 (0,56)	8,0–12,9	10,4±1,3
			Самка	39	8,4–13,3	10,9±1,1

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Время отбора проб	Пол	Количество отловленных особей	Длина тела, см	
					минимальная– максимальная	средняя±s. d
Светлогорское водохранилище	0,16	VIII.2014 г.	Самец	3 (0,60)	9,5–14,7	12,4±2,6
			Самка	2	9,9–10,3	10,1±0,3
Р. Сож	1,70	VIII.1996 г.	Самец	49 (0,65)	9,1–15,5	9,1±1,6
			Самка	27	8,9–13,5	10,8±1,1
Р. Днепр	1,62	VIII.1996 г.	Самец	49 (0,75)	8,7–15,2	11,7±1,7
			Самка	16	9,1–13,0	10,7±1,4
<i>Брестская обл.</i>						
Оз. Олтуш	1,06	VIII.1994 г.	Самец	207 (0,44)	7,2–14,0	10,4±1,3
			Самка	267	7,3–14,6	10,5±1,4
Оз. Олтуш	1,46	X.1994 г.	Самец	66 (0,49)	6,6–15,5	9,0±1,4
			Самка	69	6,8–10,1	8,6±0,9
Оз. Олтуш	0,96	V.1998 г.	Самец	10 (0,46)	7,9–10,7	9,3±0,9
			Самка	12	8,2–10,6	9,6±0,8
Оз. Олтуш	3,57	IX.1998 г.	Самец	89 (0,47)	8,5–12,0	10,3±0,6
			Самка	101	9,1–13,2	10,7±0,7
Оз. Олтуш	12,10	VII.2004 г.	Самец	143 (0,37)	6,8–12,7	9,3±1,6
			Самка	245	6,7–13,6	10,7±1,6
Оз. Олтуш	6,10	V.2005 г.	Самец	173 (0,43)	7,2–10,7	8,8±0,6
			Самка	234	7,3–13,0	9,2±0,9
Оз. Олтуш	0,47	VII.2014 г.	Самец	8 (47)	9,5–12,2	10,8±0,9
			Самка	9	7,4–13,3	10,6±2,0
Оз. Соминское	10,30	V.2004 г.	Самец	204 (0,47)	6,9–13,9	9,9±0,9
			Самка	226	7,4–12,2	9,9±0,8
Оз. Соминское	7,24	VII.2004 г.	Самец	115 (0,44)	6,5–11,9	9,7±1,1
			Самка	149	7,2–11,3	9,8±0,8
Оз. Соминское	2,12	V.2008 г.	Самец	99 (0,51)	8,4–13,2	10,6±1,1
			Самка	97	7,2–12,9	10,7±0,9
Оз. Соминское	6,63	VI.2009 г.	Самец	80 (0,37)	7,8–14,4	10,7±1,7
			Самка	139	7,9–13,2	10,8±1,1
Оз. Соминское	22,70	X.2010 г.	Самец	640 (0,98)	4,4–12,3	8,8±1,3
			Самка	14	7,3–10,6	8,9±1,0
Оз. Соминское	3,15	XI.2010 г.	Самец	74 (0,71)	6,9–12,2	8,4±1,1
			Самка	30	6,6–11,7	8,5±1,2
Оз. Соминское	1,56	V.2011 г.	Самец	95 (0,63)	7,1–13,0	9,6±1,3
			Самка	55	7,7–11,4	9,5±0,9
Оз. Соминское	1,61	XI.2011 г.	Самец	207 (0,78)	6,5–12,9	9,2±1,3
			Самка	51	6,9–11,0	9,2±1,1
Оз. Соминское	2,06	VII.2014 г.	Самец	46 (0,62)	6,5–13,9	9,9±1,3
			Самка	28	7,5–10,8	9,5±0,7
Оз. Соминское	17,50	X.2014 г.	Самец	187 (0,89)	7,5–12,9	10,1±0,9
			Самка	23	7,2–11,3	9,8±1,0
Оз. Соминское	27,63	XI.2014 г.	Самец	220 (1,0)	7,0–13,0	10,1±0,9
			Самка	1	8,6	–

Водоем	Улов, экз./ловушка/сут	Время отбора проб	Пол	Количество отловленных особей	Длина тела, см	
					минимальная– максимальная	средняя±s. d
Оз. Бобр- вичское	0,62	VI.1995 г.	Самец	110 (0,57)	6,7–16,4	10,0±1,9
			Самка	84	7,2–15,6	10,2±1,6
Оз. Бобр- вичское	1,19	VI.1999 г.	Самец	104 (0,46)	6,5–14,3	9,3±1,3
			Самка	122	7,7–12,7	9,5±1,0
Оз. Выгонощан- ское	0,50	VI.1995 г.	Самец	14 (0,61)	8,7–13,5	10,7±1,2
			Самка	9	8,4–11,9	10,4±1,3
Водохранилище Локтыши	2,45	X.2004 г.	Самец	89 (0,64)	8,9–18,8	13,4±2,2
			Самка	50	9,2–15,7	12,5±1,4
Водохранилище Бобрлик	0,58	V.2013 г.	Самец	40 (0,95)	7,8–14,6	11,5±1,6
			Самка	2	8,9–9,6	
Водохранилище Бобрлик	2,35	VII.2013 г.	Самец	90 (0,53)	7,0–14,4	9,7±1,8
			Самка	79	6,5–13,4	9,7±1,5
Оз. Спорово	1,02	V.2012 г.	Самец	30 (0,46)	6,6–15,8	11,1±2,3
			Самка	35	6,8–13,5	10,5±1,9
<i>Гродненская обл.</i>						
Оз. Бездонное	10,0	VI.1995 г.	Самец	61 (0,47)	6,5–10,7	8,7±0,9
			Самка	69	6,4–10,3	8,4±1,0
Оз. Бездонное	10,8	VI.1996 г.	Самец	163 (0,75)	7,1–12,6	9,3±1,1
			Самка	54	7,2–11,3	8,6±0,8
Оз. Бездонное	4,86	V.1997 г.	Самец	213 (0,71)	5,2–12,2	8,6±1,2
			Самка	86	5,5–10,5	7,8±1,0
Оз. Бездонное	0***	VII.2014 г.	Самец	–	–	–
			Самка	–	–	–

* В скобках указана доля самцов в уловах.

** Лов сачками.

*** В уловах не обнаружен.

Для речных раков характерна высокая динамика численности особей вплоть до полного исчезновения, поэтому распространение и встречаемость этой группы беспозвоночных животных требует постоянного мониторинга.

Но исследования речных раков в Беларуси никогда не носили долговременный характер и во многом являются фрагментарными. В основном только благодаря работам Ариадны Львовны Штейнфельд мы имеем в настоящее время представление о характере распространения и численности речных раков Беларуси в 1950–1960-е гг. В то время исследования носили попутный характер при анализе уловов промысловых рыб. В конце 1940-х – середине 1960-х годов 79,6% озер севера республики было заселено только длиннопалым или длиннопалым и широкопалым раками одновременно. В этот период из 600 обследованных озер Беларуси в 120 обитали речные раки. В Витебской обл. они населяли 84 озера, Гомельской – 7, Брестской – 9 озер (Бонадысенко, Козловская, Портнова, 1970; Штейнфельд, 1957; Штейнфельд, 1963; Штейнфельд, Захаренков, Соболев, 1968). По данным Белрыбвода, в 1950-х годах в Беларуси насчитывалось

около 200 рачьих озер общей площадью около 80 тыс. га. Кадастровая оценка основана на встречаемости речных раков в ставных сетях во время промышленного лова рыб. Большинство из озер расположено в Белорусском Поозерье (Витебская обл., Полоцкий рыбхоз).

В настоящее время длиннопалый рак встречается практически во всех озерах Ушачского, Чашницкого, Глубокского, Полоцкого, Миорского районов (в последних двух встречается и широкопалый рак). Например, по нашим данным, в Витебской обл. в озерах Плисса, Долгое, Свядово, Гомель, Матырино, Должа обнаружены единичные экземпляры этого вида, тогда как в озерах Гиньково, Навлицкое, Неведо, Боровое, Воронеж, Черты, Четверть, Бельское, Кокисино, Отолово его численность гораздо выше. Обращают на себя внимание довольно низкие средние размеры особей из озер северной части страны, обусловленные как относительно более низкими температурами в летний период, особенно в глубоководных водоемах, так и возможным высоким промысловым прессом на популяции.

В Гродненской обл. наиболее значительная популяция длиннопалого рака в конце XX в. отмечена в небольшом озере Бездонное Слонимского р-на – типичном водоеме, характерном для средней части Беларуси. Однако исследования, проведенные в 2014 г., констатировали полное отсутствие раков в оз. Бездонное, что еще раз показывает нестабильность популяций речных раков. Отметим, что в этом озере и в ручье, впадающем в данное озеро, встречался и широкопалый рак, который также не выявлен в 2014 г.

В Минской обл. наиболее исследована северо-западная часть (Мядельский р-н). В конце прошлого века длиннопалый рак был обнаружен в озерах Волчин, Кузьмичи и Большие и Малые Швакшты, единичные экземпляры встречались в оз. Мядель. Во время исследований 2011 г. длиннопалый рак уже не регистрировался в оз. Кузьмичи. Интересную динамику численности демонстрирует популяция длиннопалого рака оз. Волчин, которое длительное время характеризовалось высокой численностью раков и служило модельным водоемом по изучению длиннопалого рака. В 1998 г. в озере отмечена массовая гибель раков. К 2004 г. численность раков начала увеличиваться, но к 2011 г. раки практически исчезли из оз. Волчин.

В конце XX в. в августе уловы раков в оз. Волчин колебались от 1,46 до 7,21 экз./ловушка/сут. Для севера Минской обл. популяция длиннопалого рака оз. Волчин была одной из самых многочисленных. Рассчитанная средняя плотность раков в озере составляла 0,41 экз./м². В то время плотность раков в оз. Волчин была вполне сопоставима с таковой в оз. Олтуш. Оз. Волчин существенно отличается от оз. Олтуш: если в мелководном озере Олтуш отсутствует температурная стратификация, то оз. Волчин характеризуется ярко выраженной температурной стратификацией. В оз. Олтуш раки встречаются по всей акватории, в оз. Волчин – только на глубинах до 10 м.

Оз. Волчин расположено в НП «Нарочанский» в котловине на северо-западе Беларуси (Свенцянские гряды) и отличается четко выраженной темпера-

турной стратификацией. Общая гидробиологическая характеристика оз. Волчин приведена в табл. 4.10.

Таблица 4.10. Гидробиологическая характеристика оз. Волчин

Показатель	Значение
Площадь, км ²	0,53
Площадь мелководий, км ² (до 10 м)	0,27
Максимальная глубина, м	32,9
Прозрачность	4,6
pH	8,5
Общая минерализация, г/м ³	242,6
Биомасса фитопланктона, г/м ³	2,2
Биомасса зоопланктона, г/м ³	1,0
Биомасса зообентоса, г/м ²	1,2

Длиннопалый рак встречается в Любанском и Солигорском водохранилищах, а также в ряде рек, в том числе и в р. Свислочь. Так, длиннопалый рак обнаружен в водохранилище Дрозды и Комсомольском озере, Цнянской водной системе, в р. Свислочь в черте Минска.

Представляет интерес и оз. Кромань, где существует многолетняя популяция длиннопалого рака, который распространен по всей акватории этого водоема.

Места локализации этого вида в реках Случь и Оресса отмечены только в верхнем течении. Единичные экземпляры попадают ниже Солигорского и Любанского водохранилищ. На всем протяжении р. Талица, которая является притоком р. Оресса, раки встречаются практически в небольших количествах, кроме небольшого участка у д. Таль, где их численность по визуальной оценке достигает 0,3–0,5 экз./м².

В Любанском водохранилище длиннопалый рак чаще встречался в северной части. В Солигорском – популяция раков локализуется только в южной части, для которой характерно песчаное дно и наличие пояса прибрежной водной растительности.

В Брестской обл. длиннопалый рак встречается практически повсеместно (Алехнович, 2006). Среди озер Брестской обл. несомненный интерес представляют исследованные нами озера Черное, Споровское, расположенные в бассейне р. Ясельды (которая, в свою очередь, является притоком р. Припять), озера Выгонощанское, Бобровичское и Соминское, расположенные на водоразделе рек Ясельда и Щара, и водохранилище Локтыши. Длиннопалый рак обнаружен повсеместно в р. Ясельда, начиная с водохранилища Селец вплоть до впадения в Припять. Практически на всем отмеченном протяжении реки численность раков позволяет рекомендовать их промышленный лов.

Оз. Черное – площадь 17,3 км². Средняя глубина 1,3 м, максимальная – 2,5 м. Дно плоское, покрытое сапропелями. Берега озера заросшие луговой и болотной растительностью. Через оз. Черное протекает р. Жигулянка. По всей

площади оно зарастает высшей водной растительностью. Отмечается наличие харовых водорослей, что является благоприятным признаком для жизнедеятельности речных раков. Исходя из того, что глубина, рельеф дна и грунты по всей акватории оз. Черное практически не отличаются, можно сделать вывод, что распространение длиннопалого рака равномерно по всей площади.

В 1981–1983 гг. нами было отмечено практически полное исчезновение популяций длиннопалого рака в озерах Черное и Споровское, а также в реках Ясельда и Жигулянка. Причину этого явления достоверно установить не удалось. По нашему мнению, в этом случае на популяцию речных раков негативно воздействовало два фактора – попадание в озеро стоков из птицефабрики, расположенной вблизи оз. Черное, и рачьа чума.

В 1990–1994 гг. в вышеназванных озерах начали появляться единичные экземпляры длиннопалого рака. В настоящее время в оз. Споровское и ниже по течению р. Ясельда существует достаточно многочисленная популяция длиннопалого рака.

Оз. Споровское – площадь 11,5 км². Средняя глубина 1,4 м, максимальная – 2,2 м. Донные отложения песчаные, распространены до глубины 0,5–0,7 м. Центр ложа выстилают сапропели. Минерализация около 200 мг/л. Озеро эвтрофное, проточное. Через него протекает р. Ясельда. Берега зарастают высшей водной растительностью. Так же, как и для оз. Черное, для него отмечено наличие харовых водорослей, что в сочетании с большими площадями песчаного дна является весьма благоприятным для жизнедеятельности речных раков.

Оз. Выгонощанское – площадь 26,0 км². Максимальная глубина 2,3 м. Дно озера плоское, выстлано сапропелем. Берега низкие, заболоченные. Выделяется видовым богатством растительного и животного мира, особенно водоплавающих птиц. Размерные показатели самцов и самок приводятся в табл. 4.9. В уловах преобладали особи средних возрастных групп. Одна учетная площадка недостаточна для окончательных выводов о численности и перспективности водоема для промысла раков.

Оз. Бобровичское – площадь 9,47 км². Максимальная глубина 8 м. Дно плоское, сапропелистое. Мелководье песчано-илистое и сильнозарастающее. Как показали наши исследования, в озере существует промысловая популяция длиннопалого рака.

Многочисленная популяция длиннопалого рака отмечена в оз. Олтуш, которая в течение нескольких десятилетий интенсивно эксплуатировалась. Ежегодный вылов раков ориентировочно составлял около 10 т (Алехнович, Кулеш, 2000). Несмотря на интенсивную эксплуатацию, численность раков в озере оставалась на достаточно стабильном уровне, что подтверждается нашими работами по определению численности раков, проведенными в 1994, 1998 и 2004 гг.

Оз. Олтуш находится в бассейне Западного Буга, в 12 км на юго-запад от г. Малорита. Площадь озера составляет 2,08 км². Длина около 2,6 км, максимальная ширина 1 км. Береговая линия слабоизвилистая, ее протяженность 6,4 км. Максимальная глубина озера 3,0 м, средняя – 0,9 м. Котловина озера

вытянута с северо-востока на юго-запад, склоны и берега низкие, заболоченные. На современном этапе озеро непроточно, сильно заросшее водной растительностью. Эти два фактора способствуют значительному снижению содержания кислорода в зимний период, что может приводить к заморным явлениям (это отмечалось в 1986 и 1996 гг.). Гидрохимический режим оз. Олтуш значительно изменяется в течение года. Благодаря мелководности содержание кислорода высоко в течение всего безледного периода.

Для озера характерно наличие карбонатных ионов, составляющих 3–9 мг/л в течение весеннего и летнего периодов. В осенний период в озере преобладают ионы свободной углекислоты. В соответствии с содержанием карбонатных ионов изменяется активная реакция воды в озере. В весенний период рН колеблется в пределах 7,78–8,32, летом реакция воды становится высокощелочной – 8,7–9,1, осенью рН уменьшается до 8,0–7,85. Общая минерализация воды изменяется от 93,3 до 180,7 мг/л.

Донные отложения оз. Олтуш в основном представлены органическими сапропелями. Пески и заиленные пески широкой полосой (200–220 м) распространены только в северо-восточной части озера. На востоке их ширина значительно уже (25–50 м), а в северо-западной и западной частях озера они практически отсутствуют. Ложе котловины выстлано сапропелями.

В прибрежных частях озера растут камыш, тростник, рогоз, ситник, аир. Ширина произрастания данных видов достигает 150 м. Эти растения, укрепляясь мощными корнями и корневищами на дне озера, образуют на поверхности воды высокие густые заросли. За прибрежным поясом на несколько большей глубине располагаются растения, которые почти полностью погружены в воду. В озере к этой группе видов относятся в основном кубышки, которые произрастают отдельными группами. Далее идут обширнейшие заросли погруженных растений. Уникальность озера состоит в том, что оно более чем на 95% заросло макрофитами (Кулеш, Алехнович, 1997). По существу озеро представляет собой густой подводный луг из телореза, урути, роголистника, элодеи, рдестов и других растений.

По результатам исследований, проведенных в 1994 г. (Кулеш, Алехнович, 1997), плотность раков в оз. Олтуш колебалась от 0,2 до 1,9 экз./м² и в среднем составляла 0,8 экз./м². В 2004 г. такого рода работы были повторены. Для оз. Олтуш методом мечения и повторного отлова была определена численность раков на конец июля 2004 г. Всего было помечено и снова выпущено в озеро 248 особей. Повторно отловлены 22 особи (10 особей с меткой «срез левой уроподы» и 12 особей с меткой «срез правой уроподы»).

Раколовки были установлены в двух местах на озере – на расстоянии около 30 м от береговой линии и на удалении от берега примерно на 150 м. С учетом высоких летних температур и увеличивающейся двигательной активности раков пропорционально температуре было принято, что в течение суток рак совершает в среднем перемещение на расстояние 40 м. Сделав это предположение и приняв во внимание, что длина раколовки составляет 4,1 м, была

определена площадь, облавливаемая вентерями. У берега она составила 4680 м², плотность раков – 2,14 экз./м², в удалении от берега облавливаемая вентерями площадь была 3900 м², плотность раков оказалось равной 1,59 экз./м². Полученные значения плотности раков чрезвычайно высокие. Во время работ на оз. Олтуш эти значения плотности были максимальными для водоемов Беларуси.

Численность раков в июле 2004 г. оказалась в среднем в 2 раза больше, чем во время предыдущих наблюдений. Это обстоятельство позволяет утверждать, что популяция длиннопалого рака оз. Олтуш в данный период находилась в удовлетворительном состоянии и принятый режим эксплуатации популяции не отражался на ее численности.

Среди популяций исследуемых озер популяция длиннопалого рака оз. Олтуш в 2004 г. характеризовалась наибольшей численностью. Уловы раков составляли 12,1 экз./ловушка/сут. Однако весной 2005 г. произошла массовая гибель раков по причинам, которые так и не удалось до конца установить.

В водоемах Гомельской обл. (исходя из наших исследований) обнаружен только длиннопалый рак. Этот вид представлен практически во всех крупных реках данного региона – Припять, Сож, Днепр, Птичь. В отличие от Припяти, где раки встречаются на всем протяжении реки, но при незначительной численности, в реках Сож и Днепр большое количество раков локализуется в старицах, где они создают промысловые скопления.

В р. Припять численность длиннопалого рака в последние три десятка лет колеблется с некоторыми закономерными особенностями (Алехнович, 2000). В 1960-х годах в р. Припять были сосредоточены основные запасы длиннопалого рака этого региона. Улов на один вентерь изменялся от 3 до 14 раков в сутки. В конце 1970-х – начале 1980-х обнаружено большое обилие раков практически во всех водоемах бассейна. Однако практически в это же время начинает отмечаться и гибель раков. К концу 1980-х годов в р. Припять длиннопалый рак перестает встречаться в уловах, но в начале 1990-х годов снова наблюдается увеличение численности раков. Исследования на р. Припять в 1997 г. показали, что длиннопалый рак встречается на всем протяжении белорусского участка реки. Однако везде его уловы были небольшими и составляли на одну ловушку от 0,05 до 0,40 экз./ловушка/сут. В это время рак не был обнаружен во многих временных водоемах, которые образуются на месте старого русла реки. Но в 1998–2000 гг. снова наблюдается спад численности рака в Припяти. Особенно быстро снижается его численность после летнего подъема воды в реке в результате ливневых дождей.

Как видим, в проточных озерах, таких как Черное, Споровское, и р. Припять наблюдаются схожие изменения количества раков. Несколько иная картина динамики численности отмечается в изолированных озерах. Так, в оз. Олтуш существовала популяция рака, которая интенсивно эксплуатировалась с конца 1980-х годов до 2005 г. включительно. Учитываемый статистикой среднегодовой вылов раков из оз. Олтуш колебался в пределах 0,4–9,3 т.

Устойчивые популяции этого вида отмечены для озер Бобровицкое, Соминское и др.

Таким образом, если в р. Припять и проточных озерах наблюдались периодические колебания численности раков с постепенным снижением обилия, то в изолированных озерах в то же самое время отмечались достаточно стабильные популяции длиннопалого рака.

Такой характер динамики численности раков указывает на постоянную циркуляцию в данном регионе опасных инфекционных заболеваний раков. В первую очередь это может быть рачья чума. Скорость распространения инфекций прямо пропорциональна частоте встреч зооспор с незараженными раками. Наличие большого количества стариц в пойме реки с одной стороны создает изоляционные барьеры для инфекций в периоды низкой воды. Но во время паводков, особенно летних, способствующих объединению стариц с основным руслом реки, и на фоне высоких летних температур происходит многократное увеличение скорости распространения инфекций. Эти особенности водной системы реки создают условия, когда заболевание не приобретает характер эпизоотии, но в то же время и не исчезает полностью.

В настоящее время численность раков в Припяти остается относительно невысокой, но встречается длиннопалый рак практически повсеместно.

В конце прошлого – начале нынешнего столетия высокопродуктивным рачьим водоемом было Светлогорское водохранилище (Кулеш, Алехнович, Прищепов, 1998; Алехнович, Кулеш, 2005). В нем существовала многочисленная популяция длиннопалого рака, которая в течение многих лет интенсивно эксплуатировалась. Ежегодный вылов раков ориентировочно составлял не менее 5 т (персональное сообщение директора Светлогорской ПМС А. Н. Бусла). Несмотря на интенсивную эксплуатацию, численность раков в водохранилище длительное время оставалась на достаточно стабильном уровне.

Светлогорское водохранилище находится в бассейне р. Березина, притоке Днепра, в 11 км на юг от Светлогорска, возле г. п. Сосновый Бор. Водохранилище было образовано в 1989 г. для орошения земель, рыбоводства и зоны отдыха населения. Проектная площадь данного водоема определена в 14,4 км², но современная поверхность водного зеркала составляет порядка 3 км². Склоны и берега низкие, песчаные.

Водоохранилище округлой формы, обваловано высокой дамбой, вода в него подается насосами из канала, соединенного с Березиной. Подача воды нерегулярная и недостаточная, в связи с чем вода на несколько сотен метров не доходит до дамбы. Береговая линия очень извилистая, водохранилище изобилует огромным количеством больших и малых островов, множеством плесов, мелководий. На месте водохранилища когда-то было болото, где активно велись работы по добыче торфа. Благодаря затопленным торфяным карьерам максимальная глубина водохранилища составляет около 15 м. Средняя глубина не будет больше 4 м. Такая неопределенность в оценке средней глубины

объясняется тем, что уровень воды в течение года может колебаться в значительных пределах.

Нерегулярная подача воды в водохранилище обусловила изменчивую, неустановившуюся береговую линию и общий объем воды. Водоохранилище замкнутое, не имеет стока.

Уровень воды в озере характеризуется весенним половодьем и определяется процессами испарения и фильтрации, с одной стороны, и подачей воды насосами – с другой.

Формирование ледового покрова происходит преимущественно в январе, наибольшая толщина льда отмечается в феврале – более 40 см. С конца февраля толщина льда уменьшается, и в конце марта ледовый покров разрушается. Время ледостава составляет 60–70 суток. Водоохранилище относительно молодое, и донные осадки представлены слабозаиленными песками или торфом, который можно обнаружить преимущественно на больших глубинах.

Гидрохимический режим водохранилища значительно изменяется в течение года. Благодаря мелководности содержание кислорода высоко в течение всего безледного периода. В период ледостава содержание кислорода в отдельных местах водохранилища в районах бывших торфяных разработок может снижаться до 0,75 мг/л, но на литорали составляет 4,92–5,52 мг/л.

Количество сульфатов колеблется от 6,5 до 35,2 мг/л, хлоридов – от 10,9 до 13,7 мг/л. В зимне-весенний период содержание азота аммонийного составляет в среднем 0,4 мг/л. Содержание фосфатов в воде небольшое и в большинстве случаев ниже предела определения. Однако в районе насосной станции, когда откачиваются воды из мелиоративных каналов, концентрация фосфатов может достигать до 0,09 мг/л. В весенний период рН воды колеблется в пределах 6,90–8,41 (минимальное значение отмечается в районе насосной станции). Летом рН воды увеличивается до 8,7–9,1, осенью уменьшается до 7,5–8,0 (данные Межрайонной лаборатории аналитического контроля Светлогорской горрайинспекции природных ресурсов и охраны окружающей среды).

Распределение водной растительности в Светлогорском водохранилище характеризуется рядом особенностей. В прибрежных частях озера растут тростник, рогоз, камыш. Ширина произрастания данных видов достигает десятков, а в отдельных местах и сотен метров. Многочисленные острова сплошным ковром покрыты этими растениями. Растения, укрепляясь мощными корнями и корневищами на дне водохранилища, образуют на поверхности воды высокие густые заросли. За прибрежным поясом на несколько большей глубине располагаются обширнейшие заросли погруженных растений.

Мелководья водохранилища (глубиной до 2 м) более чем на 90% заросли макрофитами. Так же, как и оз. Олтуш, водохранилище представляет собой густой подводный луг.

На литорали доминирует роголистник погруженный и уруть мутовчатая. Роголистник относится к особой биологической группе водных растений, которые потеряли связь с почвой и находятся в воде в свободном плавающем

состоянии. В отдельных местах можно встретить заросли элодеи. На больших глубинах отмечаются харовые водоросли. Кроме перечисленных видов водных растений в озере обнаружено несколько видов рдестов. В целом биомасса макрофитов колеблется от 2–3 до более 10 кг/м² сырого вещества.

Таким образом, в водохранилище преобладает погруженная растительность, которая практически сплошным покровом заполняет его дно. Фитопланктон в Светлогорском водохранилище беден и не играет большой роли в образовании первичной продукции. Максимальной численности фитопланктон достигает во второй половине лета, когда можно наблюдать незначительное цветение водоема. По численности в фитопланктоне доминируют сине-зеленые водоросли.

Видовой состав зоопланктона Светлогорского водохранилища разнообразен, здесь обнаружено много форм, характерных для зарослевых зон. Массовыми видами в озере были *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris* и науплиальные стадии развития циклопов, а также коловратки. Общая численность зоопланктона в июне составляла 148 400 экз./м³ (персональное сообщение сотрудника НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам В. В. Вежновца). Индекс сапробности по зоопланктону – 1,62, что соответствует умеренно загрязненным водоемам.

Зообентос водохранилища характеризуется значительным видовым разнообразием и высокими количественными показателями. Наиболее разнообразной группой являются личинки хирономид, а также личинки стрекоз, моллюсков. В связи с сильным зарастанием водохранилища в донной фауне велика роль фитофильных личинок насекомых.

Наличие водной растительности, небольшая глубина, высокое содержание кислорода, гомотермия создают повсеместно оптимальные условия для жизнедеятельности длиннопалого рака в водохранилище с весны по осень включительно.

В результате эволюционного развития Светлогорское водохранилище на данном этапе формируется в водоем озерного типа. Недостаточная и нерегулярная подача воды только за счет откачки ее из мелиоративных каналов может привести в будущем к превращению водохранилища в болото (данная тенденция в последнее время, как нам кажется, усиливается). Так, исследования, проведенные в 2014 г., показали увеличивающуюся степень зарастания водохранилища водными растениями и снижение численности раков.

Численность облавливаемой ловушками части популяции раков Светлогорского водохранилища определялась в 2004 г. методом мечения и повторного отлова.

Раки в водоеме распределялись неравномерно. Уловы самцов колебались от 1,25 до 14,50 экз./ловушка/сут, самок – от 0,50 до 7,75 экз./ловушка/сут. Наименьшие уловы отмечены в кутовой части заливов на глубинах менее 1 м: в среднем для самцов – $1,91 \pm 1,06$ экз./ловушка/сут, для самок – $0,59 \pm 0,09$ экз./ловушка/сут. На плесах на глубинах больше 1 м уловы были несколько выше и составили

для самцов $5,32 \pm 3,47$ экз./ловушка/сут, для самок – $2,14 \pm 1,27$ экз./ловушка/сут. Наибольшие уловы отмечены в местах, где идет резкий свал глубин. Так, на глубине в среднем около 1,5 м уловы самцов составили $7,21 \pm 4,08$ экз./ловушка/сут, уловы самок – $3,40 \pm 2,19$ экз./ловушка/сут. Следует обратить внимание на высокую изменчивость уловов. В целом изменчивость уловов была выше в кутовой части заливов.

Нами определены величины суточных уловов раколовками отдельно для самцов и для самок. Общий же максимальный суточный улов составляет $22,25$ экз./ловушка/сут.

В пересчете на 1 м^2 численность рака составила порядка 1,85 особей на плесах. На свале глубин количество раков было больше и колебалось от 2,3 до $4,3$ экз./ м^2 . В кутовой части заливов численность раков порядка $0,2$ экз./ м^2 . Визуальная оценка количества раков аквалангистом в различных местообитаниях колеблется от 1 до 12 экз./ м^2 . Будем считать, что мелководные кутовые части заливов в водохранилище составляют 80% от всей площади; плесы, т. е. заливы и площади с глубиной более 1 м, – 15% территории водохранилища, свалы глубин – 5%. В таком случае средняя для водохранилища численность раков составит $0,60 \pm 0,85$ экз./ м^2 . Площадь водохранилища 300 га. Облавливаемая нашими раколовками общая численность будет 1,8 млн раков.

Размеры особей длиннопалого рака Светлогорского водохранилища во время сбора проб в августе 2002 г. приведены в табл. 4.11.

Таблица 4.11. Размеры самцов и самок длиннопалого рака Светлогорского водохранилища

Место сбора	Пол	Длина тела, см		
		средняя	минимальная	максимальная
Кутовая часть	Самец	$10,06 \pm 1,19$	8,4	13,2
	Самка	$10,04 \pm 0,99$	8,2	12,2
Плес	Самец	$9,52 \pm 0,90$	7,8	13,6
	Самка	$9,44 \pm 1,08$	7,4	13,5
Свал	Самец	$9,30 \pm 0,90$	7,3	12,7
	Самка	$9,37 \pm 0,81$	8,0	11,7
Глубоководная часть (сбор аквалангиста)	Самец	$11,15 \pm 1,15$	9,2	14,1
	Самка	$11,04 \pm 1,08$	9,1	12,9

В целом для всего водохранилища средние размеры самцов составили $9,81 \pm 1,44$ см, для самок – $9,70 \pm 1,18$ см.

В настоящее время перспективным рачьим водоемом является оз. Соминское. В нем существует многочисленная популяция длиннопалого рака. Уловы раков в летние месяцы колебались от 10 до 13 экз./ловушка/сут, в осенние – до $27,6$ экз./ловушка/сут, что указывает на высокую численность популяции. Данный водоем следует отнести к перспективным ракопромысловым водоемам и рекомендовать организацию промысла раков на оз. Соминское.

Также следует рекомендовать организацию промысла раков на водохранилище Локтыши. Уловы раков на данном водоеме в осенние месяцы составили 2,56 экз./ловушка/сут, что несколько ниже, чем в оз. Соминское. Но средние размеры особей в водохранилище одни из самых больших по сравнению с размерами раков в других местообитаниях.

Таким образом, проведенные исследования показали неравномерность встречаемости длиннопалого рака в водоемах определенных водных бассейнов. Закономерностей в распределении и обилии длиннопалого рака в отдельных бассейнах крупных рек Беларуси не просматривается. В некоторых водоемах и водотоках длиннопалый рак локализуется неравномерно, особенно в глубоководных озерах и реках. Их распределение во многом зависит от наличия убежищ – построенных самостоятельно либо использованных естественных укрытий, которые они могут найти в зарослях погруженной водной растительности, среди затонувших деревьев и корней растений и т. п. Соответственно, их распространение характерно для зарослей погруженной водной растительности и мест скопления каменисто-галечно-гравийных грунтов, коряг, корней растений. На плотных грунтах (песках, илистых песках) при отсутствии убежищ раки строят норы. Наличие и доступность укрытий является определяющим фактором в распределении раков. Таким образом, на мягких сапропелевых грунтах раки встречаются только в том случае, если присутствует погруженная высшая водная растительность. Типичным примером в этом отношении является оз. Олтуш. Подавляющая часть дна озера выстлана мягкими сапропелевыми осадками, над которыми произрастают в огромном количестве погруженные высшие водные растения, среди которых раки и находят укрытия.

Данные по размерам особей, приведенные в табл. 4.9, показывают широкую вариабельность этого популяционного параметра. Размеры особей облавливаемой части популяций раков определяются скоростью роста, которая находится под влиянием наследственных признаков и факторов окружающей среды. Принимая во внимание относительно небольшую территорию Беларуси и в связи с этим незначительные различия в абиотических факторах среды обитания раков отдельных популяций, априори можно ожидать, что средние размеры особей в популяциях будут определяться в первую очередь интенсивностью вылова раков.

4.3.1. Закономерности в размерной структуре популяций длиннопалого рака водоемов Беларуси

Под размерной структурой следует понимать разнообразие линейных размеров особей в популяции.

Средние размеры особей в популяциях промыслового вида длиннопалого рака зависят от интенсивности промысла, условий роста особей в конкретных местообитаниях и не остаются постоянными.

В Гродненской обл. в оз. Бездонное в период наших исследований в популяции преобладали особи длиной от 7,5 до 10,5 см, что несколько выше, чем аналогичные показатели для Витебской обл. Средняя длина особей половозрелой части популяции этого вида из северной зоны Минской обл. – 9,1–9,2 см. Близкие размерные параметры характерны и для речных раков из центральной и южной частей Минской обл., кроме Солигорского водохранилища. В нем существует популяция длиннопалого рака, в которой средний размер самцов и самок облавливаемой части популяции составляет 12,1 и 13,8 см соответственно. Это примерно на 2 см больше, чем в других водоемах. Причем размер отдельных экземпляров самцов из этой популяции – 17–18 см (сообщения местного населения). Наряду с особями из водохранилища Локтыши это самые большие экземпляры длиннопалого рака, отмеченные нами на территории Беларуси.

Судя по размерному диапазону и средней длине тела, которая составляет 10–11 см, особи популяции длиннопалого рака Гомельской обл. являются самыми крупными в Беларуси.

В целом анализ размерной структуры промысловой части популяций и динамика средней длины тела (табл. 4.9) показывают, что в южных районах Беларуси (старицы Днепра) средние размеры длиннопалого рака примерно на 1,5 см больше, чем таковые в северных районах (Alekhnovich, Kulesh, Ablov, 1999; Алехнович, 2001). Есть основания предполагать, что главной причиной этих различий является хорошая кормовая база раков в старицах Днепра и разница в температурных условиях обитания популяций раков на юге и севере страны (Alekhnovich, 1999; Alekhnovich, Kulesh, Ablov, 1999). Так, весной различия в температуре воздуха в Витебской обл. по сравнению с данным показателем в Брестской и Гомельской областях составляют 1,5–1,7 °С, летом – 0,8–1,0, осенью – 1,1–1,6 °С соответственно (Состояние природной среды Беларуси, 2009). В среднем расхождения составят примерно 1,5 °С. Этого вполне достаточно, чтобы обнаружить различия в скорости роста, частоте линек и общей смертности раков (Sadykova et al., 2009). В цитируемой работе показана огромная роль температуры в динамике численности популяции широкопалого рака оз. Стеинфиорд (Steinsfjorden). Даже необычно холодное лето может привести к драматическому снижению численности популяции.

При сопоставлении средних размеров особей облавливаемой части популяций из крайних южных и северных районов можно говорить о различиях в длине раков. Но сравнение размеров раков из водоемов отдельных областей страны показывает, что средняя длина самцов из водоемов Витебской, Гродненской, Минской, Брестской и Гомельской областей статистически не различается. Средние размеры самок из водоемов Гомельской обл. статистически достоверно различались с таковыми в Минской и Гродненской областях ($t = 2,14$, $p = 0,05$ и $t = 5,45$, $p = 0,001$ соответственно). Статистически достоверно различалась также средняя длина самок водоемов Витебской и Гродненской областей ($t = 2,32$, $p = 0,03$) (Alekhnovich, Kulesh, Ablov, 1999). Таким образом,

небольшое увеличение средних значений температур на юге страны в первую очередь отражается на росте самок длиннопалого рака.

Отмеченные различия в средних размерах раков в водоемах Беларуси дают основания рекомендовать организацию ферм по выращиванию раков прежде всего на водоемах юга страны как более благоприятных для роста последних.

Средняя длина особей в популяции может находиться в корреляционной зависимости от размеров водоема. Корреляционный анализ выявил достоверную положительную взаимосвязь размеров особей с площадью водоема и ее отсутствие со средней глубиной водоема (Alekhovich, 1998; Алехнович, 2001). Плотность популяции раков была взята в относительных единицах, как улов на одну ловушку за одни сутки. В крупных водоемах раки находят для себя более благоприятные условия обитания, возможно, благодаря снижению пространственной и пищевой конкуренции. Также необходимо учитывать, что крупные водоемы облавливаются с меньшей интенсивностью, чем малые.

Анализ уловов выявил отсутствие различий в средних размерах самцов и самок из одного водоема. Достоверные различия отмечены только для пяти выборок, взятых из озер Бездонное, Кузьмичи, Волчино и Олтуш. За исключением оз. Кузьмичи, перечисленные озера характеризовались в период анализа размеров особей самыми высокими уловами раков – от 5 до более 10 экз./ловушка/сут. Во всех остальных обследованных водоемах уловы раков на стандартную ловушку были меньше, и в то же время средние размеры самок и самцов в выборке статистически не различались. Следовательно, высокая численность раков в водоеме может рассматриваться как причина различий средних размеров самцов и самок в выборке из ловушек. Прежде чем приступить к объяснению равенства средних размеров самцов и самок из одних и тех же выборок, попытаемся обосновать единственное исключение из обнаруженной закономерности – оз. Кузьмичи. В этом озере уловы не превышали 1 экз./ловушка/сут, но отмечалось статистически достоверное различие в средних размерах самцов и самок. Сбор раков в озере был проведен 14 июня и 7 июля 1998 г. В июне различий в средних размерах в выборке не отмечалось, но все самки в это время несли на плеоподах личинки на первой стадии развития. Возможно, сразу же после того, как личинки покидают самок, происходит изменение в поведении и распределении самок. В наших сборах средняя длина самцов и самок в июне была $10,0 \pm 1,6$ см и $9,8 \pm 1,4$ см соответственно, в июле она составила $10,6 \pm 1,4$ см у самцов и $10,0 \pm 1,4$ см у самок. За 23 дня произошло увеличение длины тела у самцов, в то время как средние размеры самок почти не изменились. Очевидно, самцы уже приступили к линьке и частично перелиняли, в то время как самки еще не начали линять, что и отразилось на различиях средних размеров самцов и самок из одних и тех же местообитаний. Единственное исключение не отвергает утверждения, что в нормальных условиях обитания раков средние размеры самок и самцов из ловушек, размещаемых на глубинах 1,5–2,5 м, характеризуются близкими значениями.

Для структуры популяций большинства видов характерно образование групп. Такие внутривидовые группы представляют собой результат агрегирования особей, происходящего по разным причинам: вследствие различий в местообитаниях, под влиянием суточных и сезонных изменений факторов среды, в связи с процессами размножения или в результате социального притяжения (Шилов, 1985, с. 204–219). Определенная степень агрегации призвана обеспечить оптимальный рост и выживание популяции – принцип Олли (Одум, 1986, с. 62–65). Низкая агрегированность, так же как и высокая, может оказывать лимитирующее влияние.

Результаты наших исследований дают основание считать, что в распределении раков в водоеме имеет место агрегированность по основному критерию – близость размеров (Алехнович, 2001). Предпочтительное распределение раков в окружении близких по размерам особей позволяет минимизировать отрицательное влияние особей друг на друга или же по крайней мере сохранить равными шансы в конкуренции между особями за дефицитные ресурсы либо избежать прямого антагонизма. При высокой плотности эта закономерность нарушается, что ведет к снижению устойчивости популяции. Наличие статистически достоверных различий между средними размерами самцов и самок указывает на меняющуюся структуру популяции, вызванную внешними факторами. Изменения в размерной структуре самцов и самок облавливаемой части популяции могут быть сигналом, указывающим на действия неблагоприятных факторов среды обитания. Примененный метод сравнения длины самцов и самок можно использовать как критерий для оценки состояния популяций длиннопалого рака. Безусловно, следует учитывать возможные естественные различия в физиологическом состоянии особей (линька, предлинька и т. д.) и сравнение проводить для особей, находящихся в равных условиях.

При межвидовом сравнении анализ дисперсии не выявил каких-либо закономерностей. Но сравнение значений дисперсии самцов и самок из одной выборки показало практически полное отсутствие различий между этими показателями. Только в двух случаях отмечаются достоверные расхождения в значениях дисперсий: оз. Бездонное ($F = 1,87, p = 0,01$) и оз. Волчин ($F = 1,43, p = 0,07$). Дисперсия является показателем величины изменчивости признака, и достоверные различия по этому показателю появляются в выборках, где улов на одно усилие составляет 7–10 экз., т. е. проявляется аналогичная закономерность, что и при сравнении средних размеров самцов и самок.

Средние размеры особей и дисперсию можно объединить, рассчитав коэффициент вариации (CV). На рис. 4.8 и 4.9 показаны зависимость CV от улова на одно усилие (Алехнович, 2001). Коэффициент вариации длины особей снижается с увеличением уловов, а значит, и с увеличением плотности популяции. Были рассчитаны коэффициенты корреляции Спирмена, поскольку распределение величин суточных уловов отличается от нормального. Для самцов коэффициент корреляции Спирмена анализируемых параметров составил $-0,32$ ($p = 0,07$), для самок – $-0,18$ ($p = 0,31$). Как видим, для самцов взаимосвязь рассматриваемых величин очень небольшая, а для самок вообще не достоверна.

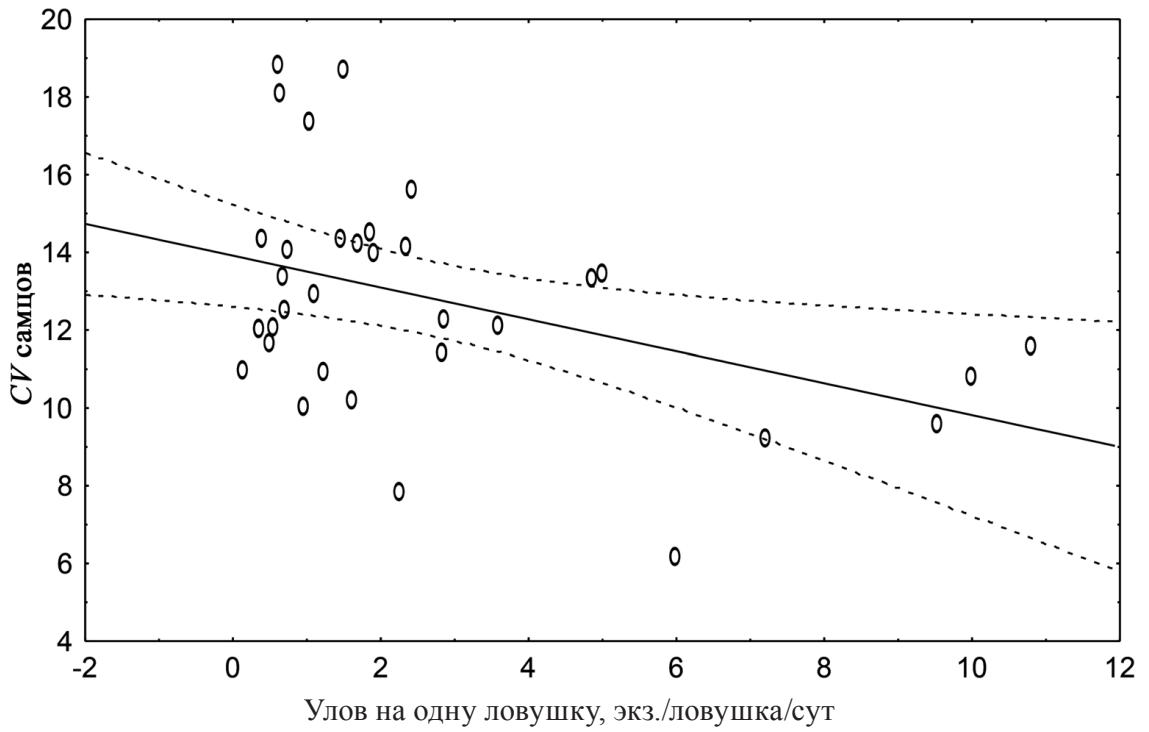


Рис. 4.8. Зависимость коэффициента вариации по длине самцов длиннопалого рака от улова на одно усилие в водоемах Беларуси

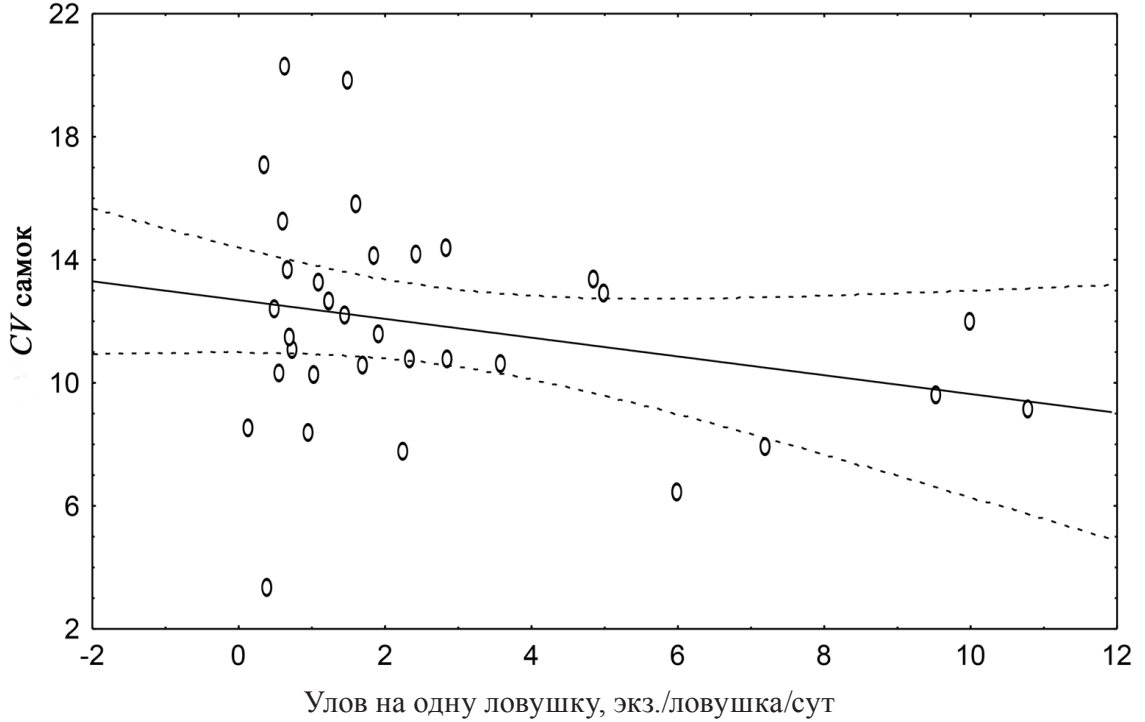


Рис. 4.9. Зависимость коэффициента вариации по длине самок длиннопалого рака от улова на одно усилие в водоемах Беларуси

Однако, даже если рассматривать эту зависимость только как тенденцию, следует признать, что с ухудшением условий обитания (увеличением плотности) увеличивается упорядоченность особей по их размерам. Естественно было ожидать больший разброс CV при низкой плотности раков в популяциях, поскольку при низкой численности частота контактов между отдельными особями гораздо ниже, соответственно, и механизмы, регулирующие размерную структуру, работают неинтенсивно. В популяциях, где улов на одно усилие был меньше пяти особей, коэффициент вариации по длине самцов и самок – $13,40 \pm 2,66$ и $12,35 \pm 3,57\%$ соответственно. В популяциях, где улов раков на одну ловушку в сутки был больше или равен пяти, среднее значение CV для самцов и самок составляло $10,13 \pm 2,46$ и $9,65 \pm 2,43\%$ соответственно. Различия в коэффициентах вариации самцов и самок статистически не достоверны, как в случае низких уловов, так и высоких.

Правомерно предположить, что упорядоченное распределение особей по их размерам в однородных местообитаниях как особенность формирования размерной структуры популяции должно приводить к образованию индивидуальных территориальных участков. В отношении раков эта «индивидуализация» территории проявляется в обитании внорах. Данная особенность очень хорошо прослеживается у широкопалого рака *A. astacus*. Широкопалый рак заселяет водоемы, грунты дна и берега которых пригодны для строительства нор. Как правило, он строит себе норы даже в искусственных условиях в отличие от длиннопалого рака, который использует для укрытия особенности микрорельефа дна (Цукерзис, 1989, с. 37).

Таким образом, анализ размерной структуры популяций длиннопалого рака водоемов Беларуси позволяет выделить характерные особенности, присущие собственно группе как определенной форме распределения особей в популяции.

Следует отметить, что анализировались размеры особей, собранных раколовками, установленными на конечном и достаточно однородном участке дна водоема.

Выше приведены данные по особенностям изменения размерной структуры облавливаемой части популяции длиннопалого рака водоемов Беларуси. Проведем сравнение размерной структуры далеко отстоящих популяций – из водоемов Беларуси и Армении.

4.3.2. Размерная структура популяций длиннопалого рака водоемов Беларуси и Армении

В качестве модельных водоемов для сравнительной оценки популяций длиннопалого рака в Беларуси были взяты два глубоководных озера Гиньково и Соминское. Оз. Гиньково находится на севере страны в Поозерье, оз. Соминское – на юге в Полесской низменности. В Армении анализировалась популяция оз. Севан, которое расположено в северо-восточной части страны (табл. 4.12).

Оз. Гиньково находится в вытянутой узкой котловине. Характеризуется резким спадом глубин и имеет узкое мелководье. Из-за крутого уклона дна

Таблица 4.12. Морфометрические характеристики озер

Озеро	Площадь, км ²	Площадь мелководий, км ²	Прозрачность, м	pH	Общая минерализация, г/м ³	Содержание кальция, г/м ³	Максимальная глубина, м	Средняя глубина, м
Гиньково	0,51	0,06	4,6	7,6	179,9	27,1	43,3	15,4
Соминское	0,41	0,09	3,9	7,7	201,5	42,0	33,5	6,4
Севан	1275,50	30,0*	10,0	8,7	432,5	27,7	98,7	50,9

* Площадь мелководий до 2 м.

высшая надводная и подводная растительность узкой лентой (3–10 м, местами и больше) тянется вдоль береговой линии. Дно песчаное, на глубине больше 10 м – илистое. Озеро сигово-сетковое, мезотрофное, слабопроточное.

Оз. Соминское карстового типа, округлой воронкообразной формы. Берега озера низкие, заболоченные. Дно до глубины 6–10 м песчаное, местами торфянистое. Практически по всему периметру до глубины 3–4 м озеро зарастает высшей надводной и подводной растительностью. На глубинах больше 10 м дно сапропелевое. Озеро плотвично-окуневое, мезотрофное, слабопроточное.

Оз. Севан является одним из крупнейших высокогорных пресноводных водоемов мира. Бассейн озера представляет собой огромную тектоническую впадину, замкнутую со всех сторон горами. В оз. Севан впадает 28 рек. Состоит из двух частей – Малого и Большого Севана. По своему происхождению Малый Севан более молодой и глубокий. Грунты Большого и Малого Севана на глубинах 2–4 м в основном представлены песками, которые на больших глубинах (4–7 м в Малом Севане и 7–10 м в Большом Севане) переходят в илисто-песчаные грунты. Затем их заменяет песчаный ил (7–10 м в Малом Севане и 10–15 м в Большом Севане), а в более глубоких слоях бурые и черные илы с характерным летним и осенним сероводородным запахом. Харовые водоросли, служащие субстратом для очень многих видов зообентосных животных, были обнаружены на глубинах 4–7 м. Озеро мезотрофное. Ихтиофауна представлена лососевыми и карповыми рыбами. В оз. Севан длиннопалый рак был вселен в 1980-е годы (Novhannisyuan, Ghukasyan, 1996).

Размерная структура популяций, прежде всего промысловой их части, зависит в первую очередь от скорости роста особей и промыслового пресса на популяции. Рост раков в озерах Севан и Соминское вполне сопоставим (Алехнович, Гукасян, 2013).

Длиннопалый рак – ценный промысловый вид, следовательно, при сопоставимой скорости роста особей в сравниваемых озерах размерная структура его популяций должна определяться интенсивностью промысла.

Размерная структура самцов исследуемых популяций показана на рис. 4.10 и в табл. 4.13.

Средние размеры самцов оз. Севан были достоверно выше таковых оз. Гиньково ($t = 6,56, p = 0,0000$) и оз. Соминское ($t = 5,43, p = 0,0000$). Средние размеры самцов рассматриваемых белорусских озер между собой статистически не различались.

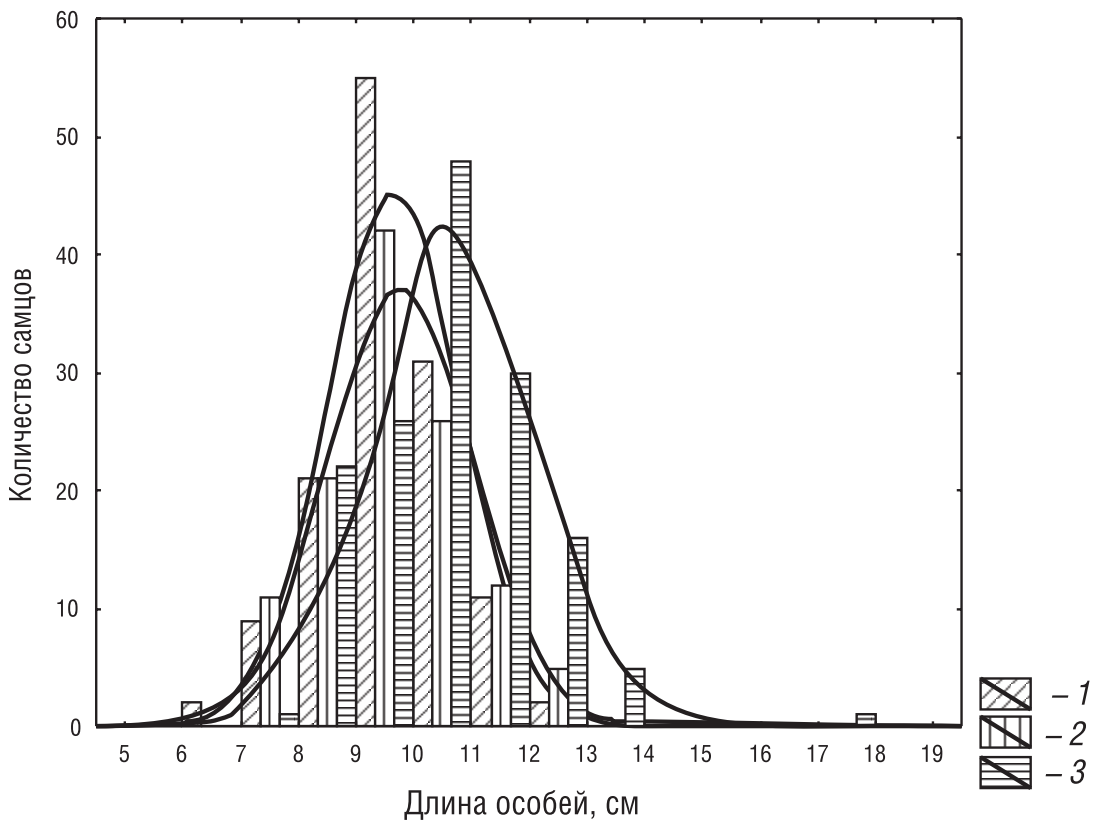


Рис. 4.10. Размерная структура самцов популяций длиннопалого рака:
1 – оз. Гиньково, 2 – оз. Соминское, 3 – оз. Севан

Таблица 4.13. Средние размеры самцов длиннопалого рака исследуемых озер

Озеро	Количество самцов	Длина, см			
		средняя	дисперсия	минимальная	максимальная
Гиньково	131	9,6	1,16	6,2	12,3
Соминское	117	9,7	1,26	7,1	13,0
Севан	149	10,6	1,43	7,9	17,5

Таблица 4.14. Средние размеры самок длиннопалого рака исследуемых озер

Озеро	Количество самок	Длина, см			
		средняя	дисперсия	минимальная	максимальная
Гиньково	177	10,2	1,30	6,4	13,3
Соминское	215	10,1	0,96	7,6	12,9
Севан	172	11,0	1,02	8,4	13,5

Размерная структура самок исследуемых популяций показана на рис. 4.11 и в табл. 4.14.

Средние размеры самок оз. Севан были достоверно выше средних размеров самок оз. Гиньково ($t = 9,26, p = 0,0000$) и оз. Соминское ($t = 6,87, p = 0,0000$). Средние размеры самок рассматриваемых белорусских озер между собой статистически не различались.

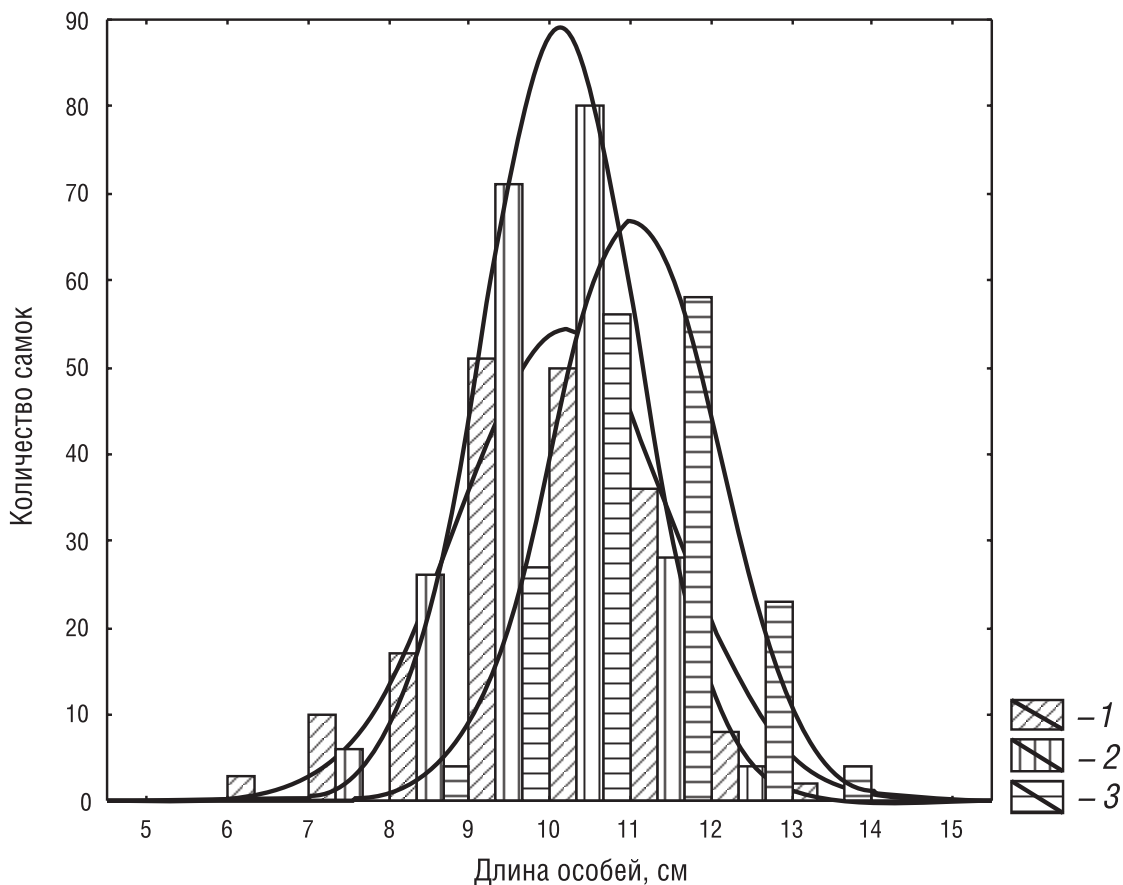


Рис. 4.11. Размерная структура самок популяций длиннопалого рака:
 1 – оз. Гиньково, 2 – оз. Соминское, 3 – оз. Севан

Таким образом, средние размеры как самцов, так и самок оз. Севан оказываются достоверно выше таковых озер Гиньково и Соминское.

Модальным классом облавливаемых раколовками особей в популяциях длиннопалого рака озер Беларуси является 9–10 см. В некоторых случаях средние размеры особей в отдельных популяциях могут быть меньше 9 см и крайне редко – больше 12 или даже 13 см. Размерный ряд как самцов, так и самок длиннопалого рака облавливаемой части популяции озер Гиньково и Соминское является обычным для водоемов Беларуси. Средние размеры особей в оз. Севан несколько выше.

Интенсивность промысла длиннопалого рака регулируется правилами лова. В Беларуси в период сбора проб для данного сравнения размерной структуры популяций лов раков был запрещен с 15 октября по 15 июля. Минимальный размер особей, допустимых к вылову, составлял 9,0 см (Правила ведения..., с. 180, 193). В соответствии с Правилами промыслового и любительского рыболовства Республики Беларусь длина рака измерялась от глазной выемки карапакса до конца хвостовой пластины (тельсона) (L). В пересчете на общую длину (TL) с использованием уравнения $TL = 1,164 L$ (Алехнович, Кулеш, 2005) общая минимальная промысловая длина раков (TL) составляет 10,5 см. На рассматриваемых белорусских озерах в разрешенный период существует только

любительский лов раков, организованного коммерческого промысла нет, и учесть объемы вылова невозможно. Но вне всяких сомнений эксплуатационный пресс на популяции этих озер был весьма существенным. Так, в оз. Гиньково в мае в облавливаемой части популяции самцы больше промысловой меры составляли 14%, самки – 25%. В оз. Соминское самцы составили 25%, самки – 20%.

В Армении длиннопалый рак является инвазивным видом, и популяция этого вида в оз. Севан эксплуатируется в течение всего года. Ежегодно из озера вылавливается от 200 до 500 т раков. Несмотря на круглогодичный лов в весенних сборах самки с длиной тела больше 10,5 см составили 52%, самцы – 55% от облавливаемой части популяции (Алехнович, Гукасян, 2013).

Существенно меньшая и относительно небольшая глубина рассматриваемых белорусских озер позволяет обловить их с большей эффективностью, чем оз. Севан. В то же время популяция раков оз. Севан эксплуатируется в течение всего года. Все эти соображения дают основания предполагать, что лов раков в рассматриваемых озерах идет с высокой интенсивностью и, если судить по доле особей больше промысловой меры, интенсивность эксплуатации белорусских популяций примерно в 2 раза выше. Различия в степени промыслового изъятия и определили в рассматриваемых озерах размерную структуру особей. Размеры особей зависят также от общих условий роста раков в популяциях, что будет рассмотрено в следующей главе.

Рост раков в озерах Севан и Соминское вполне сопоставим. Но средние размеры особей в популяции раков оз. Севан выше, следовательно, промысловый пресс на популяцию раков оз. Севан, несмотря на круглогодичный лов, должен быть ниже.

Одним из важнейших факторов, определяющих скорость роста и развития пойкилотермных животных, является температура. В табл. 4.15 приводятся данные по средней температуре воды за вегетационный период в центральной части Беларуси на озерах Нарочь и Севан.

Таблица 4.15. Средняя температура воды с мая по октябрь в озерах Нарочь и Севан, °С

Озеро	Месяц						Источник
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Нарочь	7,0	16,7	18,0	18,6	18,0	12,8	Ковалевская и др., 2003
Севан	7,0	13,0	17,0	18,0	16,0	13,0	Метеоновости: http://www.hmn.ru/index.php?

Оз. Гиньково находится несколько севернее оз. Нарочь, и там можно ожидать чуть более низкие температуры весной, но из-за больших глубин и, следовательно, большей массы воды осенью температура воды в оз. Гиньково немножко выше, чем в оз. Нарочь. Оз. Соминское расположено на юге страны, температура воды в нем на 1,0–1,5 °С выше. С учетом вариабельности температуры воды как за отдельные месяцы, так и за годы в целом можно утверждать, что температурные условия роста и развития длиннопалого рака в оз. Севан

и озерах Гиньково и Соминское вполне сопоставимы. Оз. Севан находится значительно южнее белорусских озер, но сходность температурных условий объясняется высоким положением оз. Севан над уровнем моря.

4.4. Распространение и численность полосатого рака

Впервые полосатый рак был обнаружен в 1997 г. в приграничных с Литвой и Польшей районах в р. Неман и ее левых притоках (реки Шлямица, Мариха, Черная Ганча), в Августовском канале, в районе г. Гродно и на 5–20 км ниже города по течению р. Неман (Alekhnovich et al., 1999) (рис. 4.12). Указанные притоки р. Неман и Августовский канал берут начало в Польше. Проведенные в те же сроки исследования показали, что в отдельных, не связанных с этими реками озерах полосатый рак отсутствует. Это обстоятельство является свидетельством относительно недавнего проникновения *O. limosus* в данные приграничные водотоки и на территорию Беларуси. В то же время опрос местного населения, проведенный в 1997 г., позволяет предполагать, что полосатый рак начал появляться в этих местах еще в начале 1980-х годов.

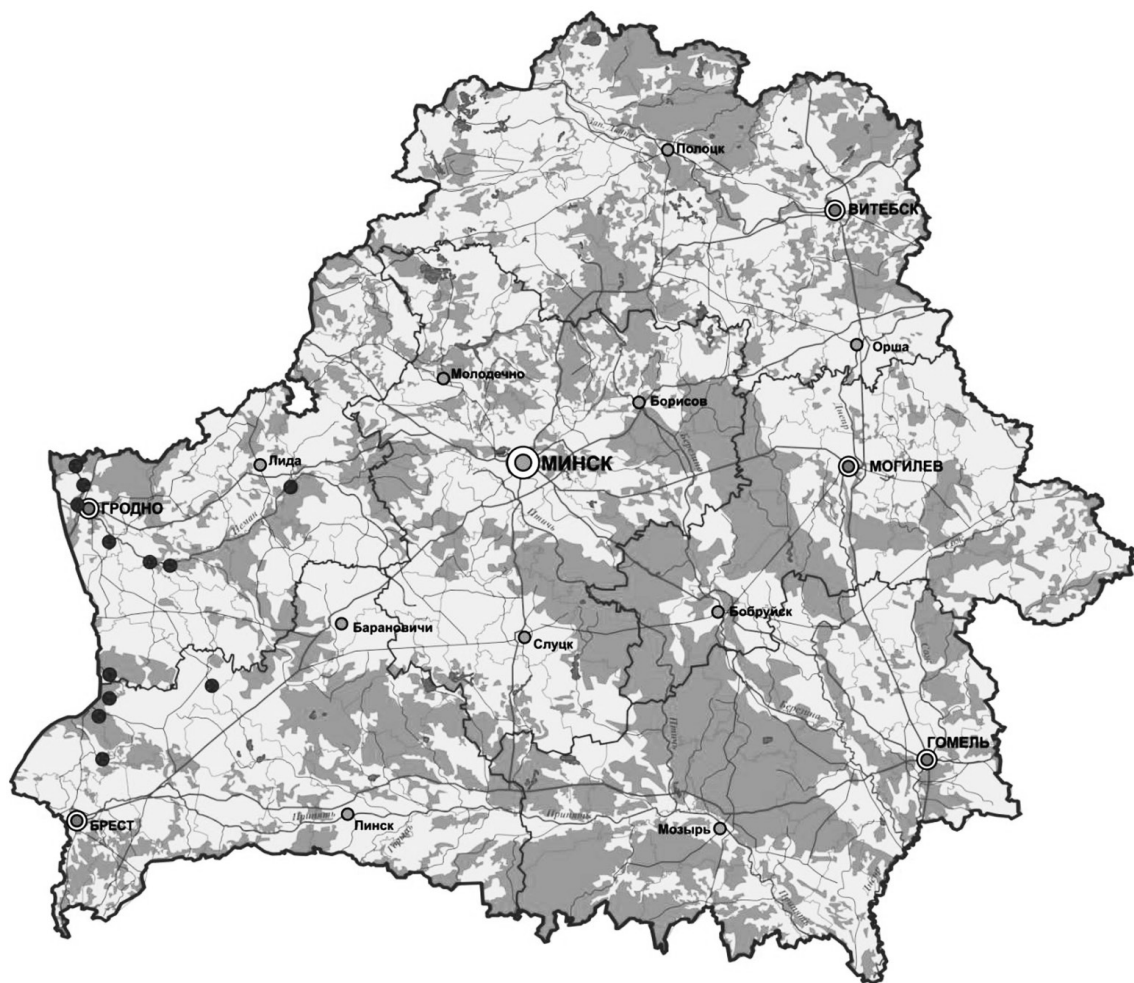


Рис. 4.12. Современное распространение полосатого рака в водоемах Беларуси

Во время исследований в 2008 г. на р. Неман полосатый рак был обнаружен в больших количествах (2–5 экз./м²) на участке реки в районе г. Гродно и ниже по течению в месте впадения Августовского канала. Растительность и характер дна были сходными и в районе канала, и в других точках отбора проб. Полупогруженная растительность представлена в основном рогозом узколистным, погруженная – элодеей канадской, обвитой нитчатыми водорослями, рдестами.

В 2010 г. полосатый рак выявлен нами в р. Неман на 120 км выше по течению реки от его первоначального обнаружения (рис. 4.12). От места впадения Августовского канала в р. Неман до самой дальней точки обнаружения *O. limosus*, считая по руслу р. Неман, расстояние составляет 120 км. В следующем 2011 году он был обнаружен еще на 93 км выше по течению реки (Alehnovich, Razlutskiĵ, 2013).

В начале XXI в. полосатый рак стал также встречаться в реках, берущих начало в Беларуси и впадающих в реки Нарев и Западный Буг на территории Польши. В 2006 г. *O. limosus* зарегистрирован в белорусской части Беловежской пуши в р. Колонка (приток 3-го порядка р. Нарев). В 2009 г. его обнаружили в р. Лесная Левая, притоке р. Лесная, которая впадает в Западный Буг (рис. 4.12) (Baitchorov, Giginiak, 2009). В 2014 г. полосатый рак выявлен нами в черте г. Слоним в месте впадения р. Исса в Щару, в 2015 г. зарегистрирован уже в р. Щара выше Слонима.

В настоящее время полосатый рак обитает в 11 реках Беларуси, наиболее крупной среди которых является Неман (табл. 4.16). Раньше всего этот вид заселил реки, относящиеся к бассейну р. Неман. В Немане в пределах Беларуси он встречается в низовьях и средней части, а также обнаружен в его левых притоках, которые берут начало в Польше.

Стабильно высокая численность *O. limosus* наблюдается нами с 1997 г. в р. Неман в районе речного порта на выходе реки из Гродно. В наибольших количествах, до 10 экз./м², раки встречались в местах с илистым дном (толщина ила больше 0,5 м) и обильной погруженной водной растительностью.

В малых реках численность раков характеризуется высокой изменчивостью. Так, в р. Шлямица в октябре 1997 г. плотность особей составляла 5 экз./м² (Alehnovich et al., 1999), а в июле 1998 г. встречались только единичные особи. В наибольших количествах раки обнаружены в биотопах с песчаным дном и достаточно быстрым течением.

Резкие межсезонные изменения численности полосатого рака в малых реках могут быть результатом миграционных волн, присущих данному виду. Массовые миграции раков отмечают и литовские ученые, например в конце августа в литовской реке Жеймяне. Подтверждением того, что это были именно миграции, служит тот факт, что раки не реагировали на приманку в раколовках и в них не попадались, в то время как руками их можно было поймать в больших количествах (Burba, 2010).

В бассейнах рек Нарев (реки Колонка, Наревка) и Южный Буг (реки Лесная, Лесная Левая) на территории Беловежской пуши *O. limosus* появился примерно на 20 лет позже. В этих реках раки встречались в единичных экземплярах, причем большее их количество наблюдалось на грунтах с преобладанием гальки и валунов и в местах с достаточно сильным течением. В биотопах с растительностью их было меньше.

Средние размеры особей в уловах изменялись в пределах 5,4–10,3 см. Наибольшие средние размеры были у раков, пойманных ставными сетями (табл. 4.16).

Таблица 4.16. Встречаемость, численность и средние размеры полосатого рака *Orconectes limosus* в водоемах Беларуси

Водоток	Время сборов	Численность	Орудие лова	Средние размеры	
				самец	самка
<i>Бассейн Немана</i>					
Р. Шлямица, приток 2-го порядка	X.1997 г.	9,4 экз./ловушка/сут	Раколовка	7,4±0,7	7,5±0,8
Р. Черная Ганча, приток 1-го порядка	X.1997 г.	0,6 экз./ловушка/сут	Раколовка	8,6±0,8	7,1±1,0
Р. Мариша, приток 2-го порядка	X.1997 г.	До 0,1 экз./м ²	Сачок	6,4±0,6	6,3±0,5
Августовский канал	X.1997 г.	До 0,04 экз./м ²	Сачок	6,8±0,4	7,5±0,6
Р. Неман (ниже г. Гродно, д. Демидково, старица)	X.1997 г.	0,5 экз./ловушка/сут	Раколовка	8,6±1,0	10,2±0,8
Августовский канал (№ 1)	IX.2008 г.	До 5,0 экз./м ²	Сачок	6,8±0,4	7,5±0,6
Р. Неман (г. Гродно)	IX.2008 г.	До 10 экз./м ²	Сачок	–	–
Р. Неман (г. Гродно)	VIII.2010 г.	До 10 экз./м ²	Сачок	–	–
Р. Неман (район г. Мосты)	VII.2010 г.	До 0,2 экз./м ²	Сачок	6,2±0,4	5,9±0,2
Р. Неман (район г. Мосты)	XI.2011 г.	–	Ставные сети	10,3±0,7	–
Р. Неман (г. Гродно)	IX.2011 г.	До 8 экз./м ²	Сачок	5,4±0,4	6,3±0,2
Р. Неман (устье Августовского канала)	IX.2011 г.	До 5 экз./м ²	Сачок	5,6±0,3	6,1±0,6
Р. Неман (район г. Березовка)	IX.2011 г.	0,03 экз./ловушка/сут	Раколовка	9,9	–
Р. Щара (г. Слоним)	VII.2014 г.	0,6 экз./м ²	Сачок	6,4±0,1	6,1±0,2
<i>Бассейн Нарева</i>					
Р. Наревка, приток 2-го порядка (Польша)	VII.2003 г.	1–3 экз. на 10 м береговой линии	Сачок	–	–
Р. Колонка, приток 3-го порядка	V.2006 г.	–	Сачок	–	–
<i>Бассейн Западного Буга</i>					
Р. Лесная Левая, приток 2-го порядка	V.2009 г.	До 15 экз./м ²	Сачок	7,3±0,4	6,8±0,4

Некоторые достаточно точно датированные находки *O. limosus* позволяют оценить скорость его распространения в реках Беларуси. Наиболее вероятно проникновение полосатого рака на территорию Беларуси из Польши из притока р. Нарев (Narew) р. Бибржа (Biebrza), которая через ее приток р. Роспуда

(Rospruda) соединяется с Августовским каналом. В р. Нарев на польской территории полосатый рак был впервые обнаружен в 1970 г. в месте впадения р. Бибржа (Kossacowski, 1974). В р. Нарев он мог проникнуть из Мазурских озер. В 1946 г. полосатый рак был обнаружен в канале на территории г. Гижишко (Gizychko), а в последующие годы в окрестных озерах. В 1972 г. его наблюдали в озерах около г. Миколайки (Kossakowski, Orzechowski, 1974). Из Мазурских озер рак мог попасть в р. Нарев по р. Пиза (Pisa), вытекающей из оз. Снярдва (Sniardwy). Таким образом, попав в р. Нарев, полосатый рак получил возможность продвигаться в южные регионы Польши по р. Западный Буг. Эти реки соединяются недалеко от Варшавы. Исследования, проведенные в 1973 г. Институтом рыбного хозяйства (Ольштын), показали, что *O. limosus* не встречался южнее р. Нарев (Kossakowski, Orzechowski, 1974). Как уже упоминалось выше, в 2009 г. его обнаружили в р. Лесная Левая, притоке 2-го порядка р. Западный Буг (Baitchorov, Giginiaik, 2009).

Приведенные данные позволяют оценить скорость распространения полосатого рака против течения в реках на территории Польши и Беларуси. Протяженность между точками обнаружения данного вида составляет 320 км (участок Западного Буга – 226 км, р. Лесная – 80, р. Лесная Левая – 14 км). Это расстояние *O. limosus* преодолел за 39 лет со средней скоростью 8,2 км/год.

По данным опросов, в Августовском канале и в соединяющихся с ним реках полосатый рак появился в начале 1980-х годов. Реки Шлямица и Мариха представляют собой притоки р. Черная Ганча, участок которой протяженностью 9 км входит в состав Августовского канала и впадает в р. Неман. Августовский канал соединяет р. Неман на территории Беларуси с притоками р. Нарев на территории Польши. Расстояние от места впадения р. Роспуда в р. Бибржа и участком Августовского канала и впадающих в него рек на территории Беларуси составляет около 90 км. Если скорость распространения рака около 8,2 км/год, то он вполне мог преодолеть такое расстояние за 11–12 лет. По данным последних лет, когда уже проводился мониторинг инвазивных видов, в 2010 г. полосатый рак был зарегистрирован в р. Неман на расстоянии 120 км вверх по течению от устья Августовского канала. Следует отметить, что на тот момент численность раков была достаточно высокой (0,2 экз./м², табл. 4.16), что указывает на более раннюю экспансию ими этих мест. В 2011 г. *O. limosus* был встречен еще на 93 км выше по течению р. Неман. Численность раков в месте обнаружения оказалась очень низкой – всеми орудиями лова была поймана только одна особь (самец длиной 9,9 см). Поскольку выше приведенной точки раки не были выявлены, полученные данные позволяют считать, что в этих местах проходит современная граница распространения полосатого рака. Следовательно, приблизительно за 30 лет (начало 1980-х годов – 2011 г.) от устья Августовского канала, нижней точки распространения на р. Неман, до последнего места обнаружения раки продвинулись против течения на 213 км. В таком случае средняя скорость распространения *O. limosus* вверх против течения реки составила около 7 км/год.

По нашим расчетам, скорость распространения полосатого рака вверх против течения в р. Западный Буг и ее притоках, а также вверх против течения р. Неман составила около 7–8 км/год. Скорость распространения полосатого рака по рекам Европы оценивалась преимущественно при его движении вниз по течению. В бассейне Дуная полосатый рак распространялся со средней скоростью порядка 13 км/год, а по рекам Хорватии – до 16 км/год (Puku, Schad, 2006). Скорость распространения *O. limosus* по Рейну, по данным разных авторов, варьировалась от 5 (Puku, Schad, 2006) до 11 км/год (Schweng, 1973). В Литве скорость распространения полосатого рака против течения реки определена в 5–7 км/год, в экспериментальном озере – 7 км/год (Burba, 2010). Полученные нами величины скорости распространения полосатого рака примерно соответствуют величинам, наблюдаемым в водоемах Литвы.

Согласно некоторым данным (Puku, Schad, 2006; Petrussek et al., 2006), в реках раки распространяются по течению, но не поднимаются вверх против течения. В то же время изучение суточной активности полосатого рака показало, что нет различий в средней дистанции, которую проходили раки за ночь вверх или вниз по течению реки (Buric, Kozak, Kouba, 2009). Наши материалы позволяют утверждать, что скорость распространения раков против течения достаточно высокая и может достигать до 8,2 км/год, но в целом она ниже, чем скорость распространения вниз по реке, и вполне соответствует данным экспериментальных и полевых исследований литовских коллег (Burba, 2010).

Скорость течения в реках, по которым распространялся полосатый рак в Беларуси, невысокая. Течение в р. Неман спокойное, его средняя скорость 0,6–0,8 м/с, но на разных участках варьируется от 0,2 до 2,0 м/с. Высокие скорости течения наблюдаются только в период весенних половодий. Скорость течения в реках Чорная Ганча, Шлямица, Марыха составляет 0,1–0,8 м/с. Скорость течения в реках Беловежской пуши значительно меньше, порядка 0,1 м/с. Нами не обнаружена зависимость между скоростью течения реки и распространением раков.

В Беларуси полосатый рак пока еще относительно малораспространенный вид. Тем не менее в нижнем течении р. Неман он уже является обычным видом и в скором времени может получить широкое распространение по всей реке и основным ее притокам.

В настоящее время полосатый рак продолжает активно расселяться по рекам, которые берут начало на территории Польши или впадают в польские реки. Это реки бассейнов Немана, Нарева и Западного Буга. Все перечисленные реки являются частью центрально-европейского инвазивного коридора, через который в разные периоды происходил обмен видами между бассейнами Балтийского и Черного морей (Karatayev et al., 2008). В период, когда функционировали судоходные каналы, р. Неман представляла собой северную часть этого коридора, который соединял реки Днепр→Висла→Одер→Эльба→Рейн (Bij de Vaate et al., 2002). Основной вектор миграций по данному коридору идет из бассейна Черного моря в Балтийский, но в случае с полосатым раком миграционный

вектор направлен в противоположную сторону. Проникновение полосатого рака в бассейн Немана произошло благодаря Августовскому каналу, который соединяет реки Нарев и Неман. Канал был восстановлен для малого судоходства в 2006 г., но и ранее был вполне пригоден для миграций речных раков.

В последние годы наблюдается быстрая колонизация полосатым раком верховьев рек Беловежской пуши. Полосатый рак встречается в реках Беловежской пуши, берущих начало в непосредственной близости от верховьев р. Ясельда, которая относится уже к рекам Черноморского бассейна. Проникновение в эту реку полосатого рака вполне возможно, поскольку истоки данных рек соединяются через разветвленную сеть мелиоративных каналов. Отметим также, что полосатый рак встречается в р. Щара, которая соединена каналом с Выгонощанским озером. Озеро, в свою очередь, связано с Ясельдой Огинским каналом. Ясельда – левый приток р. Припять, которая является одним из самых крупных правых притоков Днепра. Этот путь также вполне пригоден для распространения полосатого рака. Полосатый рак обнаружен и в р. Левая Лесная – притоке р. Западный Буг. Западный Буг соединен Днепро-Бугским каналом с Припятью и далее с Днепром. Это наиболее прямой путь проникновения полосатого рака в бассейн Черного моря. В совокупности эти обстоятельства позволяют с высокой вероятностью утверждать, что проникновение полосатого рака в реки Украины бассейна Черного моря в пределах Беларуси вполне возможно.

В Литве в непосредственной близости от границы с Беларусью в р. Жеймена (Zeimena), притоке Вилии, отмечается сразу два инвазивных американских вида раков – полосатый и сигнальный (Rakauskas, Ruginis, Arbačiauskas, 2010), причем полосатый рак встречается там в больших количествах (Arbačiauskas, Visinskien, Smilgeviiien, 2011). Больше половины длины Вилии приходится на Беларусь, и один из основных притоков этой реки – р. Нарочь, которая вытекает из оз. Нарочь. Поэтому появление полосатого и сигнального раков в водах центральной части Беларуси вполне может произойти, и далее эти инвазивные виды могут распространиться в оз. Нарочь.

Полосатый рак – эврибионтный вид. Может встречаться на мягких грунтах, илах, мутных водах, которые характерны для крупных рек и озер с обилием водной растительности. Также обнаружен в небольших реках с каменистым дном и умеренным течением (Holdich et al., 2006). Авторы отмечают, что в водоемах Европы этот вид обитает в различных местах, включая и холодные, быстротекущие воды, но предпочитает спокойные глубоководные места обитания, которые находит в озерах и прудах. Водоемы при этом могут быть богаты органикой и загрязнены. В полной степени это подтверждается и нашими исследованиями. На протяжении последних двух лет нами отмечается стабильно высокая численность раков в речном порту г. Гродно на илистых грунтах в зарослях погруженной водной растительности (рдесты). Полосатый рак предпочитает заросли погруженных водных растений, где может создавать высокую численность. Но на границе распространения этого вида в сред-

нем течении р. Неман в месте, где был пойман только один самец, было каменистое дно, песок, коряги.

В больших реках скорость распространения полосатого рака составляет вниз по течению, по данным разных авторов, в среднем 14 км/год и около 7 км/год вверх против течения. Вниз по течению в больших реках рак распространяется со скоростью в 2 раза большей, нежели вверх. Но в малых равнинных реках скорость его миграций против течения примерно в 2 раза большая, чем в больших реках.

В р. Неман полосатый рак в скором времени станет обычным широко распространенным видом, как это имеет место в этой реке и ее притоках в Литве (Burba, 2010; Rakauskas, Ruginis, Arbačiauskas, 2010).

Наши данные подтверждают, что полосатый рак успешно осваивает местообитания различного типа. Его распространение в Европе может эффективно сдерживаться только двумя факторами – физическими и климатическими барьерами (Lindqvist, Huner, 1999). Поскольку *O. limosus* является достаточно теплолюбивым видом, наблюдающееся глобальное потепление климата может способствовать его дальнейшей экспансии.

Таким образом, распространение популяций широкопалого рака в водоемах и водотоках Беларуси очень неравномерно. В бассейне р. Припять широкопалый рак уже не регистрируется. В критическом состоянии находится единственная популяция широкопалого рака бассейна р. Западный Буг. Большие опасения вызывают популяции бассейна Немана. Относительное благополучие отмечается только для популяций правых притоков Западной Двины и отчасти малых рек бассейна Днепра. В целом на юге страны широкопалого рака уже нет, в западных и центральных районах его распространение мозаично и разорвано, и только на севере и северо-востоке этот вид сохраняет еще значительную протяженность.

Широкопалый рак встречался чаще всего в малых реках или же протоках между озерами либо в изолированных малых водоемах.

Длиннопалый рак распространен в водоемах и водотоках Беларуси повсеместно. В водоемах южных районов страны это единственный вид среди речных раков, на севере и северо-востоке встречаются как длиннопалый, так и широкопалый рак. На западе наряду с этими двумя видами отмечается обитание полосатого рака.

Полосатый рак в Беларуси пока еще относительно мало распространенный вид. Тем не менее в нижнем течении р. Неман он уже является обычным видом и в скором времени может получить широкое распространение по всей реке и основным ее притокам. В настоящее время полосатый рак продолжает активно расселяться по рекам, которые берут начало на территории Польши или впадают в польские реки. Это реки бассейнов Немана, Нарева и Западного Буга.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, РОСТ И РАЗМНОЖЕНИЕ РАКОВ БЕЛАРУСИ

Широкопалый *A. astacus* и длиннопалый *A. leptodactylus* раки являются долгоживущими, многократно размножающимися видами. Размножение у этих видов начинается в октябре-ноябре, когда температура воды понижается до значений ниже 5–7 °С. После спаривания самки через несколько дней, иногда недель, откладывают яйца на плеоподы и вынашивают их с конца осени до конца весны – начала лета.

В водоемах Беларуси период вынашивания яиц составляет 7–8 месяцев и зависит от температуры воды, прежде всего в весенние месяцы. Выход личинок из яиц происходит у длиннопалого рака в конце мая – начале июня, у широкопалого рака чуть позже – в середине июня – начале июля. Выклюнувшаяся личинка (стадия I) не отделяется от самки и повисает на гиалиновой нити, так же как до вылупления на ней висели развивающиеся яйца. Через 2–3 дня после выклева гиалиновая нить обрывается (Цукерзис, 1989, с. 52). Но личинка стадии I остается подвешенной к самке и перемещается вместе с ней благодаря клешням, которые сильно заострены и имеют на концах загнутые крючки. Этими клешнями личинка прикрепляется к остаткам яичевых оболочек или нитей и остается на самке. Личинка на стадии I продолжает питаться остатками желточного мешка, который находится под спинным щитком головогруди. Хитиновые покровы личинки мягкие, что позволяет ей интенсивно расти. На этой стадии личинка еще не похожа на взрослого рачка – головогрудь выпукла, рострум загнут вниз, уropоды отсутствуют (Цукерзис, 1989, с. 53). Через 5–8 дней личинка стадии I линяет и переходит на стадию II, которая, за исключением строения тельсона, уже похожа на взрослую особь. К этому времени исчезает желточный мешок, и личинка переходит на внешнее питание, но остается еще на самке. На 12–13-й день после вылупления из яйца происходит вторая линька, после которой рачок называется личинкой стадии III. На этой стадии завершается метаморфоз. Морфологически личинки полностью похожи на взрослую особь (Цукерзис, 1989, с. 53; Koksai, 1988). Они окончательно покидают самку и переходят к самостоятельному образу жизни.

На третий-четвертый год жизни раки становятся половозрелыми и начинают участвовать в размножении. Реальная продолжительность жизни аборигенных видов раков составляет порядка 7 лет.

5.1. Возраст и рост широкопалого рака

Широкопалый рак является одним из самых ценных водных беспозвоночных Европы. Он широко распространен, но его численность повсеместно снижается. Широкопалый рак включен в Красную книгу Республики Беларусь (III категория охраны) и имеет высокий международный природоохранный статус – внесен в Красный список МСОП (находящийся под угрозой A2ad ver 3.1), в приложение III Бернской конвенции и приложение 5 Директивы Европейского союза по видам и местам обитания (Edsman et al., 2010).

Проведение мероприятий по охране широкопалого рака обязательно требует знаний по росту и размерно-возрастной структуре популяций. Определение возраста у раков – очень сложная задача, которую решить однозначно практически невозможно, так как отсутствуют четкие регистрирующие возраст структуры. При этом рост раков характеризуется чрезвычайно высокой вариабельностью, размеры особей отдельных годовых классов могут перекрываться (Румянцев, 1974; Edsman, 1996), что также усложняет задачу определения возраста. Выделение возрастных групп базируется на основе вероятностно-статистических методов анализа размерной структуры популяции либо прямых экспериментальных работ по выращиванию раков.

Несмотря на то что возраст раков может быть определен только с некоторой погрешностью, тем не менее накоплен достаточно большой материал, который мы попытались проанализировать.

Параметры уравнений группового роста в популяциях широкопалого рака. В табл. 5.1 собраны собственные и литературные данные по размерно-возрастной структуре популяций широкопалого рака из разных мест обитания, на основе которых можно рассчитать параметры уравнения Берталанфи. Поскольку средние размеры самцов и самок отдельных возрастных групп различаются незначительно, а методы выделения возрастов небезошибочны, средние значения длины особей приводятся без учета пола.

В табл. 5.1 приведены данные по росту широкопалого рака в возрасте четырех и более лет в естественных местах обитания. В литературе достаточно много сведений по росту широкопалого рака в прудах, начиная с ювенильных особей и до возраста 3+. В водоемах бассейна Балтийского моря широкопалый рак в конце первого вегетационного периода (возраст 0+) достигает длины 15–23 мм, в возрасте 1+ – 25–49, 2+ – 50–70, 3+ – 60–80 мм (Abrahamsson, 1971; Skurdal, Taugbøl, 1994a; Souty-Grosset et al., 2006; Westman, 1995). При определении параметров роста Берталанфи данные по росту широкопалого рака только в течение трех лет не принимались во внимание, поскольку при таком кратковременном сроке исследований неизбежно значительно увеличивается погрешность констант роста. Точность оценки параметров уравнений группового линейного роста, в числе прочего, зависит от количества рассматриваемых

Таблица 5.1. Средняя длина тела в зависимости от возраста у широкопалого рака из разных мест обитания, см

Район исследований	Возраст, лет								Источник
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Тверская обл., Россия	4,0	6,0	8,0	9,8	11,1	–	–	–	Будников, Гретьяков, 1952
Литва	3,6	6,1	7,7	9,1	10,9	11,9	–	–	Цукерзис, 1970
Витебская обл., Беларусь	–	6,3	7,5	8,9	10,5	11,9	13,5	14,3	Разработка автора
Минская обл., Беларусь	–	6,1	8,3	9,9	11,2	12,2	–	–	Разработка автора
Западно-Поморское воеводство, Польша	3,9	6,2	8,3	9,8	11,0	–	–	–	Dröscher, 1906, цит. по: Цукерзис, 1970
Земля Баден-Вюртемберг, Германия	4,0	6,2	8,4	9,6	11,1	12,3	–	–	Smolian, 1920, цит. по: Цукерзис, 1970
Эстония	3,7	5,8	8,1	9,8	–	–	–	–	Ярвекюльг, 1958
Атласские горы, Марокко	–	5,9	8,1	9,6	10,8	11,8	–	–	Benabid et al., 2003
Средние значения ± s.d	3,84±0,18	6,08±0,17	8,01±0,31	9,56±0,37	10,94±0,24	12,02±0,22	13,5	14,3	

размерно-возрастных групп – чем их меньше, тем больше вероятность получения ошибочных значений.

На рост раков оказывают огромное влияние условия обитания и генетические ростовые потенции. Например, в пруду в Баварии (Германия) средняя масса особи в конце второго вегетационного сезона составила в возрасте 1+ 13,6 г (60–80 мм), 2+ – 47,6, 3+ – 95,2 г (Keller, Keller, 1995). Во Франции в возрасте 22 месяца средняя длина широкопалого рака колебалась от 79,8 до 85,7 мм у самцов и от 78,5 до 83,7 мм у самок в зависимости от плотности раков в прудах (Laurent, Nicolas, Paris, 1993). В северной Баварии в апреле было запущено в пруд 7000 особей широкопалого рака средней длиной 25 мм и массой 0,5 г (плотность посадки – 0,23 экз./м²). В октябре в возрасте 1+ самцы имели длину 64,2 мм и массу 10,3 г, самки – 71,4 мм и 12,6 г соответственно. В сентябре в возрасте 2+ рост самцов составлял 110,6 мм и масса 61,35 г, самок – 101,3 мм и 41,1 г. В возрасте 2+ 113 самцов имели среднюю массу 101,5 г (Piwernetz, Balg, 1999). В благоприятных условиях обитания раки в возрасте 3+ могут до-

стигать длины 95 мм (Gydemo, 1989; Taugbøl, 1991, цит. по: Skurdal, Taugbøl, 1994).

Рост широкопалого рака, как и других видов раков, характеризуется чрезвычайно широкой вариабельностью одновозрастных особей. Возраст одинаковых по длине особей может различаться на 1–2 года. Данные по росту широкопалого рака для региона стран Скандинавии и Прибалтики вполне сопоставимы с таковыми в условиях Беларуси, но сведения по популяциям юга Европы при расшифровке размерной структуры раков Беларуси следует использовать как ориентировочные.

Приведенные в табл. 5.1 данные послужили основой для оценки параметров уравнения роста Берталанфи. На рабочих рисунках длина раков в возрасте L_{t+1} в зависимости от L_t хорошо ложится вдоль прямой, угол наклона которой значим для всех рассматриваемых в табл. 5.1 местообитаний. Параметры линейных уравнений вида $L_{t+1} = a + bL_t$ позволили определить L_∞ и k (см. гл. 1) и описать рост широкопалого рака уравнением Берталанфи вида $L_t = L_\infty(1 - e^{-kt})$ (табл. 5.2).

Таблица 5.2. Параметры уравнения группового линейного роста широкопалого рака из разных мест обитания

Местообитание	L_∞ , см	k , год ⁻¹
Тверская обл., Россия	22,11	0,1245
Литва	17,36	0,1839
Витебская обл., Беларусь	20,41	0,1423
Минская обл., Беларусь	15,44	0,2645
Западно-Поморское воеводство, Польша	16,15	0,2169
Земля Баден-Вюртемберг, Германия	18,31	0,1729
Эстония	27,59	0,0983
Атласские горы, Марокко	14,60	0,2822
Средние значения по всем исходным данным	15,44	0,2645

Значение асимптотической длины L_∞ в рассматриваемых местообитаниях популяций широкопалого рака меняется от 14,60 см в водохранилище Зероука (Марокко) до 27,59 см в водоемах Эстонии. Каких-либо закономерностей в изменениях L_∞ не обнаружено.

Константа роста k определяет, как быстро вид достигает асимптотической длины L_∞ , которая у широкопалого рака из рассматриваемых нами водоемов варьируется в относительно небольших пределах – 0,0983–0,2822 год⁻¹. При этом скорость, с которой особи популяций широкопалого рака достигают асимптотической длины, была наибольшей в тех местах, где L_∞ минимальна. Средние значения асимптотической длины и константы роста у широкопалого рака для всех данных были рассчитаны по значениям длины особей и соответствующего им возраста в совокупности для всех рассматриваемых мест обитания (см. табл. 5.1). Если определять эти параметры как среднее арифметическое (т. е. сумма всех значений, деленная на их количество), получаем

$L_{\infty} = 19,0 \pm 4,29$ и $k = -0,1857 \pm 0,0654$. Однако такой способ определения средних значений кажется нам менее точным.

Полученные значения k и L_{∞} в зависимости от мест обитания меняются не закономерно и находятся под контролем многих факторов в конкретных местах обитания. Это температура, трофический статус водоема, уровень загрязнения, плотность, промысловый пресс и т. д., что определяет уникальность мест обитания и, следовательно, значения параметров роста уравнения Бергаланфи отдельных популяций. Но между этими параметрами роста отмечается взаимозависимость (рис. 5.1).

Уравнение зависимости L_{∞} от k имеет вид:

$$L_{\infty} = 30,0678 - 59,6244 \times k; \quad r = -0,9090; \quad p = 0,0018. \quad (5.1)$$

Корреляционная зависимость рассматриваемых параметров высоко достоверна, что позволяет утверждать – с увеличением константы роста асимптотическая длина особей снижается, т. е. чем выше скорость k , тем меньше L_{∞} .

Принимается (Pauly et al., 1992, цит. по: Scalici, Belluscio, Gibertini, 2008), что максимальная длина особей, отмеченных в уловах, – $L_{\max} = 0,95L_{\infty}$. Данных по максимальной длине пойманных раков немного. В водоемах Литвы (Цукерзис, 1989, с. 70) максимальная длина пойманных особей не превышала 14 см. В наших уловах в водоемах Белорусского Поозерья максимальная длина особей была 14,3 см. Указанная в обобщающей сводке (Skurdal, Taugbøl, 2002) максимальная длина самцов широкопалого рака 180 мм, самок – 150 мм.

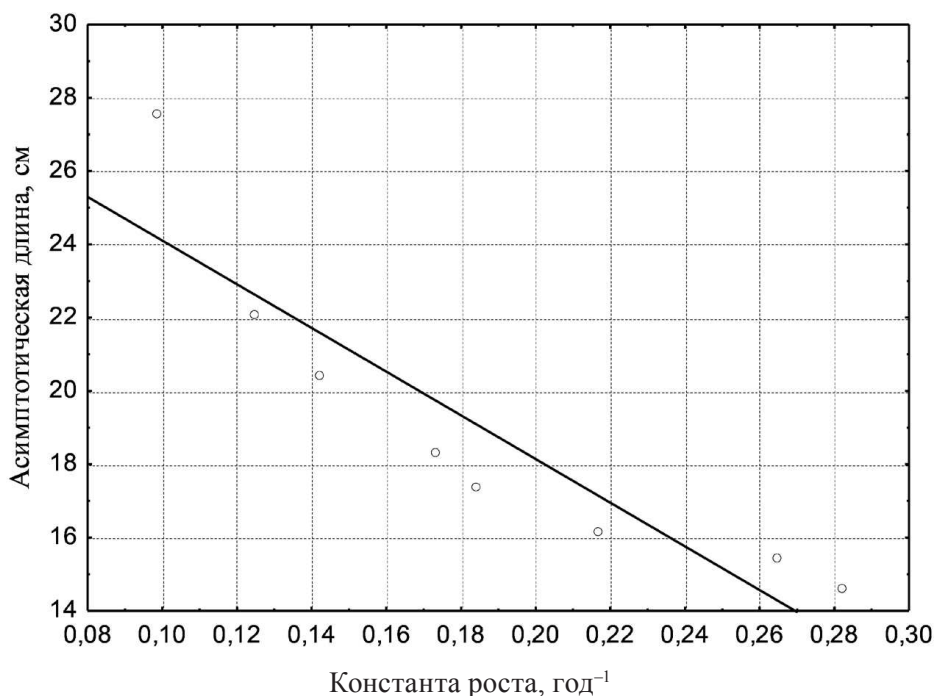


Рис. 5.1. Связь константы роста (k) с асимптотической длиной (L_{∞}) у широкопалого рака в уравнении Бергаланфи

Авторы также отмечают, что особи больше 150 мм длиной редко встречаются, тем не менее в Финляндии был пойман рак длиной 170 мм и массой 270 г. Следовательно, принимая во внимание максимальную длину пойманных особей и L_{∞} , следует осторожно относиться к данным, где асимптотическая длина больше 20 см (табл. 5.2).

Вычислим максимальную продолжительность жизни t_{\max} , исходя из теоретических представлений о взаимосвязи роста и продолжительности жизни (Винберг, 1968): $t_{\max} = [\ln L_{\infty} - \ln(L_{\infty} - L_{\max})] / k$. Средние значения L_{∞} и k возьмем из табл. 5.2, максимальное значение длины раков, наблюдаемых в выборке, примем равным 14,3 см (L_{\max}). Максимальная продолжительность жизни широкопалого рака составит 9,2 года.

Для интродуцированного в водохранилище Зероука (Марокко) широкопалого рака предложена зависимость длины (L , мм) половозрелых самцов и самок от возраста (τ , лет), которая имеет вид: $L = 57,39 \times \ln \tau + 18,64$ ($r = 0,99$) для самцов и $L = 49,74 \times \ln \tau + 25,34$ ($r = 0,99$) для самок (Benabid et al., 2003). В этом водохранилище продолжительность жизни самцов 8 лет и максимальная масса 200 г, самок – 7 лет и 110 г соответственно.

Необходимо отметить достаточно большое расхождение получаемых значений L_{∞} и k на основании одних и тех же данных, но оцененных с использованием разных методов. Так, в работе (Scalici, Belluscio, Gibertini, 2008) с применением метода нелинейного регрессионного анализа, по данным Я. М. Цукерзиса (Цукерзис, 1989), рассчитана константа роста широкопалого рака, которая равна 0,23, и асимптотическая длина – 70,24 мм по длине карапакса или порядка 141 мм общей длины. Использование тех же данных в нашем случае позволило получить $k = 0,18$ и $L_{\infty} = 170$ мм. Еще большие расхождения отмечаются для популяции широкопалого рака водохранилища Зероука (Марокко) (Benabid et al., 2003) – в цитируемой работе $k = 0,74$ и $0,90$; $L_{\infty} = 141$ и 187 мм для самок и самцов соответственно. Очевидно, метод определения параметров уравнения Бергаланфи имеет большое значение, и сравнение следует проводить только для данных, полученных одним методом.

Таким образом, максимальную продолжительность жизни особей широкопалого рака можно принять равной девяти годам, средние значения параметров уравнения Бергаланфи для линейного роста составили: $L_{\infty} = 15,44$ см; $k = 0,2645$ год⁻¹.

При выделении размерно-возрастных классов необходимо учитывать частоту линек и прирост за линьку. Известно, что половозрелые самцы линяют два раза за вегетационный период, самки – один раз (Ackefors, 1999; Skurdal, Taugbøl, 1994a). Прирост за линьку может составлять у самцов 5,0–10,3 мм, у самок – 2,0–8,1 мм (Skurdal, Taugbøl, 1994a). В среднем прирост за линьку составляет 9,0 мм у самцов и 7,8 мм у самок (Skurdal, Qvenild, 1986). Осенью длина широкопалого рака в разные годы в возрасте 0+ может изменяться от 18,6 до 30,0 мм, в возрасте 1+ – от 36,6 до 48,0 мм.

В Финляндии широкопалый рак вырастает примерно на 10 мм в течение первого лета и на 21 мм – за второй год. В возрасте 2+ *A. astacus* имеет среднюю длину 63 мм. На третьем году прирост за сезон может быть 15–25 мм в зависимости от года. Широкопалый рак длиной ≤ 79 мм линяет два или даже больше раз за год и прирастает на 15–26 мм общей длины. Раки больше 81 мм линяют один раз и прирастают на 6–13 мм за год. Самки меньше 67 мм растут быстрее самцов и линяют три раза, прирастая за год на 27–29 мм. Самки больше 79 мм прирастают за год на 4–13 мм (Westman, Savolainen, Pursiainen, 1993). В экспериментальных условиях сеголетки линяют шесть раз и достигают 7-й стадии в первый год (Ackefors et al., 1995). Первая линька у самцов и самок, которые не несут яиц, отмечается в середине весны или в начале лета, вторая – в конце августа или ранней осенью. Во время линек особи малоактивны. Линька у широкопалого рака прекращается в сентябре-октябре, когда температура снижается до 10 °С (Ackefors, 1999). Августовская линька может быть очень дружной и синхронной, что наблюдалось нами в водохранилище «Запольский» в Могилевской обл.

Рост раков зависит от обеспеченности пищей и температуры. В целом частота линек и прирост за линьку снижается у раков с возрастом и со снижением температуры (Hessen et al., 1988).

5.2. Половое созревание и размножение широкопалого рака

5.2.1. Половое созревание

Одними из важнейших характеристик жизненного цикла широкопалого рака являются возраст и размер по достижении половой зрелости. Самки становятся половозрелыми при длине 70–85 мм (Skurdal et al., 1995). В условиях Литвы самцы *A. astacus* достигают половой зрелости на третьем году жизни при длине 70 мм, самки – на четвертом при длине 80 мм (Cukersis, 1988). В водоемах Скандинавии самки созревают на четвертое лето, самцы – на третье (Abrahamsson, 1971). Во Франции половозрелыми самки могут становиться после третьего лета, т. е. в возрасте 2+ (Neveu, 1997).

Минимальная длина половозрелых самок не остается постоянной и варьируется от года к году. Например, в оз. Стеинсфиорд в 1981 г. минимальные размеры половозрелых самок были 78 мм, в 1982 г. – 75, в 1983 г. – 70 мм (Skurdal, Qvenild, 1986). Размеры и возраст половозрелости самок широкопалого рака широко варьируются как внутри одной популяции, так и между популяциями. В Норвегии в оз. Вэлерен минимальные размеры половозрелой самки были 62 мм, в р. Глоба – 80 мм (Taugbøl, Skurdal, Fjeld, 1988). В пруду в Финляндии минимальная половозрелая самка с яйцами была размером 59 мм и массой 7,8 г. Большинство самок больше 70 мм были половозрелыми. Но в 60 км от пруда, на оз. Вуорияви (Vuorijarvi), эта длина у самок больше на 10 мм (Tulonen, Erkamo, Kirjavainen, 1995). Если в Скандинавии широкопалый рак

созревает на 4–6-е лето и имеет размеры 60–80 мм, то в экспериментальных условиях при выращивании в аквариумах и температуре 20 °С две самки после 13 месяцев отложили неоплодотворенные яйца. Длина карапакса яйценосных самок 28,7 и 32,2 мм (Henttonen et al., 1993), что соответствует примерно 58 и 65 мм общей длины. Но в целом в естественных местообитаниях – озерах и реках половозрелыми самки широкопалого рака становятся при длине тела от 62 до 85 мм (Skurdal, Taugbøl, 1994a).

В условиях, когда особи характеризуются низкой скоростью роста, половая зрелость достигается при общей длине тела 62 мм, при высокой скорости роста – 85 мм общей длины. Самцы созревают при 60–70 мм (Souty-Grosset et al., 2006, с. 29).

В оз. Каравайно минимальные размеры яйценосных самок были 79 мм, в пруду «Запольский» – 85 мм. Таким образом, учитывая возрастную структуру популяции, можно утверждать, что в оз. Каравайно самки начинают созревать в возрасте 3 лет и в 4 года все становятся половозрелыми.

Отдельные половозрелые самки могут по разным причинам не участвовать в размножении каждый год. Для озер Финляндии процент половозрелых самок, участвующих в размножении, колеблется от 54 до 95% (Savolainen et al., 1996), схожие показатели и для озер Швеции – 53–97%, в шести озерах Норвегии этот показатель изменяется в пределах 8–74% (Taugbøl, Skurdal, Field, 1988). В Беларуси в оз. Каравайно яйценосные самки в конце мая составляли 95,6% от общего числа половозрелых (Алехнович, Байгоров, Кулеш, 2011), в пруду «Запольский» – 97,1%. Высокий процент яйценосных самок говорит о том, что после достижения половой зрелости самки широкопалого рака ежегодно участвуют в размножении и откладке яиц.

5.2.2. Размножение

В водоемах скандинавских стран размножение у широкопалого рака начинается в конце сентября с наивысшей активностью в октябре при температуре 7–10 °С (Hessen et al., 1989). В Швеции самки *A. astacus* вынашивают яйца с конца осени до конца июня, молодь появляется в начале июля (Abrahamsson, 1971; Svensson, 1993). На острове Готланд (Швеция) личинки вылупляются у самок широкопалого рака в конце июня, когда температура выше 15 °С (Ackefors, 1999). В водоемах Литвы у *A. astacus* спаривание имеет место при температуре около 10 °С в конце октября. Откладка яиц – в конце ноября, когда температура воды снижается до 5 °С (Mackeviciene et al., 1999).

В центральной части Беларуси в конце октября половозрелые самки широкопалого рака несли у основания ходильных ног сперматофоры, т. е. период спаривания уже прошел. Но в начале октября нами еще не отмечались самки со сперматофорами, т. е. период размножения еще не наступил. В начале ноября мы уже стали регистрировать самок с яйцами на плеоподах. Таким образом, между размножением и откладкой яиц на плеоподы интервал времени

у самок широкопалого рака составил не больше 7 дней (Алехнович, Молотков, 2013).

Следует отметить, что спаривание может отмечаться в течение года при температуре ниже 11 °С (Svensson, Gydemo, 1996). Самцы в состоянии оплодотворить несколько самок (2–5), и самка может спариваться с несколькими самцами (Hessen et al., 1989). Исследованиями в лабораторных условиях показано, что один самец способен спариваться с 12–42 (среднее 23) самками (Svensson, Gydemo, 1996). Поэтому при работах по реинтродукции и восстановлению численности раков один самец достаточен на 2–6 самок.

Откладывание яиц может происходить в интервале от нескольких часов до нескольких недель после спаривания. Свежеотложенные яйца фиолетово-коричневого цвета оплодотворяются в камере, которую образует своим брюшком самка. В камере присутствует слизистая смесь, состоящая из сперматозоидов и секрета половых и цементных желез. Яйца прикрепляются гиалиновыми нитями к плеоподам самки благодаря отвердению секрета цементных желез в воде (Цукерзис, 1989, с. 39–94).

В наших условиях в конце мая самки еще несли яйца на последних стадиях развития эмбрионов, а в конце июня мы уже отлавливали самок с личинками на плеоподах (Алехнович, Байчоров, Кулеш, 2011). Следовательно, выклев личинок у широкопалого рака в условиях Беларуси происходит в середине или третьей декаде июня, что сопоставимо с водоемами Швеции. Сроки выклева личинок зависят от температуры воды в весенние месяцы, например в Хорватии в Орлиной реке этот процесс происходит в июле, примерно на месяц позже по сравнению с Северной Европой (Faller, Maguire, Klobucar, 2006).

Созревание яиц следующей кладки в яичниках самок начинает отмечаться в июле. Яйца постепенно приобретают желтый цвет, а к осени – коричнево-зеленый (Ackefors, 1999).

5.2.3. Длительность развития яиц

Считается, что у широкопалого рака в естественных условиях половина периода, в течение которого самки вынашивают яйца, приходится на эмбриональную диапаузу (Цукерзис, Шяштокас, 1977; Цукерзис, 1989, с. 45–51). У длинопалого рака отмечается более короткая диапауза (Черкашина, 2002, с. 205–207). В научной литературе утвердилось мнение, что для нормального прохождения эмбрионального развития самки после откладки яиц на плеоподы должны находиться 1–2 месяца в температурных условиях, при которых происходило размножение. Только после этого можно повышать температуру для ускорения развития и более раннего получения личинок (Цукерзис, 1989, с. 45–51).

Длительное время важность наличия диапаузы в эмбриональном развитии яиц не подвергалась сомнению. В аквакультуре раков при разработке биотехники ускоренного получения личинок всегда принималось во внимание наличие эмбриональной диапаузы (Cukerzisz, 1988; Cherkashina, 1995; Aydin, Dilek, 2004).

Но в работе (Skurdal, Taugbøl, 2002) указывается, что в холодной воде ($< 5-6\text{ }^{\circ}\text{C}$) эмбриональное развитие задерживается, что кажется необходимым для поддержания высокой выживаемости яиц и молоди, но этот период не является обязательным для развития яиц. Следовательно, необязательно наличие диапаузы. Но тогда следует объяснить, почему ее важность отмечается многими исследователями.

Как известно, продолжительность развития яиц у пойкилотермных животных зависит от температуры. Низкая температура, которая находится за пределами благоприятных для жизнедеятельности температур, многократно увеличивает продолжительность развития яиц, что дает основание предполагать наличие диапаузы. Развитие яиц происходит только в температурных границах выше пороговых значений и в оптимальной зоне подчиняется правилу сумм градусо-дней. Для отдельных стадий жизненного цикла сумма градусо-дней является относительно постоянной величиной.

В работе (Hessen et al., 1987a) в графической форме представлены данные по длительности эмбрионального развития и температурным условиям развития широкопалого рака. Эти сведения послужили основой для определения скорости и средней температуры развития яиц. В работе (Policar, Simon, Kozak, 2004) весь период развития яиц был разбит на три этапа, для каждого из которых приводится продолжительность и температура. Исходя из этих величин средняя температура эмбрионального развития определена как $11,3\text{ }^{\circ}\text{C}$, длительность развития – 139 дней. Схожим образом приводятся данные по длительности развития яиц и в работе (Цукерзис, 1989, с. 45–51) – средняя температура эмбрионального развития яиц определена как $15,1\text{ }^{\circ}\text{C}$, длительность развития – 90 дней. По нашим полевым наблюдениям за популяцией широкопалого рака оз. Каравайно, длительность вынашивания яиц самками составила 240 дней (начало ноября – конец июня). Среднемесячные температуры воды для периода с ноября по июнь включительно были приняты следующие: 4, 2, 1, 1, 6, 15, 17 $^{\circ}\text{C}$. Средняя температура составила $5,9\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Зависимость скорости развития яиц от температуры показана на рис. 5.2 и передается уравнением

$$1/D = -0,0014 + 0,0008 \times t; \quad r = 0,95; \quad p = 0,0003. \quad (5.2)$$

Значения пороговой температуры и суммы градусо-дней для широкопалого рака следующие: $t_0 = 1,75\text{ }^{\circ}\text{C}$, $S = 1250$ градусо-дней.

Таким образом, у широкопалого рака, как, впрочем, и у длиннопалого, развитие яиц в зависимости от температуры хорошо описывается общепринятыми методами (см. ниже). Для объяснения длительности и скорости развития яиц не требуется привлекать дополнительные условия в виде наличия диапаузы.

Скорость развития яиц в зависимости от температуры в зоне толерантных температур описывается уравнением прямой, что и дает нам основание опре-

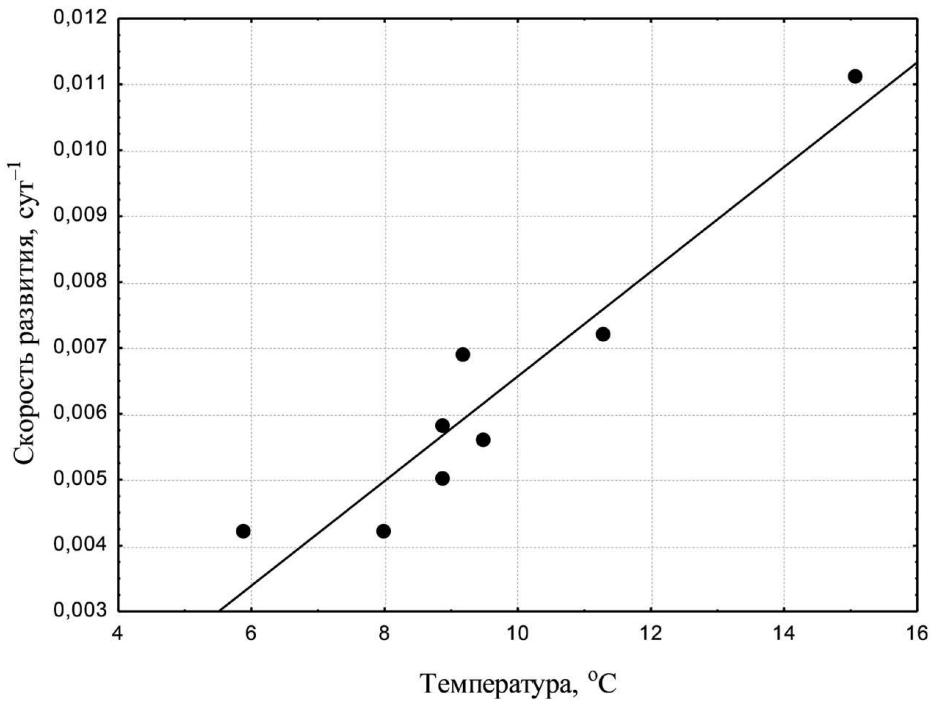


Рис. 5.2. Зависимость скорости развития яиц широкопалого рака от температуры (Hessen et al., 1987; Цукерзис, 1989; Policar, Simon, Kozak, 2004; разработка автора)

делять пороговую температуру и утверждать, что сумма градусо-дней, необходимых для развития яиц, – величина постоянная.

Во всех цитируемых литературных источниках, исключая работу (Aydin, Dilek, 2004), сумма градусо-дней определялась простым перемножением значений температуры эксперимента и длительности периода без учета пороговой температуры. Например, длительность эмбрионального развития у *A. astacus* – 1100–1300 градусо-дней (Цукерзис, 1989, с. 50; Hessen et al., 1987). По другим данным, количество градусо-дней для эмбрионального развития яиц составляло 1554 ± 47 (Policar, Simon, Kozak, 2004).

Для правильного расчета суммы градусо-дней необходимо соблюсти следующие условия: сумма градусо-дней определяется только для диапазона температур, на котором скорость развития линейно зависит от температуры; продолжительность развития умножается на эффективную, т. е. превышающую пороговую, температуру. При соблюдении этих условий сумма градусо-дней является величиной постоянной. Перемножение значений температуры эксперимента и длительности периода развития даст значения, близкие к сумме градусо-дней только в случае, если значения пороговой температуры близки к нулю. Во всех других случаях простое перемножение значений температуры и длительности развития дает нам набор значений, которые нельзя интерпретировать как сумму эффективных градусо-дней.

Согласно работе (Hessen et al., 1987), экспериментальные группы широкопалого рака 2 и 3 содержались в условиях разной температуры, но сумма градусо-

дней (определяемая как простое перемножение значений температуры и количества дней) характеризуется близкими значениями, что дает основание сомневаться в правильности определения. При этом температура в экспериментальных пяти группах изменялась в чрезвычайно широких пределах и измерялась как средняя за неделю, что добавляет неопределенность в получаемые значения. Это обстоятельство позволяет усомниться в точности пороговой температуры, рассчитанной с использованием некоторых данных из работы (Hessen et al., 1987). Наши результаты по среднемесячной температуре воды в оз. Каравайно также не лишены ошибок измерения. Полученная нами средняя температура во время развития яиц – 5,9 °С может находиться на границе толерантных значений температур, где уже нарушается линейная зависимость скорости развития от температуры (рис. 5.2). В таком случае эти значения не должны учитываться при определении общей закономерности. Таким образом, можно предполагать некоторую корректировку пороговой температуры развития яиц у широкопалого рака.

Наши рассуждения достаточно осторожные, поскольку анализируется небольшой фактический материал. Для более точной оценки пороговой температуры необходимы дополнительные исследования.

5.2.4. Плодовитость

Одной из важнейших характеристик популяции является плодовитость, которая определяет пополнение популяции и будущее существование. У раков различают овариальную плодовитость (E_{ov}), т. е. количество яиц в яичниках осенью перед их откладкой на плеоподы или же количество яиц сразу же после их откладки на плеоподы, и плодовитость в период вылупления личинок (E_{pl}). Количество яиц в яичниках дает представление о потенциальной плодовитости, количество яиц на плеоподах – о потенциальном количестве молоди. Овариальная плодовитость и плодовитость, определяемая по количеству эмбрионов перед появлением личинок, увеличиваются с ростом размеров самок. Обычно эти зависимости описываются линейными уравнениями.

В исследованиях финских ученых (Savolainen et al., 1996) показано, что плодовитость одноразмерных групп самок широкопалого рака из разных популяций статистически не различается. Подчеркивается, что популяции из северных регионов страны (за исключением оз. Каухаярви (Kauhajärvi)), находясь в более суровых условиях, характеризуются примерно схожей плодовитостью с популяциями юга страны. Делается вывод, что влияние температуры на плодовитость широкопалого рака минимально. В оз. Каухаярви существует популяция с высокой плотностью и относительно меньшим количеством яиц у самок. Снижение плодовитости объясняется нехваткой пищи как фактора, зависящего от плотности популяции.

Поскольку самки вынашивают яйца в течение нескольких месяцев, плодовитость в период их откладки на плеоподы будет отличаться от плодовитости

незадолго до выклева личинок. Например, в упоминавшемся уже оз. Стейнс-фиорд между количеством яиц в яичниках (E_{ov}) и общей длиной самки (TL , мм) существует зависимость $E_{ov} = 2,91TL - 101$ ($N = 415, R^2 = 0,31, P < 0,001$). Количество яиц на плеоподах самок, собранных в весенние месяцы (E_{pl}), описывается зависимостью $E_{pl} = 4,63TL - 297$ ($N = 114, R^2 = 0,40, P < 0,001$). Яйца на плеоподах составили 53–92% от яиц в яичниках у самок 80–100 мм. Потери яиц снижаются с увеличением длины самок (Skurdal et al., 1993; Skurdal, Taugbøl, 1994). Такая же зависимость отмечается и для длиннопалого рака (Alekhovich, Kulesh, 1996). Уменьшение потерь яиц с увеличением размеров самок указывает на обеспечение более эффективной защиты яиц в период их вынашивания от хищников и других причин самками крупных размеров (Skurdal, Taugbøl, 1994). В вышеназванной работе приводятся данные по количеству яиц на плеоподах самок в весенние месяцы из озер Финляндии, Норвегии, Дании. Плодовитость самок общей длиной 90 мм варьируется от 87 до 154 яиц.

Для популяции оз. Каравайно количество яиц на плеоподах на последних стадиях эмбрионального развития (E_{pl}) связано с длиной самки (TL , мм) зависимостью (рис. 5.3):

$$E_{pl} = 4,37TL - 299,91, \quad r = 0,82, \quad p = 0,0001. \quad (5.3)$$

Для популяции водохранилища «Запольский» количество яиц в яичниках (E_{ov}) связано с длиной самок следующей зависимостью:

$$E_{ov} = 3,16TL - 33,41, \quad r = 0,76, \quad p = 0,08. \quad (5.4)$$

На рис. 5.4 показана абсолютная плодовитость и плодовитость перед выклевом личинок у широкопалого рака в зависимости от длины особей.

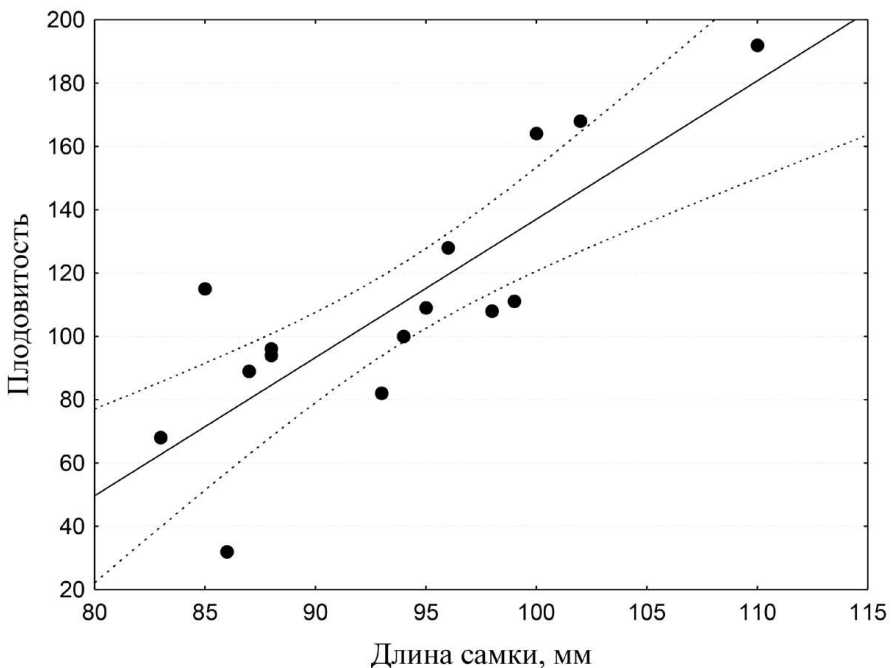


Рис. 5.3. Количество яиц на плеоподах самок широкопалого рака оз. Каравайно (21–25 мая 2007 г.)

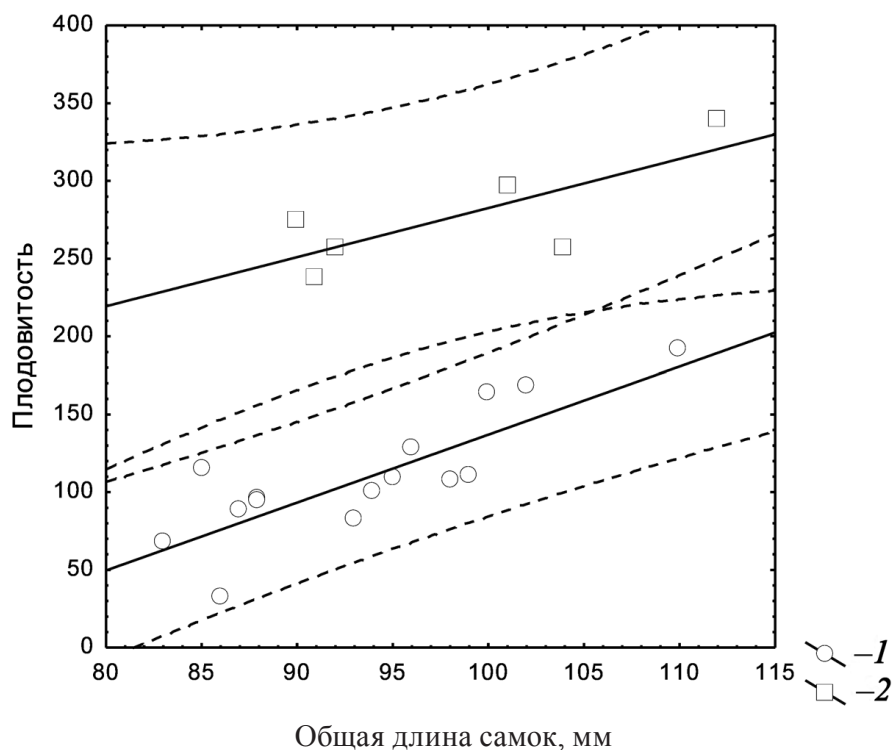


Рис. 5.4. Плодовитость на плеоподах (1) и овариальная (2) широкопалого рака: 1 – оз. Каравайно (21–25 мая 2007 г.), 2 – водохранилище «Запольский» (7 октября 2010 г.)

Потери яиц за период вынашивания составляют примерно половину от того количества, которое формировалось в яичниках самки. С увеличением размеров особей потери яиц снижались. Например, у самок длиной 10 см потери составили 51,5%, у самок длиной 12 см – 35,0%. Однако следует учитывать, что сравнивались разные популяции этого вида и оперировать цифрами можно только с оговорками. Бесспорно то, что потери яиц снижаются с увеличением размеров самок.

Овариальная плодовитость широкопалого рака водохранилища «Запольский» оказывается значительно выше таковой одноразмерных особей этого вида из оз. Стейнсфиорд Норвегии (Skurdal et al., 2011). Самки общей длиной 90 мм имели большую овариальную плодовитость примерно на 48%, длиной 100 мм – на 35%. Потери же яиц за период эмбрионального развития оказываются вполне сопоставимыми.

Плодовитость широкопалого рака водохранилища «Запольский» по сравнению с таковой польских озер Зербун и Длужек (Schulz, Smietana, 2001) была выше на 40–42%. Прямые зависимости абсолютной плодовитости от размеров самок имели примерно одинаковый наклон как в нашем водохранилище, так и в рассматриваемых озерах Польши, поэтому разница в плодовитости вне зависимости от размеров особей сохраняется на одном уровне.

Сравнивая популяции широкопалого рака водоемов Финляндии (Savolainen, Westman, Pursiainen, 1996), установили, что абсолютная плодовитость самок большинства популяций статистически не различалась. Исключение составляет

только оз. Каухаярви, в котором отмечается высокая плотность раков и возможна интенсивная конкуренция за пищу и убежища. Но в работе (Skurdal et al., 2011) оговаривается, что даже для одного озера межгодовая изменчивость плодовитости широкопалого рака имела статистически значимые различия. Таким образом, если рассматривать вариабельность плодовитости широкопалого рака в широких пределах, то можно отметить, что в отдельных достаточно больших географических регионах она характеризуется близкими значениями. Вариабельность значительно усиливается только при изменении таких ключевых факторов, как обеспеченность пищей и наличие достаточно количества убежищ, т. е. отмечается плотностно-зависимый эффект. В целом на севере ареала плодовитость раков снижается, что указывает на роль температуры в этом процессе.

Наименее изменчивым и консервативным репродуктивным параметром является размер яйца (Skurdal, Taugbøl, 2002; Skurdal et al., 2011). Как отмечают авторы, наиболее вариабельны размеры и возраст половозрелости самок, которые меняются из года в год в значительных пределах.

Таким образом, *A. astacus* характеризуется небольшой рабочей плодовитостью (примерно 100 яиц на самку), заботой о потомстве, поздней половой зрелостью (не менее 3 лет) и длительной продолжительностью жизни. Популяции широкопалого рака водоемов Беларуси по своим структурно-функциональным характеристикам близки к популяциям этого вида водоемов Прибалтики и Скандинавии. Пороговая температура и сумма градусо-дней, необходимых для развития яиц у широкопалого рака, – +1,75 °С и 1250 градусо-дней соответственно.

5.3. Возраст и рост длиннопалого рака

Длиннопалый рак является ценным промысловым видом не только для Турции, Ирана, но и для России, Украины, Беларуси, поэтому по экологии этого вида в отличие от широкопалого рака существует многочисленная русскоязычная литература. В обобщенной сводке С. Я. Бродский (Бродский, 1981) дал развернутую эколого-зоологическую характеристику высших раков Украины. Раки Литвы рассмотрены в монографии Я. М. Цукерзиса (Цукерзис, 1989). В монографии Н. Я. Черкашиной (Черкашина, 2002) обобщены современные данные по экологии раков азово-каспийского бассейна России. Эти и многие более ранние работы позволяют достаточно полно охарактеризовать экологические особенности длиннопалого рака на востоке и северо-востоке ареала его обитания.

Длиннопалый рак является самым массовым видом промысловых беспозвоночных Беларуси и отмечается практически повсеместно в реках, озерах, водохранилищах. Как и другие виды раков, длиннопалый имеет значительную рыночную стоимость, которая определяется изысканными деликатесными свойствами рачьего мяса и высокой рекреационной ценностью вида.

В Беларуси экспериментально изучен рост сеголетка длиннопалого рака на первом году жизни от личинки до конца первого вегетационного периода (Кулеш, Алехнович, 1999; Кулеш, Алехнович, 2004; Кулеш, Алехнович, 2010; Алехнович, Углянец, 2012). В прудах с естественным температурным режимом за первый вегетационный период молодь длиннопалого рака в среднем вырастает до 3,1–3,8 см, на сбросных подогретых водах теплоэлектростанций средние размеры сеголетка составляли 4,7 см. Данных по росту раков на втором и последующих годах недостаточно. С целью изучения роста длиннопалого рака в течение первых трех лет жизни нами (Алехнович, Никифоров, 2013) поставлен длительный эксперимент.

Самка длиннопалого рака с эмбрионами на последних стадиях развития 26 мая 2008 г. была доставлена из оз. Каравайно (Витебской обл.) и помещена в искусственный резервуар с бетонированным ложем в окрестностях Минска. Наблюдения за ростом раков велись в течение 3 лет.

Рост раков в водоеме в течение трех вегетационных периодов до возраста 2+ приведен в табл. 5.3.

Таблица 5.3. Рост молоди длиннопалого рака в бетонном водоеме

Возраст	Время взятия проб	Количество особей в выборке	Среднее значение	Минимальное значение	Максимальное значение	Дисперсия	Коэффициент вариации, %
<i>Длина особей, мм</i>							
0+	6.10.2008 г.	17	26,7	20,0	33,0	3,2	12,0
1+	12.10.2009 г.	14	48,3	37,0	57,0	6,0	12,4
2+	30.10.2010 г.	13	74,0	53,0	99,0	12,5	16,9
<i>Масса особей, мг</i>							
0+	6.10.2008 г.	17	564,1	210,0	1300,0	243,7	43,2
1+	12.10.2009 г.	14	3758,6	1480,0	5780,0	1309,2	34,8
2+	30.10.2010 г.	13	12288,5	4700,0	27900,0	6235,1	50,7

Взаимосвязь массы (W , мг) и длины (L , мм) особей описывается уравнением:

$$W = 0,0265L^{3,0265}, R^2 = 0,989. \quad (5.5)$$

В период отбора проб в октябре 2008 г. 18% сеголетков имели только одну клешню, что указывает на напряженные внутривидовые либо межвидовые отношения. Потери клешни в результате внутривидовой конкуренции раков могут быть только в случае высокой плотности последних. В водоеме же первоначальная плотность была близка к 10 экз./м² и не могла рассматриваться как лимитирующий фактор. Более вероятно, что высокую повреждаемость раков обеспечили рыбы. Молодь раков в состоянии потреблять не только хищные виды рыб, такие как окунь, но и мирные, например плотва (Svensson, 1993).

В нашем эксперименте молодь раков росла очень медленно. За первый вегетационный период, который соответствовал примерно 120 дням, раки достигли средней длины $2,7 \pm 0,3$ см. При выращивании в прудах в условиях рыбхозов раки достигают больших размеров (табл. 5.4).

Таблица 5.4. Размеры и выживаемость сеголетков длиннопалого рака в конце вегетационного периода при выращивании в земляных прудах

Время роста, сут	Средняя длина тела, см	Плотность посадки, экз./м ²	Выживаемость, %	Место выращивания	Источник
132	3,08±0,29	6,0	22,0	Рыбхоз «Волма», Минская обл.	Кулеш, Алехнович, 1999
134	3,38±0,51	32,0	–	Рыбопитомник «Шеметово», Минская обл.	Алехнович, Углянец, 2012
140	3,75±0,48	15,0	–	Рыбхоз «Полесье», Брестская обл.	Слуквин, 2008
100	4,72±0,82	5,3	31,0	Рыбхоз «Селец» (тепловодная монокультура), Брестская обл.	Кулеш, Алехнович, 2004
108	4,62±0,63	1,6	2,9	Рыбхоз «Селец» (тепловодная поликультура с половозрелыми видами рыб), Брестская обл.	Кулеш, Алехнович, 2010

Данные, приведенные в таблице, показывают на высокую вариабельность роста молоди раков, ее зависимость от среды обитания и дают основание считать, что условия, в которых росли раки в искусственном бетонном водоеме на первом году жизни, не были оптимальными. Возможно, в экспериментальном бассейне не хватало живого корма для раков. Молодь раков активно потребляет зоопланктон. Следует также отметить, что бетонный водоем не имел мелководий, на которых в естественных местообитаниях и концентрируются личинки раков.

Практически отсутствуют сведения, как собственные, так и литературные, по росту раков на втором году жизни в возрасте 1+. Прямое изучение роста годовиков не велось, а в естественных местообитаниях рак этой возрастной группы не облавливается из-за селективности орудий лова. Есть только одна работа (Aydin, 2010), где указывается, что в Турции в возрасте 1+ в бетонном бассейне в январе месяце раки достигли средних размеров $8,87 \pm 1,34$ см и массы $12,22 \pm 3,11$ г. В цитируемой работе, как и в нашей, изучался рост молоди длиннопалого рака в бетонном бассейне. Как видим, в Турции длиннопалый рак в возрасте 1+ достигает больших размеров и массы. Сравнить средние размеры раков, отловленных в октябре в наших условиях, с таковыми раков, выловленных в январе из турецкого бассейна, вполне правомочно, так как рост раков прекращается при температуре воды около 11 °С (Aydin, 2010), а средняя температура воды в бетонном бассейне из Турции в октябре–марте 8,9 °С.

Для того чтобы меньше травмировать особей, сеголетков и годовиков мы только измеряли и взвешивали, не определяя пол. Но у раков на третьем году жизни в возрасте 2+ пол регистрировался. Однако средние величины массы

и длины самок и самцов в возрасте 2+ статистически не различались: $t = 0,62$, $p = 0,54$ и $t = 0,80$, $p = 0,44$ соответственно, поэтому в табл. 5.4 самки и самцы объединены в одну выборку.

В конце третьего вегетационного периода роста средняя масса одного рака, выращиваемого в Беларуси, составила всего 56% от средней массы особи длиннопалого рака, выращиваемого в Турции. На третьем году жизни к концу осени все раки в бетонных прудах Турции становятся половозрелыми (Aydin, 2010). В нашем эксперименте в этом возрасте не отмечены половозрелые особи. В водоемах Беларуси единичные половозрелые самки начинают встречаться при длине 8,1–8,4 см. Как показывают наши данные (см. табл. 5.3), наиболее быстро растущие особи могут достичь этих размеров в возрасте 2+, т. е. к концу третьего вегетационного периода роста, но в данном эксперименте половозрелые самки не зафиксированы. Если самки и созревают в возрасте 2+, то очень редко. Полученные результаты подтверждают сделанный ранее вывод, что самки длиннопалого рака начинают созревать в возрасте 2+ и более 3 лет, т. е. в конце четвертого вегетационного периода роста они все становятся половозрелыми (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004). По сравнению с Турцией в условиях Беларуси раки растут гораздо медленнее и достигают половой зрелости на год позже.

Раки в возрасте 2+ из естественных водоемов характеризуются большей длиной. Так, в оз. Олтуш размеры самцов в возрасте 2+ колебались от 66 до 93 мм и в среднем составили 79 мм; размеры самок – от 65 до 89 мм и в среднем были 81 мм (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004). В водохранилище Светлогорское размеры самцов колебались в пределах 73–86 мм и в среднем составили 82 мм; размеры самок – 74–88 мм, в среднем – 83 мм (Алехнович, Кулеш, 2005). Общая средняя длина для всех раков в конце третьего вегетационного периода из этих водоемов составила 81 мм и масса 15,8 г (масса определена по уравнению (5.5)), в то время как раки того же возраста в бетонном пруду имели средние размеры 74 мм и массу 12,3 г.

Рассматриваемые здесь оз. Олтуш и Светлогорское водохранилище расположены на юге страны в Полесском регионе. Это неглубокие, хорошо прогреваемые в летний период высокопродуктивные рачьи водоемы. Условия для роста раков в данных водоемах благоприятные.

Таким образом, по сравнению с раками из экспериментального бетонного водоема раки из озера и водохранилища росли с несколько большей скоростью и в среднем характеризовались большими на 7 мм длиной и на 3,5 г массой. Очевидно, основная причина маленьких размеров раков из бетонного пруда – низкая скорость роста на первом году жизни, что сказывается на размерах особей в возрасте 2+ лет. Небольшие размеры особей явились причиной отсутствия половозрелых особей среди раков этого возраста.

Скорость роста и индивидуальные размеры раков могут определяться многими факторами: температурой, рН, содержанием кальция, обеспеченностью пищи и ее доступностью, внутривидовой и межвидовой конкуренцией (Olsson et al., 2008). Температура относится к главному фактору, влияющему

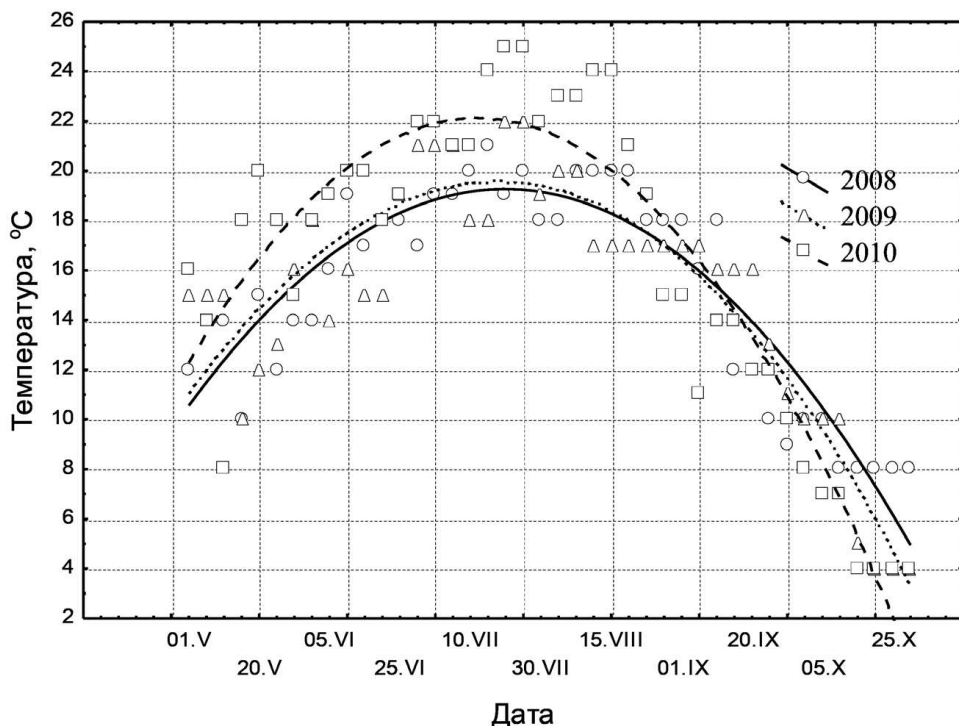


Рис. 5.5. Динамика температуры в 2008–2010 гг. в р. Березина Минской обл. (по данным Гидрометцентра Республики Беларусь)

на скорость роста гидробионтов. Разница в скорости роста раков в нашем эксперименте и эксперименте, проведенном в схожих условиях в Турции, скорее всего, определяется различными температурными условиями существования раков. Постоянные наблюдения за ходом температуры воды в эксперименте не велись, поэтому для полного представления о сезонных изменениях температуры в течение трех лет наблюдений были взяты данные гидрологического поста в г. Борисове на р. Березина Гидрометцентра Республики Беларусь (рис. 5.5). Динамика температурного режима искусственного бетонного водоема в целом будет соответствовать значениям, представленным на рис. 5.5.

Как видим, наиболее холодным был 2008 год, а наиболее теплым — 2010 год. Рост раков возможен только при температуре выше 10–11°C (Henttonen et al., 1993). Следовательно, рост раков в наших условиях может продолжаться с начала мая по конец сентября и составлять порядка 150 дней для раков в возрасте 1+ и 2+ и примерно 120 суток для раков в возрасте 0+. Для сеголетков (0+) период роста ограничен не только температурной кривой, но и временем выхода из яиц. Исходя из этого рассчитаем удельную скорость роста раков в течение первых трех сезонов роста: сеголетки (0+) — 0,0244 сут⁻¹, годовики (1+) — 0,0126, двухлетки (2+) — 0,0079 сут⁻¹. Начальная масса личинки 30 мг.

Таким образом, выращивание раков в искусственном водоеме в течение трех лет позволило впервые для Беларуси в экспериментальных условиях получить конкретные значения средних размеров особей в возрасте 0+ — 2,7 см,

1+ – 4,8, 2+ – 7,4 см. В течение первого вегетационного периода в бетонном водоеме раки росли очень медленно, к концу третьего в возрасте 2+ раки почти догнали по размерам особей, которые росли в естественных водоемах. В озерах юга страны средняя масса раков в возрасте 2+ была 15,8 г, в нашем эксперименте – 12,3 г. Проведенный эксперимент позволил лучше ориентироваться в расшифровке размерной структуры естественных популяций длиннопалого рака и определении возраста особей.

5.3.1. Возраст и рост длиннопалого рака оз. Соминское

Дополним данные по росту раков в экспериментальном бетонном пруду наблюдениями за ростом раков в естественных условиях обитания. Для этих целей проанализируем изменения размерной структуры раков оз. Соминское. В оз. Соминское обитает многочисленная популяция длиннопалого рака, за которой в течение ряда лет велись наблюдения.

Характеристика оз. Соминское. Находится на юге страны в Полесской низменности. Площадь 0,41 км². Имеет в центре глубину до 33 м. Прозрачность воды 3,5 м. Общая минерализация 201,5 мг/л. Содержание кальция в воде 42,0 мг/л, рН – 7,7. Озеро карстового типа, округлой воронкообразной формы. Берега озера низкие, заболоченные. Дно до глубины 6–10 м песчаное, местами торфянистое, на глубинах больше 10 м – сапропелевое. Озеро плотвично-окуневое, мезотрофное, слабопроточное.

Озеро характеризуется сильным зарастанием и мощным развитием макрофитов. У самого берега до глубины 0,5 м растут осоки, аир и ситняг, на глубине 0,5–1,5 м практически сплошной полосой – элодея, уруть, горец земноводный, рдесты, хвощ, тростник, кувшинка белая. На глубинах 1,5–2,5 м простирается полоса телореза, урути, элодеи, роголистника, хары. Погруженная водная растительность встречается до глубины 4 м и покрывает дно озера практически без перерывов по периметру всего озера. Ширина этого ковра растений до 150 м от берега к центру озера. Растения с плавающими листьями представлены кувшинкой белой, кубышкой желтой и в меньшей степени рдестом плавающим. Вдоль всего озера тянутся мощные заросли тростника.

В фитопланктоне озера доминируют диатомовые. В биомассе бентоса представлены личинки малощетинковых червей, хирономиды, моллюски.

Раков ловили раколовками, которые устанавливали вдоль берега озера на глубинах до 3 м. Молодь раков в прибрежных зарослях макрофитов отлавливали сачками.

Возраст сеголетков и годовиков раков определяли, используя данные по скорости роста молоди в экспериментальных условиях и сборах из озера, возраст старших возрастных групп – анализируя размерную структуру популяции с применением вероятностно-статистических методов (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004; Алехнович, Кулеш, 2005).

Как правило, орудиями лова эффективно начинают облавливать раков с возраста 2+. Поэтому размеры раков в возрасте 1–2 года остаются неизвестными.

Для оценки роста молоди раков на первом году жизни с успехом можно пользоваться данными по росту сеголетков в экспериментальных условиях прудового выращивания (см. табл. 5.4). Сеголетки в прудовых условиях Полесского региона за первый вегетационный период в среднем достигают $3,75 \pm 0,48$ см, в центральных районах – $3,38 \pm 0,51$ см.

В прудах в результате биотехнологических мероприятий создаются более благоприятные условия роста и развития молоди, чем в озерах. Например, длина годовиков, выращиваемых в прудах, по сравнению с длиной годовиков в озерах Волго-Ахтубинской поймы была больше почти на 10 мм (Нефедов, 1982). Поэтому предположим, что средние размеры сеголетков длиннопалого рака полесского озера Соминское к концу вегетационного периода будут несколько ниже, чем размеры сеголетков из прудов рыбхоза, расположенного в том же Полесском регионе.

В оз. Соминское в конце июля в уловах сачком на мелководье в зарослях высшей водной растительности сеголетки (возраст 0+) имели среднюю длину $1,82 \pm 0,22$ см. Сеголетки в благоприятных условиях в течение вегетационного периода линяют 8–9 раз (Цукерзис, 1989; Черкашина, 1977). В экспериментах установлено, что наибольшая частота линек отмечается при температуре 25 °С, в то время как при температуре 30 °С частота линек сокращается, а линичный период увеличивается и одновременно отмечается повышенная смертность. При 15 °С смертность не отмечалась, но частота линек была очень низкой (Hesni et al., 2009).

В полесском озере Соминское рост раков будет продолжаться примерно до первой декады октября и, несмотря на то что по мере снижения температуры (рис. 5.6) частота линек будет уменьшаться, средние размеры сеголетков в конце сезона роста могут составить 3,5 см.

В оз. Соминское не проводились регулярные измерения температуры воды, поэтому нами взяты данные по годовой динамике температуры на ближайшем гидрологическом пункте наблюдений на р. Пина. Сезонный ход температуры воды в озере будет несколько отличаться от такового в реке. В частности, есть основание ожидать, что в осенние месяцы температура воды в озере будет снижаться, а весной повышаться с меньшей скоростью, но в целом годовая динамика температуры будет вполне сопоставима.

Экспериментально показано, что линьки у раков прекращаются при температуре 10–11 °С (Henttonen et al., 1993). Следовательно, с конца октября до середины апреля раки не будут линять и расти. В таком случае длина раков в возрасте 1 года в мае-июне следующего года будет почти такой же или незначительно больше, чем у сеголетков в конце вегетационного периода.

В уловах сачком в оз. Соминское средние размеры годовиков (возраст 1+) в конце июля были $5,55 \pm 0,58$ см. До конца сезона роста у годовиков можно

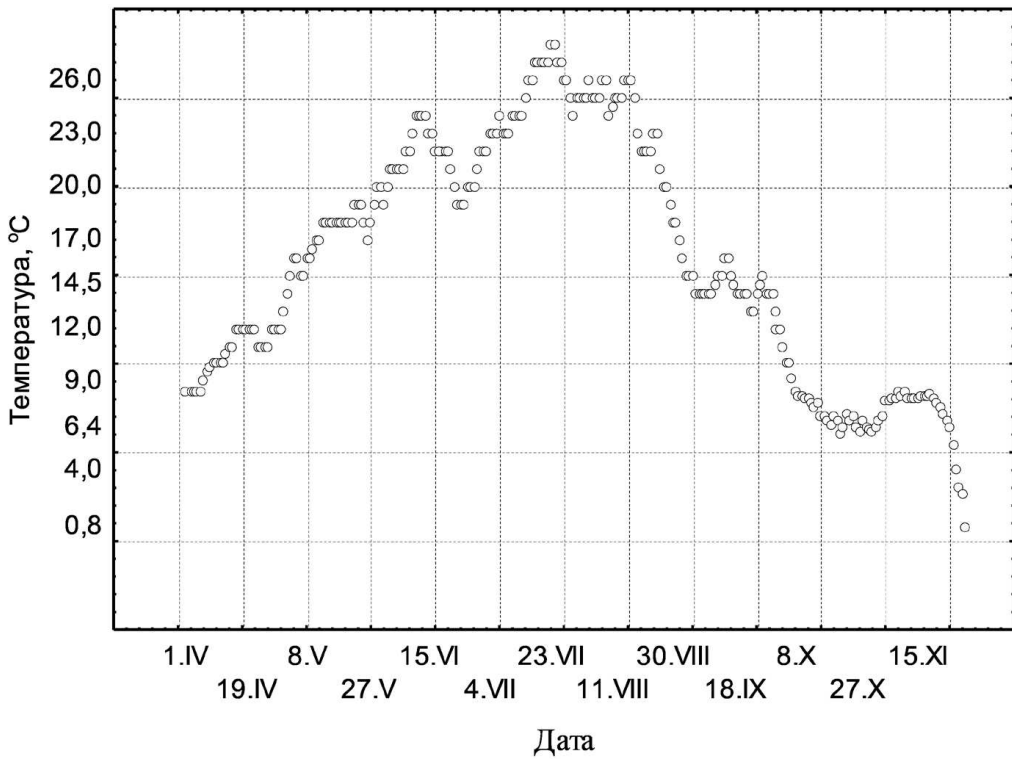


Рис. 5.6. Динамика температуры воды в р. Пина Полесского региона в 2010 г. (по данным Гидрометцентра Республики Беларусь)

ожидать не менее двух линек. Поэтому средние размеры годовиков должны составлять 6–7 см. Раки в возрасте 2 лет весной следующего года будут иметь примерно такие же или несколько большие размеры. Дальнейшая расшифровка возрастной структуры проводилась с использованием вероятностно-статистических методов анализа (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004; Алехнович, Кулеш, 2005).

Данные по размерно-возрастной структуре популяции длиннопалого рака оз. Соминское приведены в табл. 5.5.

Таблица 5.5. Размерно-возрастная структура половозрелой части популяции длиннопалого рака оз. Соминское

Параметры исследуемой особи	Возраст, лет					
	1	2	3	4	5	6
Самец, см	3,0–4,0	6,0–7,0	9,4±0,6	10,7±0,6	12,1±0,2	13,1±0,5
Самка, см			9,3±0,5	10,4±0,3	11,4±0,3	12,7±0,2
Самец, г*	0,69–1,64	5,50–8,71	21,02	30,96	44,70	56,67
Самка, г*			20,36	28,44	37,41	51,66

*Масса определена по общему для молоди, самцов и самок уравнению:

$$W = 0,026L^{2,988}, R^2 = 0,992, \text{ где } W - \text{масса, г; } L - \text{длина, см.} \quad (5.6)$$

Масса самцов и самок определена по общему уравнению в связи с тем, что таким образом мы охватываем широкий диапазон массы и получаем более

адекватные данные. При определении зависимости W от L непосредственно для самок и самцов возможны ошибки из-за короткого диапазона значений длины и соответствующей им массы, что приводит к непропорционально большой роли крайних значений массы и длины особей. Чтобы это исключить, и были объединены все данные.

Средняя продолжительность жизни особей в популяции раков оз. Соминское составила 6 лет. Раки старше 6 лет в популяции чрезвычайно редки. Максимальные размеры добытого рака были 14,4 см, возраст порядка 8–10 лет. Но это единичные экземпляры, роль которых в популяции можно не учитывать. Отметим также, что максимальный размер длиннопалого рака, добытого на торфяных карьерах недалеко от оз. Соминское, составил 17,8 см, его масса – 195 г. В озерах севера Беларуси максимальная длина выловленного рака 17,3 см и максимальная масса – 188 г (Штейнфельд, 1957). Наибольшая длина пойманного длиннопалого рака отмечена для водоемов Ирана – 19,6 см (Karimrouz, Harlioğlu, Aksu, 2011).

Раки растут только в течение вегетационного периода, который с учетом температурного хода воды длится с конца апреля до начала октября. Рост раков начиная с возраста 1+ и более в оз. Соминское теоретически может продолжаться в течение 170 дней. С учетом того, что личинка раков появляется в начале июня, длительность роста молоди на первом году жизни примем равной 130 дням. Исходя из этих данных рассчитаем удельную скорость роста особей длиннопалого рака оз. Соминское (рис. 5.7).

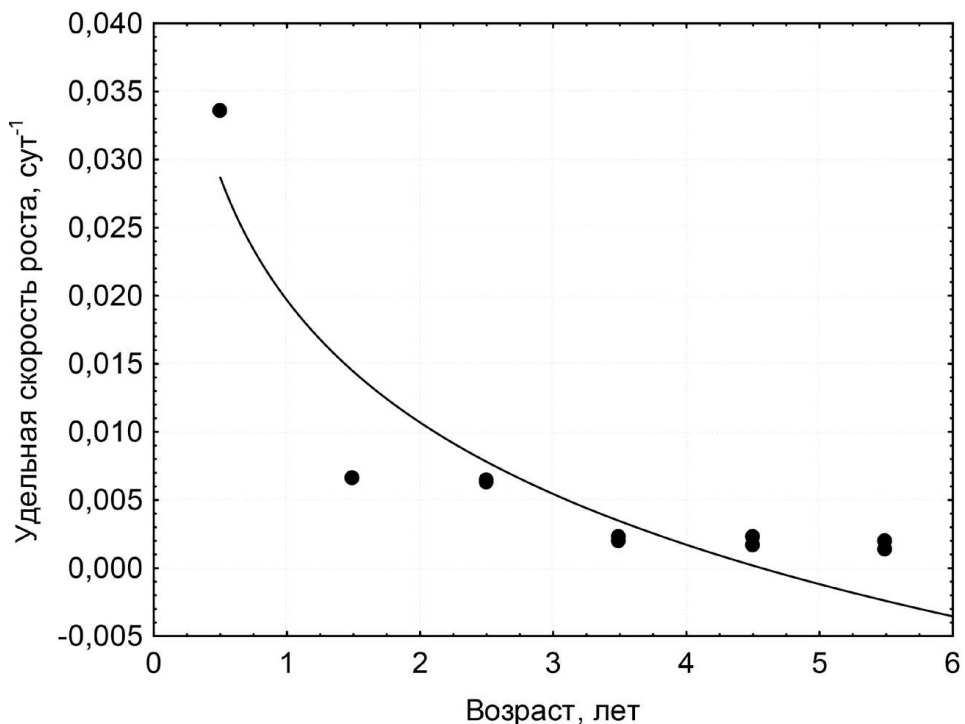


Рис. 5.7. Зависимость удельной скорости роста от возраста особей длиннопалого рака оз. Соминское

Общая зависимость удельной скорости роста (C_w , сут⁻¹) от возраста раков (τ , лет) описывается степенным уравнением:

$$C_w = 0,0135\tau^{-1,277}, R^2 = 0,96. \quad (5.7)$$

Удельная скорость роста максимальна у молоди и резко снижается со значений 0,0335 сут⁻¹ для особей в возрасте 0+ до 0,0062–0,0064 сут⁻¹ у раков в возрасте 2+. Но начиная с возраста 3+ C_w изменяется незначительно, плавно понижаясь с возрастом. Это половозрелые особи, для которых зависимость удельной скорости роста от возраста вполне можно описать линейной функцией:

$$C_w = 0,003 - 0,0003\tau, R^2 = 0,42. \quad (5.8)$$

Отметим, что зависимость C_w от возраста у половозрелых особей статистически очень низкая: коэффициент детерминации – 0,42, что соответствует коэффициенту корреляции 0,64, и его уровень значимости $p = 0,17$. Низкая достоверность полученных значений объясняется прежде всего малым количеством исходных точек, по которым и определены значения коэффициентов уравнения (5.8).

Тем не менее отметим, что уравнение (5.8) позволяет нам определить возраст, когда удельная скорость роста будет равной нулю. Примем этот возраст равным продолжительности жизни раков. Данный показатель для популяции оз. Соминское составит 10 лет с возможными отклонениями на 1–2 года как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения. Полученная продолжительность жизни вполне сопоставима с данными других авторов. Так, в сводке (Skurdal, Taugbøl, 2002) продолжительность жизни особей длиннопалого рака оценивается в 10 и более лет.

Используя тот же подход, можно определить максимальную продолжительность жизни раков и по уравнению (5.8), она оказывается равной 29 годам. Это неправдоподобно высокое значение, что указывает на неправомотность применения общего уравнения зависимости C_w от возраста для оценки продолжительности жизни.

Таким образом, теоретическая продолжительность жизни раков оз. Соминское порядка 10 лет. В действительности в популяции раки старше 6 лет встречаются чрезвычайно редко. Причина такой возрастной структуры в интенсивном промысле раков.

Длиннопалый рак – ценный промысловый вид, и размерно-возрастная структура популяций определяется не только скоростью роста особей, но и интенсивностью вылова раков. В озерах, где высокая прозрачность, чрезвычайно популярным является лов раков в ночное время с помощью сачка и фонаря. При таком способе лова в первую очередь изымаются крупные особи. Посредством раколовок с наличием в них приманки (разной конструкции) также вылавливают в первую очередь крупных особей, поскольку имеет место конкуренция за пищу. Все это ведет к тому, что в популяциях, где сильный промысловый

пресс, средние размеры особей, как и средняя продолжительность жизни, будут снижаться. Популяция раков оз. Соминское достаточно эффективно эксплуатируется рыбаками-любителями. Средние значения общей мгновенной смертности облавливаемой части популяции длиннопалого рака оз. Соминское начиная с возраста 3 и более лет колеблются в пределах 0,631–0,672 год⁻¹, что соответствует примерно 50% смертности особей каждого возрастного класса (Алехнович, 2012).

5.3.2. Частота линек и межлиночный рост

Рост у раков является результатом двух фундаментальных компонент: линьки и увеличения размеров особи после линьки. Следовательно, скорость роста определяется частотой линек и приростом за линьку. Изменения в скорости роста могут определяться вариабельностью обеих составляющих компонент или только одной из них (Turvey, Merrick, 1997).

Во время линьки раки сбрасывают старые хитиновые покровы, что позволяет им увеличить размеры, обеспечивая рост и развитие особи. Частота линек, равно как и прирост за линьку, зависит от возраста, пола особи и условий обитания раков, т. е. от множества внешних факторов и состояния самой особи. Поэтому рост раков характеризуется чрезвычайно высокой вариабельностью.

У длиннопалого рака, как и у других десятиногих раков, частота линек варьируется в широких пределах. Основными факторами, определяющими частоту линек, являются температура, обеспеченность пищей, плотность популяции (Lowery, 1988). В благоприятных температурных границах с ее увеличением сокращается продолжительность межлиночного периода и, соответственно, увеличивается число линек (Kozak et al., 2009). Количество линек максимально у молоди на первом году жизни и закономерно снижается с возрастом и достижением половой зрелости (Reynolds, 2002). У десятиногих раков частота линек снижается, а длительность межлиночного периода увеличивается с ростом размеров и массы особей (Хмелева, Голубев, 1984, с. 61–64).

Температура считается ключевым, определяющим фактором, влияющим как на частоту линек, так и на прирост за линьку (Lowery, 1988; Kouba et al., 2010; Parkyn, Collier, 2002; Renai et al., 2007; Verhoef et al., 1998). Общая закономерность влияния температуры в следующем: с увеличением температуры сокращается межлиночный период и прирост за линьку (Kouba et al., 2010).

Количество линек у длиннопалого рака в водоемах Беларуси определялось на основе регистрации встречаемости перелинявших особей в течение вегетационного периода во время полевых работ на водоемах Беларуси. Собственные данные по линькам раков были дополнены литературными данными.

Рост половозрелых особей длиннопалого рака изучался в экспериментальных условиях в прудах рыбхозов Беларуси. Раков известной средней длины запускали в пруды в начале вегетационного периода (май–июнь) и отлавливали в конце сентября – октябре. По изменению средних размеров особей судили

о приросте за вегетационный период и, определив количество линек у раков на основе полевых работ, оценивали прирост за линьку.

В 1996 г. рост раков изучался в двух прудах рыбхоза «Озерный» Брестской обл. Площадь каждого пруда 0,3 га. Раки в возрасте 3–4 лет были отловлены в оз. Бездонное (Гродненская обл.) и 14 июня 1996 г. посажены в пруд. Начальная плотность посадки 0,1 экз./м². Период роста продолжался до 11 сентября и составил 89 суток. В 2004 г. работы велись в рыбхозе «Селец» (отделение «Белоозерское» Брестской обл.), расположенном на водоеме-охладителе Березовской ГРЭС. В начале вегетационного сезона (10 июня) в пруд № 35 (0,2 га) были помещены 18 самок в возрасте 4–5 лет, 56 самок и 52 самца в возрасте 3 лет. В пруд № М2 13 июня поместили 98 самок и 119 самцов в возрасте 3–4 лет. Начальная плотность посадки в обоих прудах составила 0,01 экз./м². Пруды были обловлены 4 и 6 октября. Период роста раков в прудах № 35 и М2 составил 112 и 117 суток. В 2011 г. рост раков изучался в рыбопитомнике «Шеметово» НП «Нарочанский». Раков отловили в период 27–30 мая из оз. Сомино Брестской обл. и поместили в пруд № 8 площадью 0,08 га рыбопитомника. Возраст раков – 4 года, плотность посадки – 0,2 экз./м². Спуск пруда, отлов и промеры раков проведены 17 октября. Период наблюдений составил 140 суток.

Увеличение длины особей за линьку в процентах к длине особи до линьки (*PMI*) определялось как

$$PMI = 100(TL_1 - TL_0) / TL_0, \quad (5.9)$$

где TL_1 – общая длина рака после линьки; TL_0 – общая длина рака до линьки.

Количество линек. Все доступные данные по количеству линек в зависимости от возраста длиннопалого рака приведены в табл. 5.6.

Таблица 5.6. Количество линек у длиннопалого рака в разных местах обитания

Регион	Возраст, лет						Источник
	1	2	3	4	5	6	
Дельта Волги	≥7						Колмыков, 2001
Ростовская обл. (пруды)	9	–	–	–	–	–	Черкашина, 2002
Р. Дон	5–8	5	3	2	2–1	2–1	Черкашина, 2002
Северо-Запад России	7	5	4	2	2/1*	1–2/1	Будников, Третьяков, 1952
Каховское водохранилище, бассейн Днепра	–	–	2–3	2	2	–	Бродский, 1981
Днестровский лиман			2–3	2	2		Бродский, 1981
Турция (водоемы)	8–9			2	2/1	2/1	Koksal, 1988
Беларусь (озера, водохранилища)	–	–	2	2	2	–	Разработка автора

* Косая черта разделяет количество линек у самцов и самок.

Таким образом, особи длиннопалого рака на первом году жизни линяют 7–9 раз, на втором – 4–5, третьем – 2–4, четвертом – 2, пятом – 2 и шестом – 1–2 раза. В северных районах молодь линяет меньшее количество раз. Различия

в количестве линек в зависимости от мест обитания у половозрелых особей сглаживаются (Алехнович, 2015).

По нашим многолетним наблюдениям, в водоемах северной части Беларуси самцы в возрасте 3 и более лет начинают линять с середины июня. Линька у самок происходит позже на 7–10 дней, поскольку в начале июня самки еще несут яйца на плеоподах и могут линять только после того, как вышедшие из яиц личинки покинут самку. Таким образом, у длиннопалого рака водоемов северной части страны первая линька отмечается с середины июня до начала июля. Вторая линька у половозрелых самцов и самок начинается во второй половине августа и заканчивается в конце месяца. Проходит она достаточно дружно и синхронно у самцов и самок.

В водоемах юга страны линька у длиннопалого рака начинается в конце мая и растягивается до начала июля. Первыми линяют самцы. Вторая линька отмечается с конца августа по 20-е числа сентября.

Таким образом, половозрелые особи длиннопалого рака в водоемах Беларуси линяют два раза за вегетационный период. Первая массовая линька отмечается в июне, вторая – во второй половине августа – первой половине сентября. При этом линьки в водоемах севера страны в Поозерье проходят в более сжатые сроки по сравнению с таковыми в водоемах юга страны в Полесском регионе.

Для линьки раки находят хорошо защищенные убежища и практически не встречаются в уловах раколовок. В это время поиск раков в водоеме с использованием снаряжения для подводного плавания также значительно менее эффективен по сравнению с периодом, когда раки находятся на межлиночной стадии. В целом во время массовых линек особей создается впечатление, что раки исчезают из водоема.

Поскольку частота линек определяется множеством факторов среды обитания, которые не остаются постоянными из года в год, наступление периода массовых линек может смещаться как на более ранние, так и на более поздние сроки в течение вегетационного периода.

Для водоемов Украины С. Я. Бродский (Бродский, 1981, с. 36) приводит данные по срокам линьки длиннопалого рака в течение вегетационного периода 1965–1974 гг. В Каховском водохранилище Украины первая линька у самцов происходит в мае – начале июня, у самок – в июне, вторая линька как у самцов, так и у самок наблюдается в сентябре (Бродский, 1981). Схожая картина массовой линьки особей отмечается и для Днестровского лимана (Бродский, 1981). Разница по времени наступления первой линьки в зависимости от года может составить один месяц. Эти различия отмечаются как для самцов, так и для самок, вторая же линька половозрелых особей вне зависимости от года и пола протекает в достаточно постоянном временном интервале – с конца августа по конец сентября. В теплые годы линьки более растянуты во времени, и в течение вегетационного периода возможны три линьки, в холодные годы линьки протекают в более сжатые сроки (Бродский, 1981).

В водоемах Турции первая линька у взрослых самцов отмечается в конце апреля – середине мая (при температуре 18–23 °С), вторая – в конце августа – середине сентября (температура 18–24 °С) (Koksal, 1988). В низовьях Волги взрослые раки линяют два раза за вегетационный период (Румянцев, 1974). Линьки начинают регистрироваться при температуре 17–19 °С. При низких значениях температуры линьки обычно растянуты во времени, с повышением температуры до 22–26 °С проходят более дружно (Румянцев, 1974; Черкашина, 2002), но С. Я. Бродский (Бродский, 1981) отмечает, что в водоемах Украины высокие значения температуры увеличивают период линек.

Экспериментальным путем показано, что линьки у раков возможны в температурном интервале от 10–11 °С (Henttonen et al., 1993) до 34 °С (Колмыков, 2001). Наибольшая частота линек отмечается при температуре 25 °С, в то время как при температуре 30 °С частота линек сокращается и одновременно повышается уровень смертности. При 15 °С смертность не отмечалась, но частота линек была очень низкой (Harlioğlu, Duran, 2009).

Полученные данные по количеству линек у длиннопалого рака вполне сопоставимы с таковыми для других видов раков. Так, количество линек у широкопалого рака *Astacus astacus* в первые три года жизни такое же, как и у длиннопалого. Различия отмечаются для четвертого года жизни: у длиннопалого рака возможны три линьки, у широкопалого – только две. Начиная с пятого года жизни самки широкопалого рака линяют только один раз, с шестого-седьмого года жизни один раз линяют и самцы широкопалого рака (Цукерзис, 1989). У белоклешневого рака *Austropotamobius palpeus* количество линек с семи у сеголетков снижается до четырех у годовиков и далее до двух у 2–3-летних особей. В период половой зрелости в возрасте 4–6 лет самцы и самки, как правило, линяют один раз в год (Lowery, 1988). Самцы и самки сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* длиной $TL < 80–84$ мм в небольшом финском озере линяют дважды в год, особи больше этой длины – преимущественно только один раз, однако эта схема изобилует исключениями (Westman, Savolainen, Julkunen, 2002). Перелинявшие половозрелые особи сигнального рака регистрируются в июне–июле и августе–сентябре. Самки линяют только после того, как закончится период вынашивания яиц. В холодные годы линька у самок может происходить в конце июля, в таком случае вторая линька у них уже отсутствует (Westman, Savolainen, Julkunen, 2002).

Таким образом, в водоемах умеренных широт половозрелые особи речных раков характеризуются примерно одинаковой частотой и сроками линек (две линьки: июнь – начало июля, август–сентябрь соответственно). По сравнению с другими видами у длиннопалого рака отмечаются только различия в сроках протекания линек. Первая линька в зависимости от места обитания может сдвигаться на май или даже апрель и более растянута, чем вторая.

Увеличение размеров особей после линьки. Как уже отмечалось, у раков на стадии I и II личиночного развития происходят не только рост, но и морфологические изменения, поэтому прирост длины тела до стадии III у длиннопалого

рака, как и у других видов этого семейства, будет качественно отличаться от последующих стадий. Для систематизации данных об увеличении линейных размеров раков за линьку целесообразно исключить первые две стадии роста.

Поскольку на первом году жизни молодь линяет наиболее часто и прирост за линьку, выраженный в процентах к длине до линьки, имеет максимальные значения, целесообразно рассмотреть рост молоди отдельно от роста старших возрастных групп и в качестве сравнения привести данные для других видов речных раков (табл. 5.7).

Таблица 5.7. Увеличение размеров особи за линьку у молоди речных раков на стадиях III–X, %

Вид	Стадия								Источник
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
<i>A. lepodactylus</i>	61,7	33,9	28,9	–	–	–	–	–	Koksal, 1988
<i>A. lepodactylus</i>	Средний прирост 11,3						–	–	Колмыков, 2001
<i>A. astacus</i>	16–19	10–14			10–16				Ackefors, Gydemo, Keyser, 1995
<i>P. leniusculus</i>	14,9	11,8	12,2	13,1	11,1	–	–	–	Kozak et al., 2009

Прирост за линьку у молоди раков семейства Astacidae в большинстве случаев колеблется в пределах 10–14%. Только данные (Koksal, 1988) в этом отношении значительно выделяются. Так, линейные размеры молоди после линьки и при переходе на стадию III увеличиваются в 1,6 раза, при этом масса особи должна увеличиться за линьку более чем в 4 раза, что кажется маловероятным. В целом же прирост за линьку у длиннопалого рака характеризуется высокой вариабельностью, которая к тому же увеличивается с каждой последующей линькой (Колмыков, 2001).

Приведенные в табл. 5.7 данные позволяют принять средний прирост за линьку у молоди длиннопалого рака, начиная со стадии III и выше, равным 11,3%, как это определено в работе Е. В. Колмыкова (Колмыков, 2001). В ряду последовательных линек у молоди на первом году жизни нет статистически значимого снижения процента приростов за линьку.

Для сравнения у молоди широкопалого рака *A. astacus* среднее увеличение между линьками длины тела, начиная со стадии III и выше, около 11,0% (Ackefors, Gydemo, Keyser, 1995), у сигнального *P. leniusculus* – 12,6% (Kozak et al., 2009). У рассматриваемых видов отмечается схожий характер роста особей на первом году жизни.

Отметим, что и для сеголетков раков других семейств прирост за линьку вполне сопоставим. Так, у ювенильных особей *Procambarus alleni* с длиной карапакса 12 мм прирост за линьку составил 6,5 и 12,0%, у взрослых особей ($CL = 30$ мм) – 5,7 и 10,1% для самцов и самок соответственно (Acosta, Perry, 2000). Авторы приводят линейные уравнения связи длины карапакса до и после линьки, а также соответствующие значения массы и утверждают, что скорость изменения рассматриваемых величин статистически не отличалась у самцов и самок.

Как показали эксперименты по оценке влияния качества пищи на рост сеголетков *Austropotamobius pallipes* и *Procambarus clarkii*, прирост за линьку статистически не различался у двух видов. Максимальный прирост зафиксирован на определенной диете, содержащей животную пищу, и составлял 8–11% (Paglianti, Gherardi, 2004). *PMI* у *A. pallipes* в возрасте 1–3 года равен 10,0–11,9% и далее снижается до 8,2–8,7% у шестилетних раков (Lowery, 1988).

В финском озере Большой Маяярви (Iso-Majajärvi) увеличение линейных размеров после линьки у половозрелых самцов сигнального рака колеблется от 4,7 до 22,0%, у самок – от 1,5 до 13,6%. Для особей общей длиной 100 мм среднее увеличение размеров за линьку составило у самцов 10,7%, у самок – 8,01% (Westman, Savolainen, 2002). С увеличением размеров особей прирост, выраженный в процентах к размерам особей до линьки, снижается. В английской равнинной реке Грейч-Уз (Great Ouse) процент прироста за линьку у сеголетков сигнального рака составил у самцов 10–12%, у самок – 12–13, у годовиков независимо от пола – 12, у двухлеток у самцов – 8–10, у самок 9–11%, у трехлеток снижался до 6–10% (Guan, Wiles, 1996). Прослеживается слабая тенденция увеличения прироста раков (в процентах к первоначальной длине) от возраста 0+ к возрасту 1+, 2+ и далее небольшого снижения этого показателя.

Прирост за линьку у длиннопалого рака в возрасте 2 лет и более в ерике Кривантый дельты Волги, по данным В. Д. Румянцева (Румянцев, 1974), колебался в широких пределах и не зависел от размеров раков. Так, у раков длиной 10–14 см прирост за линьку изменялся у самцов от 0,5 до 1,5 см, у самок – от 0,3 до 1,4 см. Средний прирост за линьку составил $1,01 \pm 0,98$ см у самцов и 0,8 см у самок. Максимальный прирост отмечен у особей длиной 10–11 см. Расчетное среднее увеличение длины особей за линьку составило $8,67 \pm 1,61\%$.

Длина половозрелых особей длиннопалого рака в водоемах Ростовской обл. независимо от размеров особей увеличивается на 5 мм за линьку (Черкашина, 2002), что будет соответствовать *PMI* 4,5–5,5%.

В экспериментальных прудах на нижней Волге за июнь–сентябрь прирост у самок длиной 9,2–14,3 см колебался от 0,9 до 2,8 см. В данном регионе возрастная структура соотносится с размерами раков следующим образом: второй год – 10,5 см, третий год – 12,8, четвертый год – 14,3 см (Нефедов, Колесникова, 1984). С учетом предполагаемого количества линек в зависимости от возраста (см. табл. 5.6) средний прирост за линьку составит у раков в возрасте двух лет – $5,79 \pm 1,50\%$, трех лет – $3,87 \pm 0,77$, четырех лет – $4,49 \pm 1,10\%$.

По нашим данным, в двух экспериментальных прудах рыбхоза «Озерный» с естественным температурным режимом длина самцов за вегетационный период увеличилась от $8,5 \pm 0,6$ до $9,9 \pm 1,0$ см, длина самок – от $8,4 \pm 0,6$ до $10,0 \pm 0,7$ см. Размеры раков в данном эксперименте позволяют отнести их к смешанной 3–4-летней группе. Согласно табл. 5.6, особи в этой возрастной группе линяют два раза за вегетационный период. В таком случае средний линейный прирост за одну линьку составит $8,9 \pm 0,9\%$ от длины особи до линьки. В пруду рыбопитомника «Шеметово» размеры самок длиннопалого рака

в возрасте 4 лет с начальной средней длиной $10,3 \pm 0,8$ см за вегетационный период увеличиваются до $11,0 \pm 0,7$ см, т. е. прирост за линьку – 0,7 см. Количество линек у самок за сезон будет равно двум (см. табл. 5.6). Прирост за линьку составит 3,3% от первоначальной длины особи.

По нашим данным, в тепловодных прудах на водоеме-охладителе Березовской ГРЭС раки на пятом году жизни имели начальные размеры 11,1 см и за вегетационный период приросли на 1,4 см. Приняв количество линек равным двум, получим прирост за линьку, равный 6,3% от первоначальной длины особи. Средняя длина четырехлетних особей в прудах на теплых водах 8,0–8,3 см. Прирост за сезон составил 2,0–2,4 см. Как и для пятилетних особей, примем количество линек у четырехлетних особей равным двум. В таком случае средний прирост длины тела составит $12,90 \pm 1,02\%$ от длины особей в начале периода выращивания.

Таким образом, у длиннопалого рака средний прирост за линьку у половозрелых особей, выраженный в процентах от длины особи до линьки, колеблется в очень широких пределах, и значения этой величины перекрываются у раков из разных мест обитания. Также нет корреляционной связи между возрастом раков и приростом за линьку ($r = 0,1913, p = 0,6501$). Это дает основание объединить все данные по росту за линьку.

Средний прирост за линьку у длиннопалого рака в возрасте 3 лет и более составил $8,19 \pm 3,27\%$. Широкая вариабельность приростов указывает на зависимость этого показателя от многих причин, среди которых основными являются обеспеченность пищей и ее качество, температура, плотность популяции, наличие убежищ.

В целом есть основание утверждать, что в границах одного вегетационного периода для раков одной возрастной группы *PMI* закономерно колеблется и не зависит от размеров особей. При межгодовом сравнении в некоторых случаях отмечается снижение прироста (в процентах к первоначальной длине) с увеличением возраста раков.

Таким образом, на начальных этапах онтогенеза средний линейный прирост у длиннопалого рака составляет 11,3% размера особи до линьки. У половозрелых особей прирост снижается до $8,19 \pm 3,27\%$. Полученные средние значения дают основание утверждать, что у длиннопалого рака на начальных этапах роста, начиная со стадии III, размеры особей от линьки к линьке увеличиваются в геометрической прогрессии со знаменателем 1,11. Размеры половозрелых особей увеличиваются в геометрической прогрессии со знаменателем 1,08 (геометрическая прогрессия – это последовательность величин, каждая из которых равна предыдущей, умноженной на постоянное для данной прогрессии число).

Определить средние размеры (L_n), которых раки достигнут после n линек на первом году жизни, можно по уравнению

$$L_n = L_1 \cdot 1,11^{n-1}. \quad (5.10)$$

Для оценки размеров раков с возраста 3 и более лет применимо уравнение

$$L_n = L_1 \cdot 1,08^{n-1}. \quad (5.11)$$

Для весового роста на первом и последующих годах знаменатели будут $1,11^3$ и $1,08^3$ или 1,37 и 1,26 соответственно. Еще раз отметим высокую вариативность роста раков, поэтому использовать предложенные уравнения (5.10) и (5.11) можно только для ориентировочных расчетов приростов за линьку.

5.3.3. Параметры уравнений группового роста в популяциях длиннопалого рака

Длиннопалый рак – ценный промысловый вид. Для описания роста промысловых видов водных животных широко применяется уравнение Берталанфи, которое позволяет оценить параметры роста, а также, используя эмпирически полученные данные о взаимосвязях параметров роста и демографических характеристик популяции, оценивать смертность и рекомендовать общий допустимый лов.

В табл. 5.8 и 5.9 собраны собственные и литературные данные по размерно-возрастной структуре популяций длиннопалого рака из разных мест обитания, на основе которых можно рассчитать параметры уравнения Берталанфи. Большинство авторов приводят средние размеры раков без разделения особей по полу, поэтому там, где были данные по росту самцов и самок, мы определяли среднее арифметическое между длиной одновозрастных самцов и самок и вносили в таблицы.

Данные по размерно-возрастной структуре были сведены в две группы. Группировка проводилась по основному критерию – размерам годовиков. В «южных популяциях» (ЮП) – юг России, Украина, Турция длина годовиков длиннопалого рака была больше 5 см, в «северных популяциях» (СП) – Беларусь, северо-западная Польша, Армения – меньше 5 см. В предложенном разделении на ЮП и СП популяция длиннопалого рака оз. Севан вошла в северную группу, что не должно вызывать возражений, поскольку специально проведенное сравнение экологических характеристик популяций оз. Севан и озер Беларуси показало их принципиальную схожесть (Алехнович, Гукасян, 2013). Жизнедеятельность популяций длиннопалого рака из южных частей ареала протекает при температуре в среднем на 4–5 °С выше, чем в северных частях.

Сравнение роста раков в зависимости от мест обитания начнем с возраста 3 лет, считая, что репрезентативность собранных данных в этом случае выше.

В зависимости от мест обитания средняя длина особей длиннопалого рака в возрасте 3 лет изменялась от 8,0 до 12,8 см. Наибольшими размерами характеризовались трехлетние раки из дельты Волги, далее в порядке убывания – из водоемов европейской части Турции и бассейна Дуная.

Таблица 5.8. Средняя длина тела в зависимости от возраста длиннопапалого рака из южных частей ареала (ЮП), см

Район исследований	Возраст, лет							Источник
	1	2	3	4	5	6	7	
Оз. Катлабух, бассейн Дуная	6,75	8,75	11,25	12,75	13,25	–	–	Бродский, 1981
Днестровский лиман	6,30	8,80	10,70	12,50	13,70	–	–	Бродский, 1981
Каховское водохранилище, бассейн Днепра	5,81	8,61	9,36	11,25	12,35	13,61	–	Бродский, 1981
Болдыр-Куль, дельта Волги	5,30	8,50	11,20	13,50	15,40	16,60	–	Румянцев, 1974
Старая Ахтуба, дельта Волги	7,29	10,48	12,80	14,30	–	–	–	Нефедов, Колесников, 1984
Волгоградское водохранилище, Волга	5,29	8,77	11,67	13,99	15,73	16,89	17,47	Ермолин, 2006
Водоемы Нижнего Дона	6,12	8,21	9,53	10,52	11,46	12,52	13,40	Черкашина, 2002
Водоемы, европейская часть Турции	5,74	9,42	12,35	13,83	14,82	15,49	15,92	Deval et al., 2002
Общая средняя \pm s.d.	6,08 \pm 0,70	8,94 \pm 0,71	11,11 \pm 1,22	12,93 \pm 1,36	13,82 \pm 1,59	15,02 \pm 1,90	15,60 \pm 2,06	

Таблица 5.9. Средняя длина тела в зависимости от возраста длиннопапалого рака из северных районов обитания (СП), см

Район исследований	Возраст, лет							Источник
	1	2	3	4	5	6	7	
Северо-Западная Польша	4,50	–	9,0*	10,6*	12,0*	12,9*	14,0*	Schulz, Smietana, 2001
Оз. Севан, Армения	4,06	7,5	9,10	10,4*	11,6*	12,5*	13,4*	Бадалян, 2012
Оз. Олгуш, Беларусь	–	–	8,00	10,55	12,75	14,05	15,45	Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004
Оз. Соминское, Беларусь	3,50	6,50	9,35	10,55	11,75	12,90	–	Разработка автора
Общая средняя \pm s. d.	4,02 \pm 0,50	7,00 \pm 0,71	8,85 \pm 0,59	10,53 \pm 0,09	12,03 \pm 0,51	13,09 \pm 0,67	14,28 \pm 1,05	

* Данные сняты с графического рисунка.

Средние размеры раков в возрасте 3 лет из озер Беларуси были вполне сопоставимы с таковыми особей из оз. Севан и водоемов северо-западной Польши. Сопоставимость размеров белорусских раков с данным показателем у польских особей объясняется схожестью климатических условий, а с размерами севанских – тем, что оз. Севан находится высоко над уровнем моря и условия обитания раков там (прежде всего по температурному режиму) вполне сопоставимы с таковыми в белорусских озерах. В то же время размеры одновозрастных особей могут значительно различаться в рядом расположенных озерах. Например, в Беларуси в полесском озере Олтуш средние размеры раков в возрасте 3 лет были 8,0 см, а в тех же местах в оз. Соминское – 9,35 см. В период исследований на оз. Олтуш работали промысловые бригады, и вылов раков составлял около 10 т в год, в то время как в оз. Соминское отмечался только любительский лов.

Средняя продолжительность жизни раков в большинстве рассматриваемых популяций 6–7 лет. Для водоемов нижнего Дона указывается возраст 10 лет (Черкашина, 2002).

На рис. 5.8 представлены обобщенные данные по линейному росту длиннопалого рака из южных и северных мест обитания с 0,95-вероятностным доверительным интервалом изменения средних размеров. Средние линейные размеры особей характеризуются высокой дисперсией, что приводит к перекрыванию границ доверительных вероятностей смежных возрастных групп и, следовательно, отсутствию различий в средних значениях длины особей

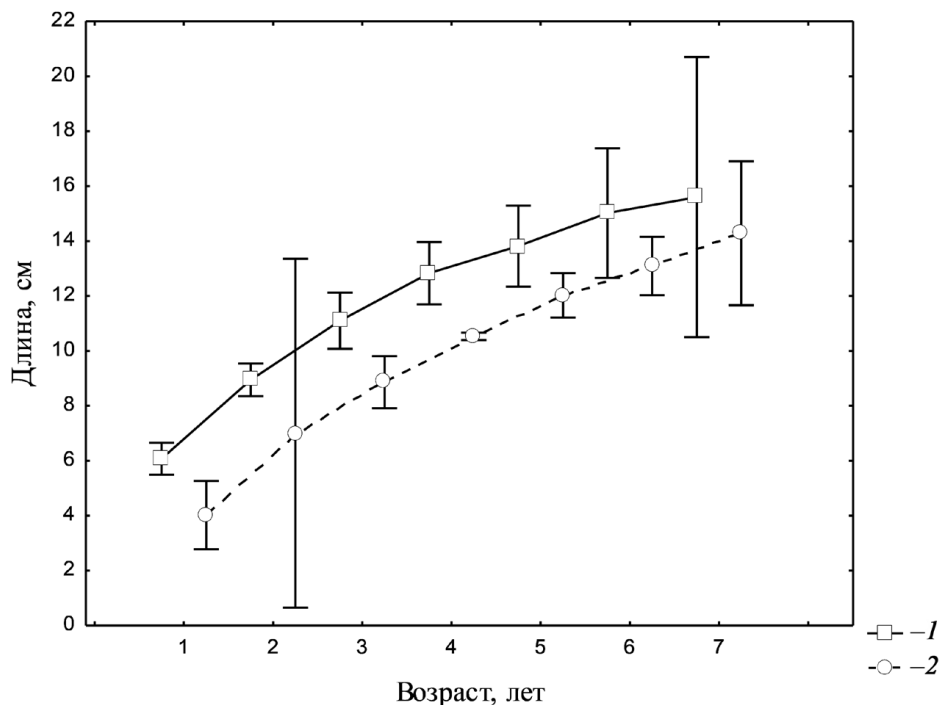


Рис. 5.8. Групповой линейный рост длиннопалого рака с 0,95-вероятностным доверительным интервалом: 1 – южные районы – Нижняя Волга, Дон, Днепр, озера нижнего Дуная, Турция; 2 – северные районы – Полесский регион Беларуси, Северо-Западная Польша, оз. Севан (Армения)

выделенных групп. Например, в возрасте 2 лет высокой изменчивостью характеризуются раки северных районов обитания. Для данного возраста средние размеры особей ЮП и СП полностью перекрываются, но необходимо учитывать, что этот вывод в большей степени был определен малым количеством анализируемых популяций. В целом же отметим, что доверительные интервалы средних размеров раков старших возрастных групп характеризуются близостью значений. Между линейными размерами раков старших возрастных групп нет статистически достоверных различий.

В пределах ареала возраст одноразмерных раков может различаться до трех лет. Это объясняется многообразием биотических и абиотических факторов среды обитания отдельных популяций. Совокупное влияние разнообразных факторов на рост раков, накапливаясь с возрастом, приводит к снижению или даже исчезновению зависимости средних размеров особей от их возраста.

Очевидно, на начальных этапах развития рост раков в большей степени определяется абиотическими факторами, прежде всего температурой, которая в течение вегетационного периода для ЮП в среднем 23–25 °С, для СП – 19–20 °С. Средняя годовая температура в южных районах обитания раков близка к 16 °С, как в Турции (Deval et al., 2002), в северных районах – 10 °С, как в озерах Центральной Беларуси (Бюллетень..., 2003). Температурные особенности мест обитания определяют скорость роста раков. На юге особи длиннопалого рака растут быстрее, что особенно заметно у раков в возрасте 1–4 лет (различия в размерах одновозрастных особей составляют 1,94–2,4 см). У раков в возрасте 5–7 лет эти различия несколько снижались и составляли 1,93–1,32 см.

Собранный материал позволяет определить коэффициент вариации (*CV*) средних размеров особей в зависимости от их возраста в целом для всех рассматриваемых мест обитания (табл. 5.10). *CV* максимален у раков в возрасте 1 года и постепенно снижается к 7 годам, т. е. с возрастом размеры раков становятся более однородными и менее изменчивыми.

Таблица 5.10. Размерно-возрастная структура длиннопалого рака, оцененная по средним значениям для всех рассматриваемых мест обитания

Параметр	Возраст, лет						
	1	2	3	4	5	6	7
Среднее±s. d., см	5,51±1,14	8,55±1,06	10,36±1,51	12,06±1,57	13,16±1,55	14,16±1,74	14,94±1,63
<i>CV</i>	20,7	12,4	14,6	13,0	11,8	12,3	10,9

Приведенные в табл. 5.8 и 5.9 данные послужили основой для оценки параметров уравнений роста Берталанфи. На рабочих рисунках длина раков в возрасте L_{t+1} в зависимости от L_t хорошо ложится вдоль прямой, угол наклона которой значим для всех рассматриваемых в табл. 5.8 и 5.9 местообитаний. Параметры линейных уравнений вида $L_{t+1} = a + bL_t$ позволили определить L_∞ и k (см. гл. 1) и описать рост длиннопалого рака уравнением Берталанфи вида $L_t = L_\infty (1 - e^{-kt})$ (табл. 5.11, 5.12).

Таблица 5.11. Параметры уравнений группового линейного роста и максимальная длина пойманных особей длиннопалого рака южных районов обитания

Местообитание	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	Максимальная длина пойманных особей, см
Оз. Катлабух, бассейн Дуная	16,07	-0,3045	18,60
Днестровский лиман	19,05	-0,2170	19,75
Каховское водохранилище, бассейн Днестра	16,67	-0,2447	16,75
Болдыр-Куль, дельта Волги	22,82	-0,2076	17,50
Старая Ахтуба, дельта Волги	17,86	-0,3634	17,50
Волгоградское водохранилище, Волга	20,45	-0,2769	–
Водоемы Нижнего Дона	16,65	-0,1926	16,90
Европейская часть Турции	16,70	-0,4475	18,47
Средние значения по исходным данным о росте*	17,66	-0,2877	

*Средние значения определены путем объединения исходных данных о размерно-возрастной структуре раков из всех южных мест обитания, затем проведена оценка параметров уравнения Бергаланфи.

Для европейской части Турции параметры уравнения роста Бергаланфи определены в работе (Deval et al., 2002): $L_{\infty} = 80,8 CL$ – длины карапакса или 158,71 TL – общей длины, считая по зависимости TL от CL (длина выражена в мм), и $k = 0,45$ год⁻¹. В табл. 5.11 эти же параметры определены по исходным данным о размерно-возрастной структуре популяции (см. табл. 5.8).

Таблица 5.12. Параметры уравнений группового линейного роста и максимальная длина пойманных особей длиннопалого рака северных районов обитания

Местообитание	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	Максимальная длина пойманных особей, см
Северо-западная Польша	18,93	-0,1746	
Оз. Севан, Армения	14,50	-0,3470	16,5
Оз. Олтуш, Беларусь	19,86	-0,2463	
Оз. Соминское, Беларусь	15,34	-0,3120	17,8
Средние значения по исходным данным о росте*	18,05	-0,2162	

*Средние значения определены путем объединения исходных данных о размерно-возрастной структуре раков из всех северных мест обитания, затем проведена оценка параметров уравнения Бергаланфи.

Значение асимптотической длины L_{∞} в рассматриваемых местообитаниях популяций длиннопалого рака меняется от 14,50 см в оз. Севан до 22,82 см в лиманах дельты Волги. Каких-либо закономерностей в изменениях L_{∞} не просматривается. Так, в ильменах дельты Волги в одних случаях L_{∞} равен максимальному из рассматриваемых значений, по другим данным, для тех же мест этот параметр близок к средним для вида. Значения L_{∞} , рассчитанные по средним значениям длины раков возрастных групп ЮП, оказались примерно такими же, как и для возрастных групп СП, различия статистически не достоверны (тест для независимых переменных $t = 0,70$, $p = 0,50$).

Максимальные размеры выловленных раков (L_{\max}) также меняются безотносительно значений L_{∞} – в одних случаях максимальная длина пойманных

раков была больше асимптотической, в других нет. Между совокупностью значений L_{\max} и L_{∞} нет статистически значимых различий (тест для зависимых переменных $t = -0,57, p = 0,59$).

Максимальную общую длину у длиннопалого рака можно принять равной 20 см, как это отмечается для раков Днестровского лимана (Бродский, 1981). Только в водоемах Ирана (Karimpour, Harlioğlu, Aksu, 2011) был пойман рак близкой длины – 19,6 см. Во всех остальных местах L_{\max} была меньше и наиболее часто встречались раки максимальной длиной 17–18 см.

В направлении с юга на север максимальные размеры особей меняются незакономерно. Максимальные размеры выловленных особей могут и, очевидно, определяются интенсивностью промысла, поскольку крупным особям всегда отдается предпочтение и более крупные особи, как правило, доминируют в раколовках, в которых используется приманка (Smietana, Krzywosz, 2006). Теоретическая же максимальная длина будет и должна определяться особенностями роста особей в конкретных популяциях. Однако каких-либо закономерностей в изменении максимальных теоретических размеров у длиннопалого рака не найдено.

Размерная структура популяций длиннопалого рака определяется не только скоростью роста особей, но и интенсивностью вылова раков. В интенсивно эксплуатируемых популяциях средние размеры особей будут снижаться. За исключением данных по европейской части Турции (Deval et al., 2002), где отмечается отсутствие лова раков, в других местах обитания раков ловят, и оценить интенсивность промысла не представляется возможным.

Взаимосвязь между параметрами уравнений Берталанфи k и L_{∞} показана на рис. 5.9.

Уравнение зависимости L_{∞} от k имеет вид:

$$L_{\infty} = 21,65 - 13,69 k \quad (r = -0,47, p = 0,09). \quad (5.12)$$

Уровень значимости $p = 0,1$ (10%) в современной статистике считается не приемлемым для достоверных суждений, поскольку в своих выводах о взаимосвязи L_{∞} и k мы можем ошибиться не менее 1 раза из 10 случаев. Отсутствие статистически значимой связи между параметрами роста Берталанфи указывает на высокую вариабельность параметров, разнонаправленное влияние на них факторов среды и, как следствие, независимой изменчивости L_{∞} и k . Для активно эксплуатируемых популяций первостепенное значение будут иметь факторы, связанные с интенсивностью и объемами промысла.

Объективно существующая зависимость L_{∞} и k , которая доказана для многих видов (Мина, Клевезаль, 1976), у длиннопалого рака модифицируется многими факторами окружающей среды, в результате чего зависимость может не проявляться. Константа роста k как вторая переменная сравниваемых параметров у пойкилотермных животных определяется температурой, но, кроме этого, на скорость роста оказывают влияние частота линек и прирост за линьку,

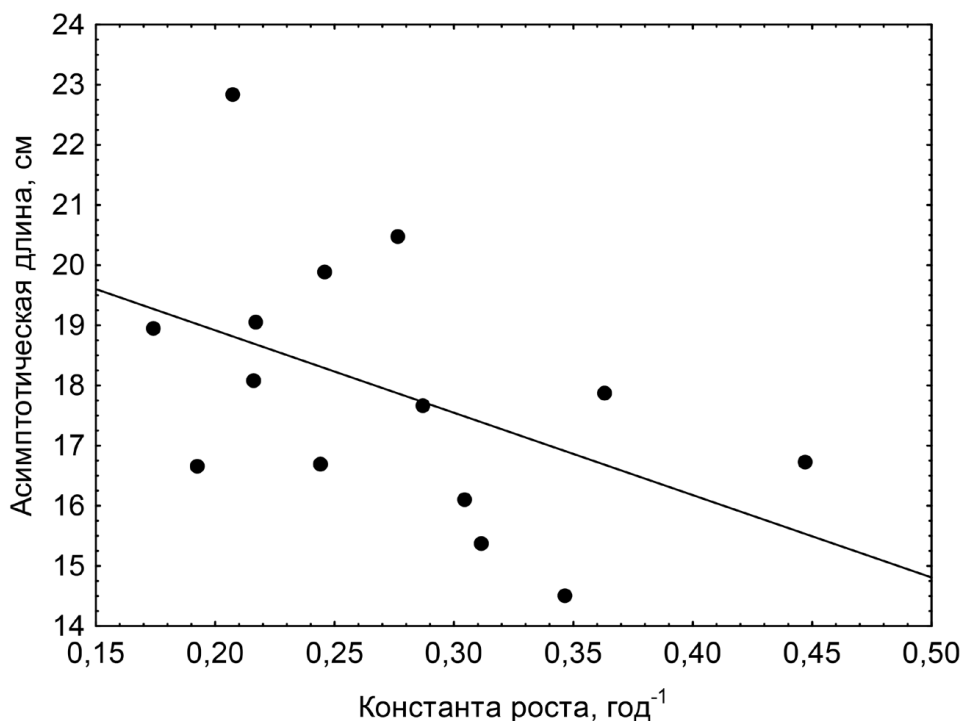


Рис. 5.9. Связь константы роста с асимптотической длиной особей длиннопалого рака в уравнениях Бераланфи

внутри- и межвидовая конкуренция, а также промысловая нагрузка на популяцию. В совокупности разнонаправленность влияния факторов среды обитания приводит к тому, что взаимосвязь L_{∞} и k имеет низкую достоверность.

Вместе с тем $p = 0,1$ – это также уровень значимости, который можно учитывать и, используя обобщенную зависимость демографических характеристик с параметрами роста, находить значения естественной смертности, средней продолжительности жизни, индекса роста, как это представлено в работах (Berber et al., 2012; Deval et al., 2007; Scalici, Ballucio, Gibertini, 2008). В цитируемых работах расчеты естественной смертности проводились на основе общего уравнения связи M с L_{∞} и k (Pauly, 1980, цит. по: Deval et al., 2007):

$$\ln M = -0,0066 - 0,279 \ln L_{\infty} + 0,6543 \ln k + 0,463 \ln T, \quad (5.13)$$

где M – естественная смертность, T – средняя годовая температура.

Естественная смертность связана с общей смертностью зависимостью:

$$Z = M + F,$$

где Z , M и F – общая, естественная и промысловая смертность соответственно.

Для популяции длиннопалого рака оз. Соминское (Алехнович, 2012) были определены значения общей мгновенной смертности Z особей начиная с возраста 3 и более лет, которые колебались в пределах $0,631-0,672$ год⁻¹, что соответствует примерно 50% смертности особей каждого возрастного класса в течение года. Значения естественной смертности облавливаемой части популяции

не оценивались. Определим естественную смертность длиннопалого рака оз. Соминское по уравнению (5.13), приняв среднюю температуру в озере близкой к 10 °С и взяв L_{∞} и k из табл. 5.12.

Расчеты показывают, что для популяции оз. Соминское естественная смертность оказывается равной 0,6285, что соответствует выживаемости $l = e^{-M}$, или 53,3%.

Таким образом, естественная смертность, оцененная по уравнению (5.13), сопоставима с общей смертностью, которая была определена путем анализа динамики численности отдельных возрастных классов в последовательном ряду лет (Алехнович, 2012). Популяция длиннопалого рака оз. Соминское достаточно интенсивно эксплуатируется, поэтому промысловую смертность нельзя приравнять к нулю, следовательно, естественная смертность должна быть гораздо меньше общей. Определив ее по уравнению (5.13), мы получаем примерное равенство Z и M , что и доказывает непригодность уравнения (5.13) для оценки естественной смертности длиннопалого рака.

В озерах Турции популяции длиннопалого рака характеризуются средними значениями k от 0,45 до 0,58 год⁻¹. Наименьшим это значение было 0,41 для самок оз. Изник, наибольшим – 0,68 для самцов этого же озера (Berber et al., 2012). Это максимальные значения константы роста для длиннопалого рака. Для других видов семейства Astacidae константа роста изменялась от 0,23 у *A. astacus* до 0,47 у *Pacifastacus leniusculus* (Scalici et al., 2012).

В данной работе групповой рост популяций длиннопалого рака сравнивается в местообитаниях от 41 до 54° северной широты. На рис. 5.10 показана

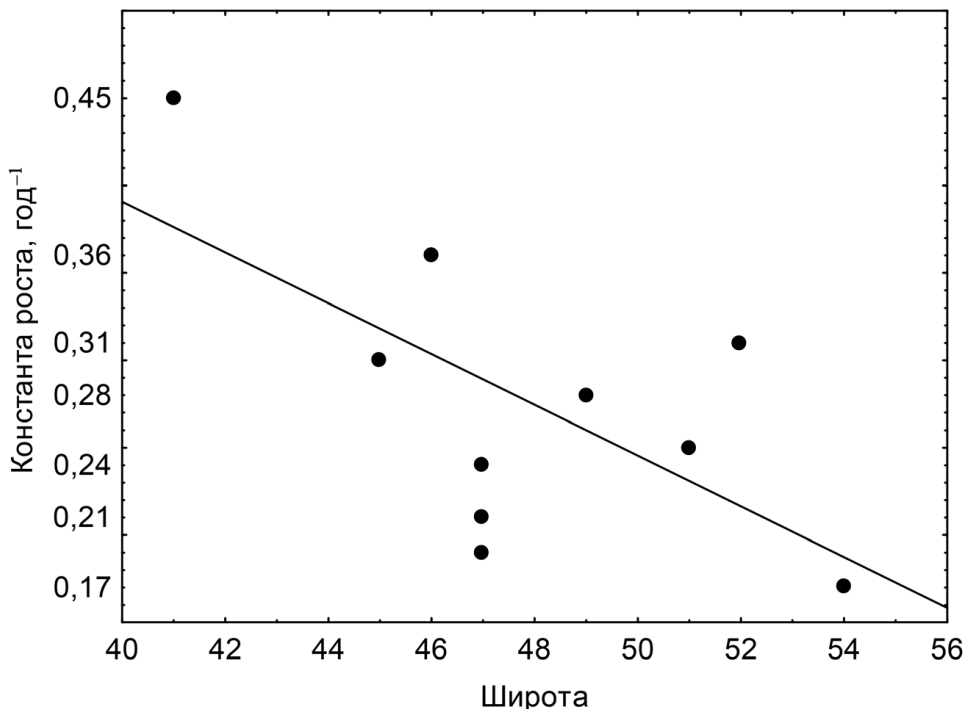


Рис. 5.10. Зависимость константы роста от широты мест обитания популяций длиннопалого рака

зависимость константы роста от широты мест обитания популяций длиннопалого рака.

Константа роста (k) длиннопалого рака находится в статистически достоверной связи с широтой мест обитания (L) и описывается уравнением:

$$k = 0,9720 - 0,0145L, \quad r = -0,647, \quad p = 0,043. \quad (5.14)$$

Среднее значение k увеличивается с уменьшением широты. В работе (Scalici et al., 2012) данная зависимость показана для *Austropotamobius pallipes*. Очевидно, с уменьшением широты повышается температура мест обитания раков и увеличивается скорость роста. Константа роста указывает на скорость, с которой кривая линейного роста достигает асимптоты, т. е. верхнего предела. Для южных популяций среднее значение k выше по сравнению с данным показателем для северных популяций (см. табл. 5.11; 5.12), что является отражением в первую очередь температурных условий обитания популяций длиннопалого рака.

Следует отметить, что не все данные по росту особей длиннопалого рака удовлетворительно описывались уравнением роста Берталанфи. Из анализа были исключены данные по размерно-возрастной структуре популяций Днепро-Бугского лимана (Бродский, 1981), Азово-Черноморского бассейна (Будников, Третьяков, 1952), притоков Средней Волги (Егерева, Изосимов, 1933), водохранилища Светлогорское Белорусского Полесья (Алехнович, Кулеш, 2005), водоемов Белорусского Поозерья (Бонадысенко, 1973; Штейнфельд, 1957). Некоторые значения L_{∞} и k , рассчитанные по этим данным, были лишены биологического смысла. Исключенные из анализа данные приведены в табл. 5.13.

Таблица 5.13. Средняя длина тела и возраст длиннопалого рака из мест обитания, исключенных из общего анализа роста, см

Район исследований	Возраст, лет							Источник
	1	2	3	4	5	6	7	
Днепро-Бугский лиман	6,25	8,75	10,75	12,75	14,75	–	–	Бродский, 1981
Азово-Черноморский бассейн	7,5	9,0	11,0	13,0	14,50	–	–	Будников, Третьяков, 1952
Малые реки Средней Волги	4,21	6,48	8,25	10,17	11,93	–	–	Егерева, Изосимов, 1933
Поозерье, Северная Беларусь	4,0	6,70	9,0	10,0	10,5	11,0	–	Штейнфельд, 1957
Поозерье, Северная Беларусь	4,55	6,70	8,75	9,80	10,35	10,90	–	Бонадысенко, 1973
Водохранилище Светлогорское, Беларусь	–	–	8,25	9,65	11,85	13,25	–	Алехнович, Кулеш, 2005

Значения констант роста и асимптотической длины особей длиннопалого рака в уравнениях Берталанфи, рассчитанные по данным табл. 5.13, приведены в табл. 5.14.

Как видим, значения L_{∞} оказываются либо неправдоподобно большими, либо малыми, что не согласуется с реальной размерной структурой популяций.

Раки размножаются один раз в году, благодаря чему размерная структура популяции представлена рядом относительно дискретных размерных классов,

Таблица 5.14. Параметры уравнений группового линейного роста и максимальная длина пойманных особей длиннопалого рака в местообитаниях, исключенных из общего анализа роста

Местообитание	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	Максимальная длина пойманных особей, см
Днепро-Бугский лиман	38,81	-0,0756	19,4
Азово-Черноморский бассейн	249,81	-0,0073	–
Малые реки Средней Волги	33,64	-0,0760	–
Поозерье, Северная Беларусь	11,78	-0,4684	17,3
Поозерье, Северная Беларусь	12,07	-0,3775	17,3
Водохранилище Светлогорское, Полесье	61,35	-0,0329	17,8

что позволяет использовать вероятностно-статистические методы анализа и выделять возрастные классы. Но в то же время раки характеризуются чрезвычайно высокой разнокачественностью роста. Длина быстрорастущих особей предыдущего возрастного класса может соответствовать размерам раков следующего возрастного класса (см. рис. 5.8), тем самым возможны несоответствия размеров и выделенных на этой основе возрастов. Разнокачественность роста особей чрезвычайно усложняет определение возраста. Субъективизм и ошибки в определении возраста возможны и имеют место, поэтому и были добавлены данные, которые не учитывались при оценке общих закономерностей роста (табл. 5.13 и 5.14). Полученные на основании этих данных значения L_{∞} и k существенно отклоняются от биологически допустимых значений. В первую очередь ошибочное определение возраста на начальных и конечных этапах оттогенеза будет сказываться на значениях параметров роста Бергаланфи. Малый числовой ряд и небольшое количество анализируемых возрастных классов также может быть причиной возможных несоответствий параметров роста. Данные, приведенные в табл. 5.13 и 5.14, не включены в общий анализ группового роста длиннопалого рака. В нашей работе представлены данные по возрастной структуре популяций длиннопалого рака, имеющиеся к настоящему времени, и в будущем последуют уточнения. Но полагаем, что эти сведения будут неплохой подсказкой для исследователей, занимающихся расшифровкой размерно-возрастной структуры популяций длиннопалого рака. Длиннопалый рак – ценный промысловый вид, и знать возрастную структуру необходимо прежде всего для организации неистощимого рационального промысла.

Таким образом, у длиннопалого рака значения параметров роста Бергаланфи L_{∞} и k не являются видоспецифичными, даже в одном районе в относительно близких условиях обитания они могут варьироваться в широких пределах. Между L_{∞} и k отмечается чрезвычайно слабая обратная зависимость ($p = 0,1$), что делает расчеты демографических характеристик на основе общих уравнений взаимосвязи популяционных параметров с ростовыми непродуктивными. Константа роста k оказывается более информативной, нежели дефинитивные размеры тела L_{∞} , поскольку последние определяются уже не только биологическими закономерностями растущего животного, но и антропогенными факторами.

5.3.4. Половое созревание и размножение

В водоемах Беларуси единичные половозрелые самки начинают встречаться при длине 80–84 мм. Как показывает проведенный эксперимент и данные табл. 5.3, наиболее быстрорастущие особи могут достичь этих размеров в возрасте 2+, но в течение нашего трехгодичного эксперимента половозрелых самок мы не зафиксировали. Таким образом, если самки в возрасте 2+ и созревают, то это происходит очень редко, подавляющее большинство самок еще не достигает половой зрелости. Полученные результаты подтверждают сделанный ранее вывод, что самки длиннопалого рака начинают созревать в возрасте 2+ и более 3 лет, т. е. в конце четвертого вегетационного периода роста они все становятся половозрелыми (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004). По сравнению с Турцией в условиях Беларуси раки растут гораздо медленнее и достигают половой зрелости на год позже.

Следует отметить, что самки длиннопалого рака достигают половозрелости при близких значениях длины тела. В Беларуси минимальная длина яйценосной самки составила 80 мм, в Карелии – 69 (Александров, 1968), в Каспийском море – 75 (Черкашина, 1970), на Средней Волге и в бассейне Черного моря – 74 (Егерева, Изосимов, 1933) и в бассейне Дона – 70 мм (Шполянская, 1975). Созревание самок длиннопалого рака в водоемах Волго-Ахтубинской поймы происходит на третьем году при достижении ими длины 81–90 мм. Обычно среди впервые созревающей размерной группы самок доля половозрелых особей не превышает 18–20%, а при длине 10,0–10,5 см 97,7% самок несут яйца на плеоподах (Нефедов, 1974; Нефедов, 1989).

В наиболее продуктивном озере Турции Иджирдир минимальные размеры половозрелых самок 71 мм. 50%-ная половая зрелость у самок достигалась при длине 97,9 мм (Balik et al., 2005). По другим данным (Berber, Mazlum, 2009), для ряда озер Турции минимальный размер репродуктивных самок составляет 82 мм. В Швейцарии минимальные размеры яйценосных самок – 68 мм (Stucki, 1999).

Таким образом, размер и масса самки являются определяющими факторами достижения половой зрелости, в то время как возраст не играет существенной роли. Так, в Болгарии при выращивании длиннопалого рака в прудах самки могут достигать половой зрелости в возрасте 6–7 месяцев при минимальной общей длине 70 мм и массе 9,5 г. Уже в ноябре-декабре у сеголетков отмечается спаривание и откладка яиц. В этом возрасте длина тела самок колебалась от 70 до 89 мм и масса от 9,47 до 19,44 г (Hubenova et al., 2009).

Для сравнительной оценки размеров полового созревания и ее динамики в зависимости от длины особей, а также для оценки плодовитости были взяты популяции длиннопалого рака озер Гиньково и Соминское Беларуси и оз. Севан Армении.

Оз. Гиньково находится на севере страны в Поозерье, оз. Соминское – на юге в Полесской низменности. В Армении анализировалась популяция оз. Севан, расположенного в северо-восточной части страны (табл. 5.15).

Таблица 5.15. Морфометрические характеристики озер

Озеро	Площадь, км ²	Площадь мелководий, км ²	Прозрачность, м	pH	Общая минерализация, г/м ³	Содержание кальция, г/м ³	Максимальная глубина, м	Средняя глубина, м
Гиньково	0,51	0,06	4,6	7,6	179,9	27,1	43,3	15,4
Соминское	0,41	0,09	3,9	7,7	201,5	42,0	33,5	6,4
Севан	1275,50	30,0*	10,0	8,7	432,5	27,7	98,7	50,9

* Площадь мелководий до 2 м.

Оз. Гиньково расположено в вытянутой узкой котловине. Характеризуется резким спадом глубин и имеет узкое мелководье. Из-за крутого уклона дна высшая надводная и подводная растительность узкой лентой (3–10 м, местами и больше) тянется вдоль береговой линии. Дно песчаное, на глубине больше 10 м – илистое. Озеро сигово-снетковое, мезотрофное, слабопроточное.

Краткая характеристика оз. Соминское дана в подразделе 5.3.1.

Оз. Севан является одним из крупнейших высокогорных пресноводных водоемов мира. Бассейн озера представляет собой огромную тектоническую впадину, замкнутую со всех сторон горами. Озеро состоит из двух частей – Малого и Большого Севана. Дно озера на глубинах 2–4 м в основном представлено песками, которые на больших глубинах (4–10 м) переходят в илисто-песчаные грунты. На глубинах более 15 м донные осадки представлены черными и бурыми илами. Харовые водоросли, служащие субстратом и кормом для очень многих видов зообентосных животных, встречаются на глубинах 4–7 м. Озеро мезотрофное. Ихтиофауна представлена лососевыми и карповыми рыбами.

Для описания увеличения доли яйценосных самок (%) в зависимости от длины особей использовали линейную регрессию. В этих целях вся выборка самок разбивалась на классы с размерным шагом 1 мм. Количество самок, относящихся к определенному классу, бралось за 100%, и оценивалась доля яйценосных самок среди них. Динамику половой зрелости определяли по нарастанию доли яйценосных самок с увеличением размеров особей.

Самки с яйцами на плеоподах начинают встречаться в оз. Гиньково начиная с длины 84 мм, в оз. Соминское – с длины 80, оз. Севан – 90 мм. Доля яйценосных самок с увеличением размеров быстро нарастает, и начиная с 111 мм для оз. Гиньково, 114 мм для оз. Соминское все самки несут яйца на плеоподах. Для оз. Севан 100% самок с яйцами на плеоподах регистрируются с длины 120 мм, но затем до размеров 125 мм отмечаются колебания в проценте яйценосных самок, и начиная с длины 125 мм все самки несут яйца на плеоподах (рис. 5.11).

Диапазон изменчивости рассматриваемого показателя очень широк и перекрывается у самок близких размеров, что указывает на отсутствие статистических различий, т. е. динамика полового созревания протекает схожим образом во всех озерах. Но полное созревание самок оз. Севан отмечается при большей на 1–2 см длине по сравнению с данным показателем у белорусских популяций.

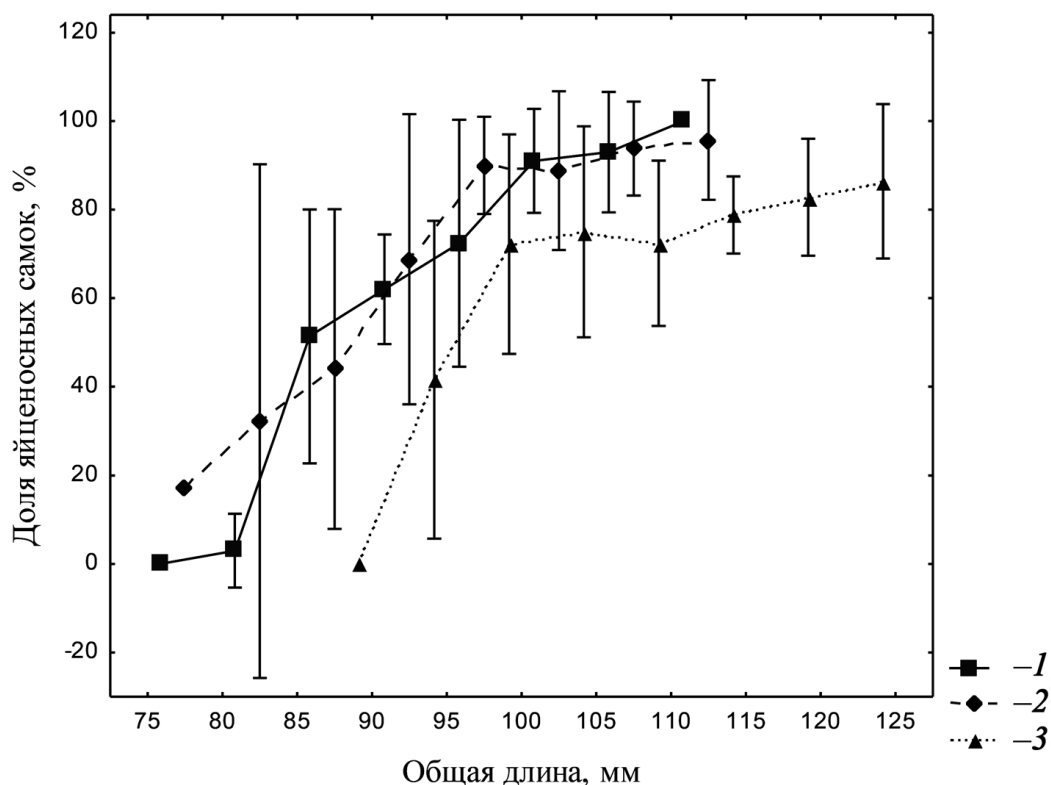


Рис. 5.11. Динамика доли яйценосных самок в весенних сборах популяций длиннопалого рака с 95%-ной доверительной вероятностью: 1 – оз. Гиньково, 2 – оз. Соминское, 3 – оз. Севан

В диапазоне размеров полового созревания увеличение доли яйценосных самок (M , %) в зависимости от их длины описывается линейными уравнениями. Для исследуемых озер уравнения имеют вид:

в оз. Гиньково:

$$M = 3,26TL - 249,88, \quad (5.15)$$

$$85 \leq TL \leq 111 \text{ мм}, \quad r = 0,87, \quad p = 0,0000;$$

в оз. Соминское:

$$M = 2,37 TL - 158,08, \quad (5.16)$$

$$80 \leq TL \leq 114 \text{ мм}, \quad r = 0,76, \quad p = 0,0000;$$

в оз. Севан:

$$M = 1,42 TL - 81,52, \quad (5.17)$$

$$92 \leq TL \leq 125 \text{ мм}, \quad r = 0,62, \quad p = 0,0001.$$

Еще раз отметим, что уравнения получены не для всего диапазона длины яйценосных самок, а только для размеров самок от начала до 100%-ного полового созревания. О начале созревания судили по появлению яйценосных самок. Полным созреванием считалось тогда, когда все самки рассматриваемой длины несли яйца на плеоподах. Размеры самок (TL), которые использовались для оценки параметров соответствующих уравнений, приводятся после каждого из них.

Из уравнений (5.15–5.17) легко определить длину особей, при которой 50% самок становятся половозрелыми. Для озер Гиньково, Соминское и Севан это будет соответственно 92, 88 и 93 мм. Как видим, наблюдается практически полное совпадение длины самок в популяциях, при которой отмечается 50%-ное половое созревание.

Для раков оз. Севан в последние годы характерно увеличение минимальных размеров половозрелых особей. Так, в 1996 г. минимальные размеры половозрелых самок составляли 68–71 мм. В период 2004–2009 гг. этот показатель возрос до 87–95 мм, минимальный размер яйценосных самок составлял 90 мм (Гукасян и др., 2010). Таким образом, можно отметить некоторое увеличение размеров впервые созревающих самок в оз. Севан по сравнению с такими в других местах обитания длиннопалого рака.

Длиннопалый рак, как и другие виды раков Европы, является видом холодных вод, и репродуктивный цикл варьируется в соответствии с климатическими особенностями мест обитания, где они живут (Koksal, 1988). В Беларуси размножение начинается в конце октября – начале ноября, когда температура воды снижается до 10 °С и ниже. В это время самки в большом количестве встречаются с прикрепленными сперматофорами. Оплодотворение и откладка яиц на плеоподы осуществляется в ноябре. На юге Беларуси пик размножения сдвигается по времени примерно на полмесяца. В целом же спаривание и откладка яиц в водоемах Беларуси протекает достаточно дружно и не растягивается во времени на несколько месяцев (Alekhnovich, Kulesh, Ablov, 1999; Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004). В оз. Севан самки с прикрепленными сперматофорами встречаются с середины февраля. Оплодотворение и откладка яиц на плеоподы осуществляется в начале апреля, когда температура воды повышается до 3–6 °С.

В Беларуси вынашивание яиц на плеоподах самки длится в течение 7–8 месяцев. Выклев личинок – конец мая на юге и начало июня на севере Беларуси. Примерно в те же сроки отмечается выклев личинок и в Ростовской обл. России: в зависимости от года и температуры воды, которая должна быть 20–22 °С, это происходит начиная с третьей недели мая по середину июня (Tcherkashina, 1977). При таких же значениях температуры воды отмечается выклев личинок и в популяциях раков белорусских озер (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004). В оз. Севан выклев личинок происходит в начале июля. По сравнению с белорусскими популяциями появление личинок запаздывает примерно на месяц. В оз. Севан в конце весны – начале лета температура воды еще очень низкая, и, возможно, этим и объясняется задержка в выклеве личинок до июля.

Но главное, принципиальное, отличие севанской популяции от практически всех остальных в том, что размножение сдвигается на февраль, а откладка яиц – на начало апреля. Нами найдена только одна работа (Бродский, 1981, с. 66–67), где отмечается смещение периода размножения и откладки яиц с осенне-зимних месяцев на весенние. Автор отмечает, что в Каховском водохранилище

на р. Днепр с ростом численности раков в заливах водохранилища до 1,0–3,2 экз./м² одновременно происходили изменения в сроках размножения и откладке яиц. Период размножения вместо октября-ноября, что обычно отмечается для р. Днепр, сдвинулся на март и даже апрель, откладка яиц на плеоподы самки – на апрель (Бродский, 1981, с. 66–67).

В озерах Турции спаривание отмечается со снижением температуры до 7–8 °С, а откладка яиц – со снижением температуры воды до 4–6 °С. Этот процесс протекает в начале декабря (Koksal, 1988). По другим данным, спаривание начинается в декабре, откладка яиц – в середине января при температуре 4–5 °С (Balik et al., 2005). Длительность развития яиц 4–5 месяцев. Выклев личинок – начало июня. В водоемах Ирана размножение начинается со снижением температуры воды до 12 °С, и через 2–4 недели и температуре 6–11 °С происходит откладка яиц на плеоподы. Личинки у самок, вынашивающих яйца, появляются при температуре 18 °С, а при температуре 20–21 °С отродившаяся молодежь покидает самку (Karimpour, Harlioğlu, Aksu, 2011).

В Швейцарии у длиннопалого рака спаривание наблюдается во второй половине декабря при температуре 3,5–6,0 °С. Самки откладывают яйца в конце декабря и носят их до конца мая в пруду и даже до середины июня в озере. Средний инкубационный период яиц составляет 151 день для пруда и 172 дня для озера (Stucki, 1999). Исследования болгарских ученых (Vasileva, Zaikov, Hubenova, 2006) показывают, что спаривание у длиннопалого рака начинается при снижении температуры до 8–12 °С.

В целом процесс размножения начинается в осенние месяцы. Температура воды при этом колеблется в пределах 10 °С. Но такую температуру нельзя считать определяющим фактором, включающим процессы размножения, поскольку спаривание может отмечаться и при несколько меньшей (Koksal, 1988; Balik et al., 2005) и большей температурах (Aydin, Dilek, 2004). В обобщающей сводке по росту и размножению раков (Reynolds, 2002) также подчеркивается, что температуру как фактор, индуцирующий процессы размножения, следует рассматривать в связи с параллельным сокращением длительности светового дня. В то же время в работе (Harlioğlu, Duran, 2009) отмечается, что фотопериод не влияет на начало спаривания и откладку яиц.

В осенние месяцы в период спаривания активность самцов многократно возрастает, и в уловах раколовок на одну самку может приходиться несколько десятков самцов. В частности, 30 октября 2010 г. на оз. Соминское в уловах соотношение самцов и самок было соответственно 47:1.

Откладка яиц на плеоподы у большинства популяций происходит достаточно быстро после размножения. Но у севанской популяции между размножением, т. е. появлением самок со сперматофорами у основания ходильных ног, и откладкой яиц на плеоподы временной интервал составляет 2,0–2,5 месяца.

Выход личинок у длиннопалого рака происходит в мае-июне, температура воды в это время порядка 20 °С и выше. Но у севанской популяции выход личинок задерживается на месяц и происходит в июле. Яйценосные самки этой

популяции, перевезенные в Беларусь в мае и помещенные в бассейны в условия с естественным терморежимом, приступили к выклеву личинок в первых числах июля. При этом выклев личинок у яйценосных самок соминской популяции произошел в первых числах июня (Алехнович, Углянец, 2012).

О половой зрелости самок мы судили по наличию у них яиц на плеоподах. Следует отметить, что после достижения размеров 111 мм для самок оз. Гиньково, 114 мм для самок оз. Соминское и 125 мм для самок оз. Севан все самки в соответствующих популяциях несли яйца на плеоподах. Следовательно, после достижения указанных размеров все самки в исследуемых популяциях достигают половой зрелости. То обстоятельство, что все самки после достижения указанных размеров несут яйца на плеоподах, а в популяции нами не регистрируются самки больших размеров без яиц на плеоподах, указывает на ежегодное участие в размножении самок старших возрастных групп. Ни в одной из рассматриваемых популяций половозрелые самки не пропускают период размножения и ежегодно участвуют в нем. А это, в свою очередь, дает основание утверждать, что условия обитания раков (прежде всего обеспеченность пищей) в анализируемых нами трех модельных озерах достаточно благоприятные.

Данных по динамике полового созревания у длиннопалого рака немного. Известно (Balik et al., 2005), что в турецком озере Иджирдир 50%-ная половая зрелость самок достигается при длине 97,9 мм. В исследуемых нами озерах эти параметры несколько ниже, но следует отметить, что турецкие авторы использовали для описания динамики половой зрелости нелинейное уравнение и рассматривали всех самок в популяции. У нас параметры уравнений связи полового созревания с размерами самок ограничены, с одной стороны, началом встречаемости яйценосных самок и, с другой, – достижением 100%-ной яйценоскости самок. Такой подход был возможен благодаря тому, что после достижения определенных размеров все самки в популяции несли яйца на плеоподах. Если же после достижения полной половой зрелости в популяции будут встречаться самки, которые пропускают по тем или иным причинам очередной период размножения, то это обстоятельство будет увеличивать средние размеры 50%-ного полового созревания, или, точнее, 50%-ной доли яйценосных самок.

Процесс полового созревания в рассматриваемых нами озерах, несмотря на их значительную географическую удаленность, протекает схожим образом.

5.3.5. Длительность развития яиц

В работе (Aydin, Dilek, 2004) приводятся данные по длительности эмбрионального развития яиц длиннопалого рака. Яйценосных самок после 7 недель пребывания в бетонных садках при температуре 10 ± 2 °С пересаживали в инкубационные бассейны с температурой 11,8, 16,0 и 20,0 °С. Период эмбрионального развития яиц в экспериментальных температурных условиях составил

120 ± 4, 92 ± 4 и 71 ± 2 дня соответственно. Учтем, что до эксперимента яйца длиннопалого рака набрали по 490 градусо-дней эмбрионального развития. В таком случае средняя температура всего эмбрионального развития яиц будет 11,3, 13,9 и 15,9 °С, а продолжительность – 169, 141 и 120 дней.

В белорусском озере Соминское яйценосные самки начинают встречаться с конца октября – начала ноября, выход личинок происходит в конце мая – начале июня. Длительность вынашивания яиц самками составила 220 дней. Среднемесячные показатели температуры воды для периода ноябрь–май были приняты следующие: 6, 4, 2, 2, 5, 12, 17 °С. Средняя температура составила 7,6 °С.

В работе (Коса, Yingin, 2013) приводится описание стадий эмбрионального развития яиц длиннопалого рака. Средняя температура эмбрионального развития, по сведениям авторов, составила 12 °С, длительность – 134 дня.

По этим данным определена скорость развития яиц, которая сопоставлена со средними значениями температуры во время эмбриогенеза (рис. 5.12).

Зависимость скорости развития от температуры передается уравнением:

$$1/D = 0,0014 + 0,0005t; \quad r = 0,72, \quad p = 0,04. \quad (5.18)$$

Коэффициент линейной регрессии (b) скорости развития по температуре статистически значим. Используя уравнения (1.11), (1.12) (см. гл. 1) и коэффициенты уравнения (5.18), определим значения пороговой температуры и суммы градусо-дней: $t_0 = 2,8$ °С, $S = 2000$ градусо-дней. Температурный порог развития яиц оказывается равным $-2,8$ °С. Это необычное обстоятельство, хотя такая

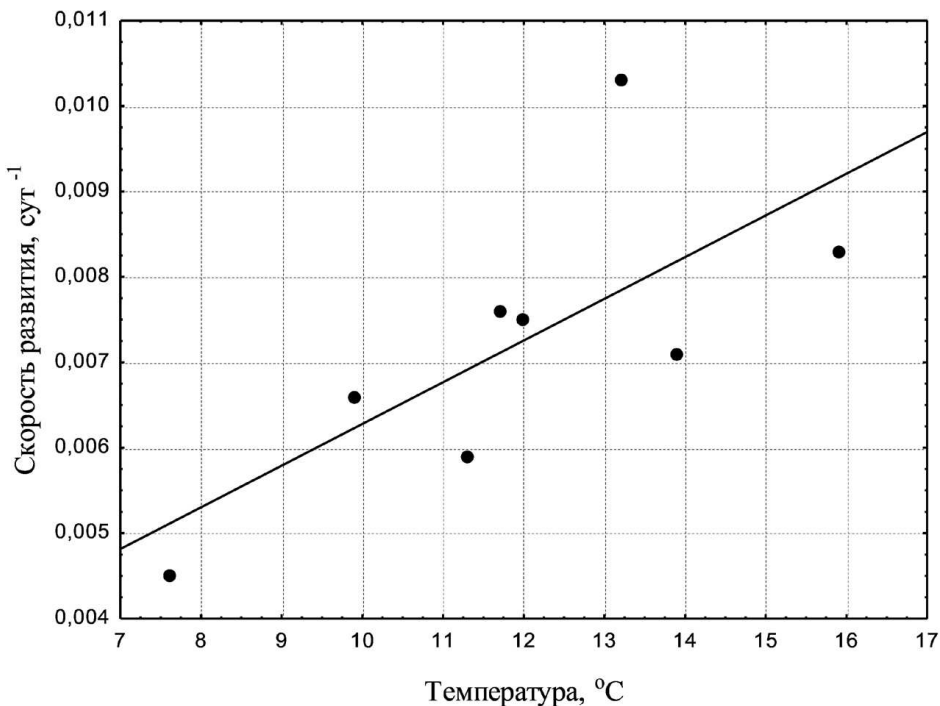


Рис. 5.12. Зависимость скорости развития яиц длиннопалого рака от температуры (Aydin, Dilek, 2004; Коса, Yingin, 2013; Köksal, 1988; разработка автора)

пороговая температура допускается. Активность ферментов в клетке может сохраняться и при -3°C .

Пороговая температура эмбрионального развития длиннопалого рака составила $-2,8^{\circ}\text{C}$, широкопалого $+1,75^{\circ}\text{C}$ (см. подраздел 5.2.3). В определении пороговых температур возможны некоторые неточности, но не вызывает сомнения, что температурный порог развития яиц у длиннопалого рака ниже по сравнению с данным показателем у широкопалого.

Считается (Кипятков, Лопатина, 2010), что температурный порог развития яиц тесно связан с величиной реального физиологического порога. Очевидно, что если у длиннопалого рака определяемое по уравнению регрессии значение t_0 на несколько градусов ниже, чем у широкопалого, то и реальные физиологические пороги у этих видов различаются примерно так же. Следовательно, длиннопалый рак в состоянии существовать в более широком температурном диапазоне.

Второй, относительно постоянной, величиной, характеризующей эмбриональное развитие яиц рассматриваемых видов, является сумма градусо-дней. Этот параметр у длиннопалого рака в 1,6 раза больше, чем у широкопалого, т. е. необходимая доза тепла для развития яиц у длиннопалого рака в 1,6 раза большая.

Как видим, при понижении температурного порога развития сумма градусо-дней увеличивается. Такая зависимость отмечена у насекомых и объясняется тем, что видам, обитающим в более высоких широтах, выгодно обладать более низкими температурными порогами развития яиц, что делает их развитие возможным при более низких температурах, но одновременно приводит к увеличению суммы градусо-дней, необходимых для эмбриогенеза (Trudgill, Perry, 1994; Trudgill, 1995, цит. по: Кипятков, Лопатина, 2010). Если применить этот вывод для рассматриваемых видов раков, следует признать, что длиннопалый рак лучше адаптирован к существованию в более низких температурных условиях и должен распространяться на север дальше, чем широкопалый.

Таким образом, температурный порог развития яиц у длиннопалого рака равен $-2,8^{\circ}\text{C}$, необходимая сумма градусо-дней – 2000. Температурный порог развития яиц у широкопалого рака равен $+1,75^{\circ}\text{C}$, необходимая сумма градусо-дней – 1250. Полученные значения требуют уточнений, но вывод о более низком температурном пороге развития яиц у длиннопалого рака по сравнению с таковым у широкопалого представляется установленным. Для описания зависимости длительности развития яиц у длиннопалого и широкопалого раков нет необходимости допускать наличие диапаузы.

5.3.6. Плодовитость

Плодовитость раков можно оценивать по количеству яиц в яичниках самки непосредственно перед откладкой или сразу же после откладки их на плеоподы. Этот репродуктивный параметр позволяет прежде всего оценить траты энергии на размножение. Плодовитость, оцениваемая по количеству яиц

на плеоподах самки, в весенний период перед выходом личинок из яиц дает нам представление о величинах пополнения популяции. Этот параметр более вариабелен и в целом ниже, чем количество яиц в яичниках, поскольку в период вынашивания часть их по многочисленным причинам теряется.

Плодовитость относится к основным репродуктивным показателям, по которым судят о воспроизводительной способности популяций. Количество яиц растет с увеличением размеров и массы самки. Эту зависимость обычно описывают линейными уравнениями. Максимальная плодовитость может составлять 1600 яиц, иногда отмечается снижение плодовитости у особей с максимальными размерами тела, т. е. у дефинитивных особей. В целом плодовитость самок на юге ареала выше по сравнению с данным показателем у северных популяций (Alekhnovich, Kulesh, 1997).

В процессе вынашивания часть яиц по тем или иным причинам теряется, и количество яиц на плеоподах самки всегда ниже овариальной. Для популяций длиннопалого рака в восточной части ареала эти потери в зависимости от мест обитания могут колебаться от 21 до 71% (Alekhnovich, Kulesh, 1997).

Тщательная оценка репродуктивных параметров была выполнена для популяции длиннопалого рака оз. Соминское. Подсчет яиц был проведен в два этапа – осенью сразу же после откладки яиц на плеоподы и весной перед выходом личинок из яиц.

Плодовитость самок в оз. Соминское показана на рис. 5.13.

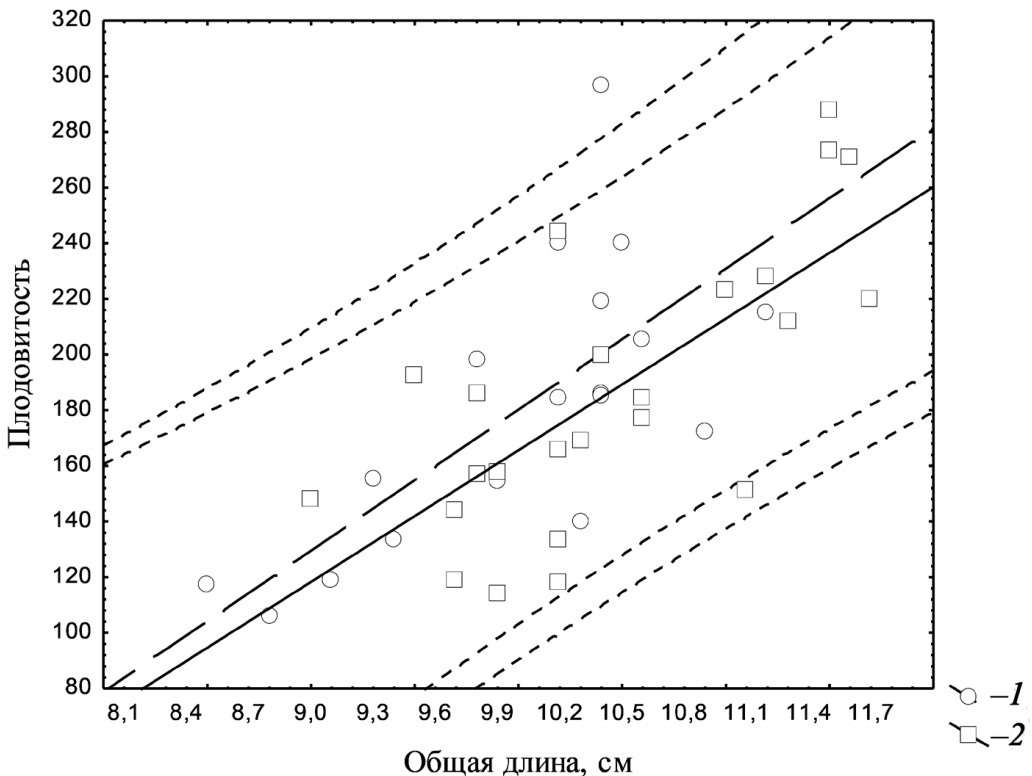


Рис. 5.13. Плодовитость самок в оз. Соминское: 1 – количество яиц сразу же после откладки яиц на плеоподы; 2 – количество яиц перед выходом личинок

Зависимость плодовитости на начальных этапах эмбрионального развития (E_{ov}) от общей длины самок (TL) описывается линейным уравнением:

$$E_{ov} = 50,69TL - 326,69, \quad r = 0,76; \quad p = 0,0001. \quad (5.19)$$

Суммарная сырая масса яиц одной кладки изменялась от 1,74 до 4,00 г и в среднем составила $2,67 \pm 0,77$ г, сухая – от 0,52 до 1,10 г и в среднем была $0,79 \pm 0,21$ г. Средний диаметр яиц равен $2,96 \pm 0,16$ мм. Средняя сухая масса недавно отложенного одного яйца была $4,54 \pm 0,62$ мг, она составляла $29,7 \pm 3,7\%$ от сырой. Между массой одного яйца и массой самки не было статистически значимой зависимости.

Сырая масса одной самки изменялась от 16,1 до 31,4 г, в среднем составила $24,65 \pm 4,62$ г; сухая масса – от 3,86 до 7,32 г и в среднем – $5,61 \pm 1,04$ г. Сухая масса самки составляла 22,8% от сырой.

За время вынашивания часть яиц теряется, что происходит в результате межвидовой и внутривидовой конкуренции, хищничества, которые приводят к прямым или опосредованным потерям яиц через механический отрыв.

Зависимость плодовитости перед выклевом личинок (E_{pl}) от общей длины самок (TL) описывается линейным уравнением:

$$E_{pl} = 47,50TL - 309,31; \quad r = 0,71; \quad p = 0,0001. \quad (5.20)$$

Как видим из рис. 5.13, плодовитость в период откладки яиц и плодовитость перед выклевом личинок статистически не отличаются, поскольку 95%-ные доверительные интервалы рассеяния точек перекрываются. Прямая, описывающая зависимость количества яиц от длины самки в конце эмбрионального периода, проходит несколько ниже прямой зависимости овариальной плодовитости, но различия незначительные. Например, самка общей длиной 10,5 см имеет $E_{ov} = 205$ яиц, $E_{pl} = 189$ яиц. Плодовитость в конце эмбрионального периода меньше количества яиц в начале их откладки, может изменяться от 7 до 10%. Потери яиц незначительно снижаются с увеличением размеров самок.

Отсутствие статистически значимых различий в плодовитости в период откладки яиц и плодовитости перед появлением личинок является скорее исключением, нежели правилом. Чаще всего потери яиц в зависимости от длительности их вынашивания у разных популяций длиннопалого рака могут составлять 21–71% (Alekhnovich, Kulesh, 1997). В частности, для относительно недалеко отстоящего оз. Олтуш из Полесского региона потери яиц определены в 20%. Для объяснения отличий отметим, что плодовитость самок в оз. Соминское оценивалась по количеству только что отложенных яиц на плеоподы самки. Но овариальную плодовитость можно определять и по количеству ооцитов в яичнике самки непосредственно перед их откладкой на плеоподы, очевидно, в этом случае овариальная плодовитость будет выше.

Я. М. Цукерзис (Цукерзис, 1989) описал процесс откладки яиц, который происходит в ночное время суток и продолжается 2–3 часа. Процесс сопряжен с оплодотворением и прикреплением яиц к плеоподам самки. В этот период

возможны потери яиц. Для длиннопалого рака Волго-Ахтубинской поймы они в среднем составили 23,0%, а к моменту выхода личинок потери яиц увеличились до 33,2% (Нефедов, 1974). По другим данным (Бродский, 1954), потери яиц в момент их откладки на плеоподы составляют 14,1%, общие же потери за период эмбрионального развития в среднем равны 35,3% (Бродский, 1981).

Отметим еще одну причину, в результате которой могут наблюдаться расхождения между количеством ооцитов в яичнике и на плеоподах. Подсчет ооцитов в яичниках самки может быть неточным, поскольку после откладки яиц в полости яичника самок остаются мелкие ооциты начальных стадий развития (Цукерзис, 1989), которые отчасти могли быть причислены к полноценным будущим яйцам во время подсчета ооцитов. В период вынашивания яиц их потери отмечаются также в результате хищничества со стороны рыб (Skurdal, Taugbøl, 2002), нарушений эмбрионального развития, обрастания яиц и гибели эмбрионов.

У *Austropotamobius pallipes* в Белом озере (Ирландия) различия в количестве ооцитов в яичниках и яиц на плеоподах самки составили 30%, но у самок в яичниках сразу же после откладки яиц на плеоподы оставалось не больше 2% яиц (Reynolds, 2002). Это обстоятельство позволяет утверждать, что основные потери яиц происходят во время их прикрепления к плеоподам самки. Такие факторы, как резорбция остатков яиц и процессы, связанные с оплодотворением, вносят небольшой процент в потери, а основной причиной, приводящей к большим потерям яиц, является процесс прикрепления последних к плеоподам самки для дальнейшего их вынашивания в течение длительного периода (Reynolds, 2002). В целом же доля вылупившихся ювенильных особей от количества яиц на плеоподах самки у речных раков колеблется в широких пределах и в среднем составляет 50% (Reynolds, 2002).

Согласно полученным данным (рис. 5.13), в оз. Соминское вынашивание яиц самками протекает в благоприятных условиях и не сопряжено со значительными потерями яиц.

По данным иранских исследователей (Mirheydari et al., 2013), потери яиц у длиннопалого рака за время эмбрионального развития в разных водоемах могут составлять 19–37% и даже для одного водоема в разные годы колебаться от 21 до 37%.

Для отдельных популяций возможно как снижение потерь яиц с увеличением размеров самок, так и рост потерь (Alekhnovich, Kulesh, 1997).

Низкие потери яиц в период эмбриогенеза в популяции оз. Соминское дают основание утверждать, что в озере благоприятные условия для вынашивания яиц самками: наличие в достаточном количестве укрытий, низкая численность потенциальных хищников, хорошее качество воды. Как следствие, популяция раков характеризуется высоким ежегодным пополнением.

Плодовитость перед выклевом личинок. Для промысловых популяций особенно важно определить ежегодное пополнение по количеству яиц на плеоподах

самки в весенний период, близкий ко времени выклева личинок. Нами проведена такая оценка для ряда озер Беларуси.

Плодовитость длиннопалого рака исследовали в период 14 мая – 3 июня (выклев личинок у длиннопалого рака происходит в зависимости от температуры мест обитания с конца мая до середины июня) путем прямого подсчета количества эмбрионов на плеоподах самки. Самок измеряли от острия рострума до конца тельсона.

Плодовитость перед выклевом личинок (E_{pl}) рассчитывали в зависимости от длины самки (TL , см) при помощи уравнений линейной регрессии типа:

$$E_{pl} = aTL - b, \quad (5.21)$$

где a и b – коэффициенты линейной регрессии.

Значения плодовитости длиннопалого рака из различных местообитаний в соответствии с уравнением (5.21) приведены в табл. 5.16 (Алехнович, Кулеш, 2004).

На рис. 5.14 представлена плодовитость самок длиннопалого рака длиной 10 см, рассчитанная по уравнениям, приведенным в табл. 5.16. Как видно из рисунка, наименьшей плодовитостью характеризуется популяция оз. Олтуш. Для самок из этого водоема размером 10 см рабочая плодовитость составила всего 91 эмбрион. Максимальная плодовитость отмечена у самок из Светлогорского водохранилища – 196 эмбрионов.

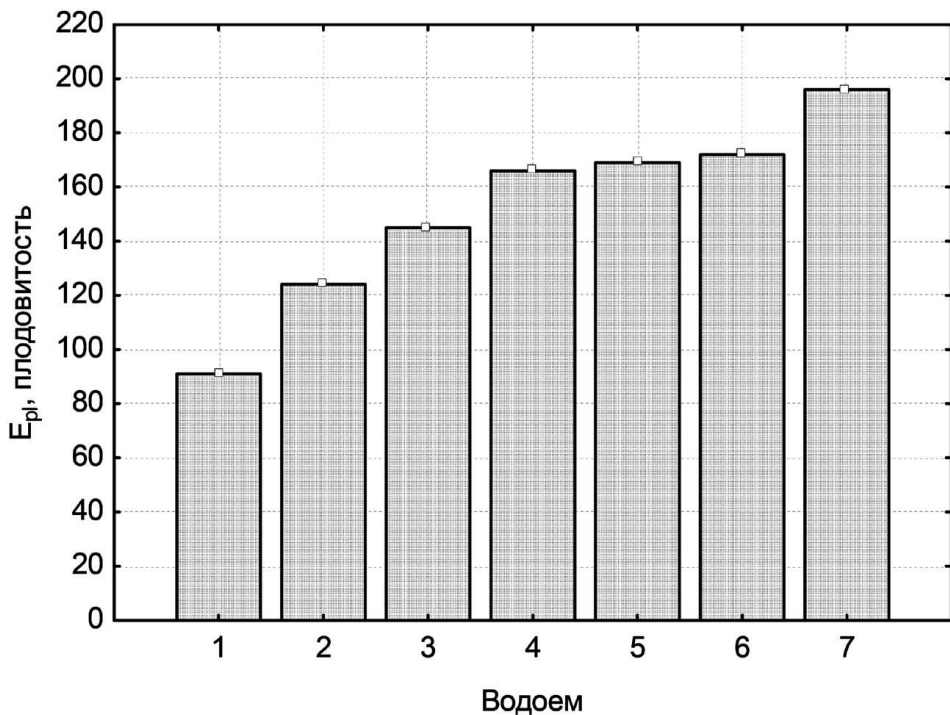


Рис. 5.14. Плодовитость одноразмерных самок длиннопалого рака ($TL = 10$ см) из различных местообитаний: 1 – оз. Олтуш, 2 – оз. Плисса, 3 – оз. Гиньково, 4 – оз. Соминское, 5 – оз. Бобровицкое, 6 – оз. Волчин, 7 – водохранилище Светлогорское

Таблица 5.16. Плодовитость перед выклевом личинок и параметры уравнений связи длины тела самок длиннопалого рака (TL) с плодовитостью (E_{pl})

Водоем	TL , см	E_{pl} , число яиц	a	b	R^2	n	№ уравнения	Год
Оз. Олтуш	9,9–12,9	40–200	27,862	187,61	0,400	24	(5.22)	2000
Оз. Плисса	9,9–12,5	56–233	52,488	401,41	0,852	8	(5.23)	1995
Оз. Гиньково	8,5–11,7	71–227	26,279	117,63	0,399	26	(5.24)	1995
Оз. Соминское	9,0–11,7	114–288	44,495	279,25	0,458	24	(5.25)	1999, 2004
Оз. Бобровицкое	8,4–12,5	70–300	47,882	310,33	0,789	12	(5.26)	1999
Оз. Волчин	7,9–12,3	64–290	38,346	211,16	0,726	16	(5.27)	1997
Водохранилище Светлогорское	9,2–13,6	98–504	68,680	491,21	0,612	17	(5.28)	2004

Каких-либо закономерностей в характере изменения плодовитости раков из разных водоемов нами не обнаружено. Озера Бобровицкое, Соминское и Олтуш находятся в Брестской обл., причем оз. Олтуш на самом юго-западе страны, оз. Волчин – в центральной части в Национальном парке «Нарочанский», озера Гиньково и Плисса – на юге Витебской обл., Светлогорское водохранилище – в Гомельской обл. Оз. Соминское мезотрофное, бессточное, глубина 33,0 м, площадь 41 га, плотвично-окуневое. Оз. Олтуш эвтрофное, мелкое, проточное, глубина 3,1 м, площадь 220 га, карасево-линеевое. Оз. Бобровицкое эвтрофное, проточное, глубина 8,0 м, площадь 947 га, карасево-линеевое. Оз. Гиньково мезотрофное, слабопроточное, глубина 43,3 м, площадь 51 га, сигово-снетковое. Оз. Плисса мезотрофное, проточное, глубина 15,0 м, площадь 424 га, окунево-плотвичное. Оз. Волчин мезотрофное, сточное, глубина 32,9 м, площадь 50 га, сигово-снетковое. Светлогорское водохранилище эвтрофное, проточное, глубина 13,0 м, площадь 500 га. Рассматриваемые водоемы имеют различную среднюю и максимальную глубину, площадь, географическое положение, но мы не смогли выделить ведущие факторы, позволяющие однозначно объяснить изменчивость плодовитости длиннопалого рака из анализируемых мест обитания. Популяция раков оз. Олтуш по сравнению с другими имеет одну особенность, которая не повторяется для других водоемов: раки этого водоема в течение более 20 лет находились под значительным прессом промыслового изъятия. Промышленный лов раков осуществляется и в Светлогорском водохранилище, но история промысла насчитывает не более 5 лет. Если исключить данные по плодовитости раков оз. Олтуш как имеющих минимальные значения и данные по оз. Плисса как характеризующиеся небольшой выборкой, для других мест обитания есть все основания предполагать отсутствие достоверных различий в рабочей плодовитости – для них средняя рабочая плодовитость составляет 170 ± 18 эмбрионов. Общее уравнение зависимости рабочей плодовитости от длины самок будет иметь вид:

$$E_{pl} = 49,69TL - 327,51, R^2 = 0,53. \quad (5.29)$$

Рассчитанная по этой формуле плодовитость может рассматриваться как средняя для водоемов Беларуси. Там, где ведется промысловый лов раков,

определение средних значений ежегодного пополнения можно проводить с использованием зависимости (5.29).

Сравнительная оценка плодовитости самок длиннопалого рака перед выклевом личинок в белорусских озерах и оз. Севан. Плодовитость определяли путем прямого подсчета количества яиц на плеоподах самок для белорусских озер Гиньково и Соминское в конце мая, для оз. Севан – в конце мая – начале июня, т. е. в период, когда яйца находятся на последних стадиях эмбрионального развития.

Количество яиц на плеоподах самки в весенний период трех рассматриваемых популяций раков показано на рис. 5.15.

Как видим, при уровне значимости 0,05 изменчивость плодовитости популяций длиннопалого рака оз. Гиньково и оз. Соминское полностью перекрывается, и можно считать, что плодовитость статистически не различается у самок этих озер. Высокая вариабельность плодовитости самок с общей длиной до 100 мм приводит к тому, что перекрывается диапазон изменчивости всех трех рассматриваемых популяций.

Самки, средняя длина которых соответствует достижению 50%-ной половой зрелости в популяции, характеризуются следующей плодовитостью: для оз. Гиньково – 119, оз. Соминское – 109, оз. Севан – 211 яиц. Таким образом, средняя плодовитость самок оз. Севан при этих размерах самок практически в 2 раза выше.

Сравнение наших и литературных данных приведено в табл. 5.17.

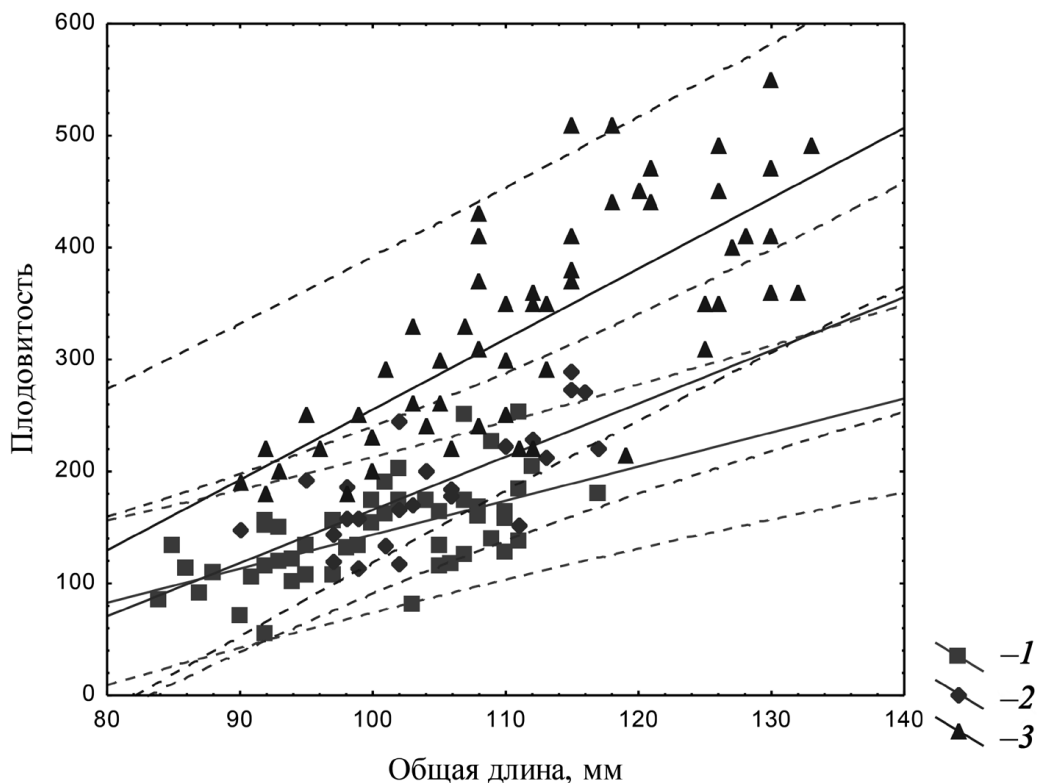


Рис. 5.15. Зависимость количества яиц перед выклевом личинок от длины самок популяций длиннопалого рака: 1 – оз. Гиньково, 2 – оз. Соминское, 3 – оз. Севан

Таблица 5.17. Количество яиц на плеоподах самок длиннопалого рака разных мест обитания

Место обитания	Длина, мм			Источник
	100	110	120	
Волго-Ахтубинская пойма	244	278	313	Нефедов, 1974
Веселовское водохранилище	293	376	459	Шполянская, 1980
Р. Дон	252	307	361	Черкашина, 2002, с. 80
Р. Днестр	206	260	314	Бродский, 1981, с. 27
Оз. Кебан	251	302	358	Harlioğlu et al., 2004*
Оз. Билица	207	244	280	Schulz, Smietana, 2001
Оз. Севан	255	318	381	Алехнович, Гукасян, 2013
Оз. Гиньково	143	174	204	Алехнович, Гукасян, 2013
Оз. Соминское	165	213	261	Алехнович, Гукасян, 2013

*Авторы приводят степенное уравнение зависимости плодовитости от длины карапакса. Для определения общей длины длину карапакса умножили на 2.

Плодовитость самок популяции оз. Севан сопоставима с таковой раков из южных регионов России и турецкого озера Кебан. Отметим, что в оз. Кебан популяция длиннопалого рака характеризуется наибольшей плодовитостью по сравнению с данным показателем других популяций Турции (Harlioğlu et al., 2004). Средняя плодовитость самок длиннопалого рака озер Беларуси оказывается примерно в 1,5 раза ниже плодовитости самок из водоемов на юге России и Турции. В то же время плодовитость самок белорусского озера Соминское общей длиной 120 мм и более сопоставима с таковой самок польского оз. Билица. Однако следует подчеркнуть высокую изменчивость плодовитости раков, определяемую как количество яиц на плеоподах самки в весенние месяцы.

Таким образом, как у широкопалого, так и у длиннопалого раков размножение и откладка яиц на плеоподы самок в белорусских популяциях происходит в конце октября – начале ноября. Выход личинок несколько раньше отмечается у длиннопалого рака.

A. astacus характеризуется небольшой рабочей плодовитостью (примерно 100 яиц на самку), заботой о потомстве, поздней половой зрелостью (не менее 3 лет) и продолжительностью жизни 6–8 лет. По параметрам роста Берталандфи теоретически рассчитанная максимальная продолжительность жизни широкопалого рака составила 9,2 года. Популяции широкопалого рака водоемов Беларуси по своим структурно-функциональным характеристикам близки к популяциям этого вида водоемов Прибалтики и Скандинавии. Пороговая температура и сумма градусо-дней, необходимых для развития яиц у широкопалого рака, – +1,75 °С и 1250 градусо-дней соответственно.

Продолжительность жизни особей длиннопалого рака составляет 6–7 лет. Теоретически максимальная продолжительность жизни раков близка к 9 годам.

Наибольшее количество линек (7–9) отмечается у молоди длиннопалого рака на первом году жизни. В последующие годы количество линек постепенно снижается и в возрасте 6 лет равно 2 у самцов и 1 у самок.

Прирост за линьку, выраженный в процентах к длине до линьки, снижается с возрастом раков. Для особей одного возраста в течение вегетационного

периода этот показатель предлагается оценивать по средней величине, которая может характеризоваться высокой дисперсией. Такой подход позволяет описать линейный рост длиннопалого рака на первом году жизни геометрической прогрессией с показателем прогрессии, равным 1,11. Для половозрелых особей линейные размеры увеличиваются за линьку в среднем в 1,08 раза.

Плодовитость самок изменяется от 100 до 260 яиц. Средний диаметр свежееотложенного яйца равен $2,96 \pm 0,16$ мм, сухая масса – $4,54 \pm 0,62$ мг. Сухая масса яиц составила $29,7 \pm 3,7\%$ от сырой. Между массой одного яйца и массой самки нет статистически значимой зависимости. Пороговая температура и сумма градусо-дней, необходимых для развития яиц у длиннопалого рака, – $-2,8$ °С и 2000 градусо-дней соответственно.

Все самки длиннопалого рака в условиях Беларуси становятся половозрелыми в возрасте 3 лет.

5.4. Продолжительность жизни, рост и размножение полосатого рака

Жизненный цикл инвазивного чужеродного вида – полосатого рака несколько отличается от такового аборигенных видов. У полосатого рака короче продолжительность жизни, достаточно быстрое созревание, размножение возможно либо осенью, либо ранней весной. Особенности жизненного цикла полосатого рака будут рассмотрены ниже.

5.4.1. Возраст и рост

Полосатый рак может нести рачью чуму и передавать ее аборигенным видам (Vogt, 1999), как в р. Псовка (Центральная Богемия, Чехия), где из трех видов раков – *A. leptodactylus*, *A. astacus* и *O. limosus* – после рачьей чумы остался только один вид *O. limosus* (Petrušek et al., 2006). Более того, аборигенные виды раков могут также замещаться инвазивными через прямую конкуренцию за ресурсы (Holdich, 1999). Исследованиями на северо-западе Польши в четырех озерах, где совместно обитают широкопалый и полосатый раки (Schulz et al., 2006), показано, что численность полосатого рака с момента его появления в озере (1–10 лет) постепенно увеличивается. Одновременно с этим процессом в популяциях широкопалого рака наблюдается увеличение частоты повреждений (потеря клешней). Поскольку в результате молекулярно-генетической диагностики рачья чума в популяции американского рака не обнаружена, авторы делают вывод, что постоянное увеличение доли *O. limosus* и доминирование американского рака после 10 лет совместного сосуществования указывает на то, что полосатый рак может вытеснять широкопалого в результате прямой конкуренции (Schulz et al., 2006).

Американские виды раков как инвазивные, чужеродные могут нести комплекс негативных эффектов не только по отношению к аборигенным видам, но и к водным экосистемам в целом (Lodge et al., 2000; Rodriguez et al., 2005; Gherardi, 2007).

Полосатый рак – эврибионтный вид, встречается практически повсеместно в Европе и в последние годы чрезвычайно быстро распространяется по речным системам западной части Беларуси.

Обычно у раков измеряют длину карапакса – от острия рострума по спинной стороне до края карапакса (CL) и/или общую длину – от острия рострума до конца тельсона (TL). По данным (Chiesa, Scalici, Gibertini, 2006), для водоемов Италии общая длина особи полосатого рака связана с длиной карапакса зависимостью:

$$TL = 2,02CL + 1,61, R^2 = 0,99 \text{ у самок,} \quad (5.30)$$

$$TL = 2,31CL + 11,12, R^2 = 0,99 \text{ у самцов.} \quad (5.31)$$

По сравнению с другими американскими видами раков *O. limosus* следует отнести к ракам мелких или средних размеров. Максимальные размеры особей – 50–64 мм длины карапакса (CL), что может соответствовать общей длине (TL) особей до 160 мм. Однако раки длиной больше 100 мм в популяциях практически не встречаются (Momot, 1988). В р. Шлямица максимальные размеры раков составили у самок 104 мм TL , у самцов – 95 мм TL , в р. Неман возле г. Мосты – у самок 101 мм TL , у самцов – 114 мм TL . В рачьих популяциях водоемов Польши наиболее массовыми были особи длиной 60–90 мм и массой 10–20 г. Максимальные размеры самцов – 103 мм и 40 г, самок – 122 мм и 59 г (Kossacowski, 1974). В водоемах Чехии наибольшая длина самцов 107 мм, самок – 116,5 мм. Максимальная масса самцов составила 39,6 г (при 106 мм TL) и 46 г (при 107 мм TL); самок – 49,2 г (при 116,5 мм TL) и 33 г (при 102,5 мм TL) (Duris et al., 2006).

В водоемах Северной Америки на основе анализа размерных структур популяций методом идентификации когорт утверждается, что полосатый рак может жить до 3 лет, но обычно продолжительность жизни составляет 2 года (Smith, 1981). В. Т. Момот (Momot, 1988) указывает продолжительность жизни 3 года.

Половозрелыми самки становятся в конце первого (0+) или в начале второго (1+) года жизни. В дальнейшем численность раков в возрасте 2+ очень резко снижается, и остается очень немного животных в возрасте больше 2+ (Smith, 1981). В водоемах Польши половозрелыми становятся особи в возрасте 1+ при длине тела 50–60 мм TL , общая продолжительность жизни 4+ года (Kossacowski, 1974). Но следует отметить, что раков в водохранилище Польши в возрасте 4+ очень и очень мало, т. е. доля раков этого возраста в популяции настолько незначительна, что ее можно не учитывать. В атласе раков Европы (Holdich et al., 2006) указывается, что продолжительность жизни полосатого рака составляет до 4 лет, и подчеркивается, что в Европе он может жить дольше, чем в Северной Америке.

5.4.2. Половое созревание и размножение

Половая зрелость наступает у самок при длине 20–25 мм CL . За первый вегетационный сезон раки обычно вырастают до 22 мм CL , за второй – до 45, за третий – до 55 мм CL (Holdich, Black, 2007).

Одна из причин успешного распространения раков по водоемам Европы – их быстрое воспроизводство. Спаривание отмечается осенью, зимой или даже весной при температуре воды не ниже 7 °С (Smith, 1981; Holdich et al., 2006). Так, Д. Г. Смит (Smith, 1981) подчеркивает отсутствие строгой приуроченности процесса спаривания к осенним месяцам – в Новой Англии (США) он наблюдал спаривание поздним летом (август), ранней весной (март) и поздней весной (май). В водоемах Квебека спаривание наблюдается в сентябре-октябре и снова отмечается в марте-апреле (Hamr, 2002). Хамр утверждает, что весеннее спаривание имеет место и в водоемах Европы, хотя другие авторы (Brink et al., 1988, цит. по: Kozak et al., 2007) в Европе отмечают только осеннее спаривание. Яйца вынашиваются с марта по май. Крупные самки начинают откладывать яйца на плеоподы раньше, нежели мелкие.

В Чехии появление личинок из яиц наблюдается в июне (Kozak et al., 2007). Личинки лецитотрофного типа на первой стадии развития неподвижны и остаются прикрепленными к плеподам самки. В Северной Америке личинки на первых стадиях роста и развития отмечаются в июне – начале июля (Smith, 1981). На третьей стадии развития личинка имеет морфологическое сходство с взрослой особью и начинает вести самостоятельный образ жизни.

5.5. Плодовитость

В водоемах Северной Америки яйца обычно вынашиваются на плеподах с марта по май. Плодовитость самок в зависимости от размеров меняется от 57 до 396 со средним значением 163 яйца. Средние размеры самок составили 29,8 мм *CL* и колебались от 20,4 до 45,5 мм (Smith, 1981). В статье этого автора приводится график и уравнение зависимости плодовитости от длины карапакса самок, однако параметры уравнения не соответствуют представленным на рисунке данным.

В реках Чехии яйценосные самки регистрируются в мае, июне. Продолжительность вынашивания яиц составляет порядка 46 дней (Kozak et al., 2006). Наименьшие размеры яйценосных самок – 46 мм *TL*, наибольшие – 97,5 мм *TL* (Duris et al., 2006). Максимальная плодовитость – 564 яйца у самки 91,5 мм *TL*. Зависимость плодовитости (*F*) от длины самок (*TL*) описывается уравнением (Duris et al., 2006)

$$F = 6,0144TL - 20,84, R^2 = 0,57. \quad (5.32)$$

По другим данным (Kozak et al., 2006), для р. Влтава (Чехия) количество яиц на плеподах в зависимости от длины самок описывается следующим уравнением:

$$F = 7,6626TL - 294,14; R^2 = 0,8836. \quad (5.33)$$

Незначительные различия в плодовитости самок, рассчитанные по уравнениям (5.32) и (5.33), наблюдаются только на краях размерного ряда яйценосных самок.

В водохранилище Польши потенциальная зависимость плодовитости полосатого рака от общей длины самок (TL , см) описывается формулой:

$$F = 4,68TL^2, \quad (5.34)$$

а зависимость плодовитости от массы самки (W , г) – следующим выражением:

$$F = 11,5185W + 163,799. \quad (5.35)$$

Средняя плодовитость самок составила 228 яиц, количество яиц у самок длиной 79–90 мм было 315–440 (Kossacowski, 1974).

Плодовитость одноразмерных самок *O. limosus* в реках Чехии оказывается несколько ниже (на 20–30 яиц) по сравнению с данным показателем у самок из водохранилища Польши. Плодовитость самок полосатого рака из водоемов Северной Америки находится где-то посередине по сравнению с таковой самок из Польши и Чехии.

В малых реках Беловежской пуши плодовитость самок полосатого рака длиной 6,6–7,0 см колебалась от 157 до 213 яиц (Baitchorov, Giginiak, 2009).

Средняя продолжительность вынашивания яиц от их откладки на плеоподы до выхода личинок составляет $647 \pm 39,9$ градусо-дней (Kozak et al., 2006). Эти же авторы отмечают, что количество яиц на плеоподах было на 10% ниже, чем в гонадах, но данные различия были статистически не достоверны. Наибольшие потери яиц возможны только в случае, если потревожить самок в момент откладки яиц на плеоподы.

5.6. Сравнение биологических параметров речных раков Беларуси

Речных раков можно объединить в две большие группы – быстрорастущие и короткоживущие (виды теплых вод) и медленно растущие и долгоживущие (виды холодных вод) (Momot, 1995). Аборигенные виды раков водоемов Беларуси – широкопалый и длиннопалый – относятся к видам холодных вод. В полном соответствии с этим наши раки достигают половой зрелости в возрасте 2+–4+ и характеризуются продолжительностью жизни 7–8 лет. Отметим, что численность особей в возрасте 7 лет у длиннопалого рака и 7–8 лет у широкопалого чрезвычайно низкая.

Полосатый рак относится к короткоживущим, быстросозревающим видам раков.

В табл. 5.18 собраны данные по основным биологическим характеристикам речных раков Беларуси.

Речные раки в процессе своей жизнедеятельности проявляют наибольшую активность в сумерки и в ночное время, а на день скрываются в различного рода убежищах. В районах обитания раки посещают во время кормежки (ночной) самые мелкие места, вплоть до уреза воды, редко спускаясь за пределы 5–7 м в озерах и больших реках. Активность во время светового дня примерно одинаковая у широкопалого и длиннопалого раков и примерно в 2 раза выше у полосатого рака (Lozan, 2000). Но Я. М. Цукерзис (Цукерзис, 1989, с. 100)

Таблица 5.18. Основные биологические характеристики речных раков Беларуси

Биологический параметр	Вид		
	<i>A. astacus</i>	<i>A. leptodactylus</i>	<i>O. limosus</i>
Средние размеры особей в популяциях речных раков, см	9,1±1,2	9,7±1,0	7,5±0,8
Плодовитость перед выходом личинок средней особи в популяции	98	154	241
Плодовитость перед выходом личинок самки размерами 10 см TL*	137	169	391
Возраст достижения половозрелости, лет	3+ – 4+	2+ – 3+	0+
Плотность, экз./м ²	0,01–5,00	0,01–5,00	0,10–5,00
Требования к чистоте воды	Очень высокие	Высокие	Низкие
Толерантная температура для роста и развития, °С	16–28	16–32	15–33
Сумма градусо-дней, необходимых для развития яиц	1250	2000	–
Температура нижнего термического порога в развитии яиц, °С	+1,75	–2,80	–
Ночная активность (в % к 12-часовой ночи)**	38	50	43
Дневная активность (в % к 12-часовому дню)**	7	7	12
Миграционная активность**	Низкая	Очень высокая	Высокая
O ₂ , оптимум для роста, мг/л	>5	>5	>4
Удельная скорость линейного роста, сут ^{-1***}	0,00127	0,00131	0,00191

*Самки полосатого рака такой длины в водоемах Беларуси не обнаружены.

**По (Lozan, 2000).

***Удельная скорость линейного роста определена как средняя для 6 лет жизни у аборигенных видов и для 3 лет у полосатого рака. Принято, что в году раки росли в течение 150 дней.

отмечает, что длиннопалый рак по сравнению с широкопалым активен не только ночью, но и днем.

Для всех трех видов раков температуру 20 °С следует считать близкой к оптимальной, поскольку при этой температуре отмечается максимальная активность, которая с повышением температуры до 25 °С снижается на 62% у *A. astacus*, на 50% у *O. limosus* и только на 26% у *A. leptodactylus* (Lozan, 2000). У широкопалого рака при температуре выше 24 °С отмечается резкое снижение потребления кислорода (Cukerzis, 1988), которое, впрочем, при дальнейшем повышении температуры нивелируется.

Широкопалый *A. astacus* и длиннопалый *A. leptodactylus* филогенетически очень близки, что предполагает высокую схожесть требований к факторам окружающей среды и, следовательно, острую межвидовую конкуренцию. В результате многочисленных исследований (Штейнфельд, 1957; Цукерзис, 1989, с. 95–105; Алехнович, Максименков, Молотков, 2011; 2013) отмечается вытеснение широкопалого рака длиннопалым. Так, А. Л. Штейнфельд (Штейнфельд, 1957) указывает, что из 44 ранее обследованных озер широкопалый рак обитал в 24, через несколько лет – только в 6. Быстрое замещение широкопалого рака длиннопалым отмечено нами для популяции оз. Каравайно (Алехнович и др., 2011). Количество особей длиннопалого рака в течение трех лет увеличилось от единичных экземпляров до 20% общего числа выловленных особей двух видов. Через 5 лет

после обнаружения длиннопалого рака в оз. Каравайно данный вид рака стал доминировать в озере. Такая высокая скорость увеличения численности длиннопалого рака в озере, где существует широкопалый, нами обнаружена впервые.

Успех в межвидовой конкуренции у раков, как и у других гидробионтов, может зависеть от эффективности использования ресурсов и местообитаний отдельными видами. В целом более сильный конкурент должен иметь более широкую нишу и быть более пластичным в меняющихся условиях среды обитания. Ширина ниши может зависеть от доступности пищи, ее обилия и разнообразия, от межвидовой конкуренции. Величины популяционной плотности, биомассы жертв и их разнообразия также определяют широту ниши. В целом ширина ниши зависит от абиотических и биотических факторов – плотности ресурсов и их разнообразия, использования местообитаний, наличия конкуренции и хищников. Рост конкуренции за ресурсы, что равнозначно увеличению популяционной плотности, может вести к увеличению разнообразия рациона и ширины ниши. Низкая плотность жертв снижает ширину ниши. Раки – всеядные животные и потребляют позвоночных, беспозвоночных, высшую водную растительность, водоросли и детрит, следовательно, имеют широкую нишу.

Считается (Skurdal, Taugbøl, 2002), что наиболее важными параметрами среды обитания для раков являются возможный риск быть съеденными, каннибализм, температура воды и межвидовая и внутривидовая конкуренция, а также чистая вода, свободная от инфекций.

Успех длиннопалого рака в межвидовой конкуренции с широкопалым обычно объясняется следующим рядом биологических преимуществ (Цукерзис, 1989, с. 100): длиннопалый рак более плодовит, быстрее растет, добывает себе пищу не только ночью, но и днем и тем самым лучше использует кормовую базу. *A. leptodactylus* менее требователен к характеру грунтов: встречается на многих типах донных субстратов – от твердых и каменистых до мягких и илистых, так как не роет нор, а использует естественные укрытия. Широкопалый рак обнаружен только на плотных грунтах, которые пригодны для строительства нор.

Широкопалый рак по сравнению с длиннопалым более требователен к содержанию кислорода в воде. Для широкопалого рака летальная концентрация кислорода составляет 3,2 мг/л, оптимальное содержание кислорода – больше 5 мг/л (Nyström, 2002). Высокая чувствительность широкопалого рака к содержанию кислорода может объяснить более частую встречаемость широкопалого рака в реках, чем в озерах.

Рост широкопалого рака наилучшим образом реализуется в температурном диапазоне 16–24 °С, но толерантная температура для этого вида – до 28 °С и даже выше (Zimmerman, 2012). Температура ниже 10–15 °С ингибирует рост и размножение. В ходе исследований скандинавских ученых (Aiken, Waddy, 1992, цит. по: Westman, Savolainen, 2001) показано, что для роста раков необходима температура выше 10 °С в течение 5 месяцев, а для размножения – выше 15 °С в течение 3 месяцев (Abrahamsson, 1971).

Естественная толерантная температура для *A. leptodactylus* составляет 4–32 °С (Koksal, 1988). Однако результаты работы (Hesni et al., 2008) показывают, что при 32 °С отмечается наибольшая скорость линьки, но растет и смертность раков этого вида. Для раков дельты Волги температурный диапазон еще шире: у молоди зона температурной толерантности – 10–34 °С. Отмечается, что у сеголетков длиннопалого рака температурная устойчивость зависит от размеров особей. Крупная молодь более устойчива к термальному воздействию – среднелетальная температура 39,1 °С, в то время как для мелкой – 38,4 °С (Колмыков, 2001).

Температурные границы роста у длиннопалого рака шире, чем у широкопалого. Наибольшие различия отмечаются по температурному порогу развития яиц и необходимой для их развития сумме грудусо-дней. Температурный порог развития тесно связан с величиной реального физиологического порога. Очевидно, что если у длиннопалого рака t_0 на несколько градусов ниже, чем у широкопалого, то и реальные физиологические пороги у этих видов различаются примерно так же. Следовательно, длиннопалый рак в состоянии существовать в более широком температурном диапазоне. Возможно, поэтому интродукция широкопалого рака в водоемы Сибири потерпела неудачу, в то время как длиннопалый рак успешно натурализовался.

Общие экологические характеристики длиннопалого рака выше, чем широкопалого, но следует обратить внимание еще на одну особенность. Вероятно, причина быстрого замещения (ко всем прочим преимуществам) в межвидовой гибридизации. Я. М. Цукерзис (Цукерзис, 1964) проводил опыты по межвидовой гибридизации и установил, что самец длиннопалого рака чаще оплодотворяют самок широкопалого, последние откладывают яйца на плеоподы, из которых выходят нежизнеспособные личинки. Самки длиннопалого рака примерно в 2,5 раза реже оплодотворяются самцами широкопалого рака. Опыты проводились в аквариумах, где находились по одному самцу и одной самке разных видов. Поскольку сроки размножения у двух видов сопоставимы, возможно, при совместном обитании двух видов в естественных условиях самцы длиннопалого рака активно оплодотворяют самок широкопалого рака, тем самым снижая их пополнение, и в конечном итоге это может явиться основной причиной быстрого вытеснения широкопалого рака.

Подобное явление отмечено для широкопалого рака, который встречался совместно с сигнальным. Широкопалый рак замещался сигнальным через репродуктивное взаимодействие и доминирование (Westman et al., 2002). Доминантные самцы сигнального рака оплодотворяли самок широкопалого, в результате чего самки широкопалого рака продуцировали только стерильные яйца.

В табл. 5.19 приведены данные о размерно-возрастной структуре популяций длиннопалого и широкопалого раков из северных мест обитания (Прибалтика, Германия, Польша, Беларусь).

Как видим, инвазивный вид – полосатый рак характеризуется наибольшей скоростью роста, наши аборигенные виды вполне сопоставимы по этому показателю (см. удельную скорость роста в табл. 5.18).

Таблица 5.19. Размерно-возрастные параметры речных раков средних широт (TL, см)

Вид	Возраст, лет							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A. leptodactylus</i>	4,02±0,50	7,00±0,71	8,85±0,59	10,53±0,09	12,03±0,51	13,09±0,67	14,28±1,05	–
<i>A. astacus</i>	3,84±0,18	6,10±0,16	8,04±0,34	9,66±0,27	10,97±0,25	12,08±0,21	13,5	14,3
<i>O. limosus</i>	5,25	10,28	12,38	–	–	–	–	–

Данные табл. 5.18 дают основание сделать вывод, что при длительном совместном существовании популяций возможно постепенное замещение широкопалого рака длиннопалым и обоих видов – полосатым раком. Полосатый рак в силу быстрого роста (Buric, Kozak, Vich, 2008) и того, что может являться переносчиком рачье́й чумы, при долговременном сравнении всегда окажется доминирующим видом среди раков.

Таким образом, как у широкопалого, так и у длиннопалого раков размножение и откладка яиц на плеоподы самок в белорусских популяциях происходит в конце октября – начале ноября. Выход личинок несколько раньше отмечается у длиннопалого рака.

A. astacus характеризуется небольшой плодовитостью (перед выклевом личинок – примерно 100 яиц на самку), проявлением заботы о потомстве, поздней половой зрелостью (не менее 3 лет) и продолжительностью жизни 6–8 лет. Теоретически рассчитанная максимальная продолжительность жизни широкопалого рака составила 9,2 года. Популяции широкопалого рака водоемов Беларуси по своим структурно-функциональным характеристикам близки к популяциям этого вида водоемов Прибалтики и Скандинавии. Пороговая температура и сумма градусо-дней, необходимых для развития яиц у широкопалого рака, – +1,75 °С и 1250 градусо-дней соответственно.

У *A. leptodactylus* количество яиц перед выходом личинок составляет порядка 150. Половая зрелость наступает в возрасте 2–3 лет. Продолжительность жизни 6–7 лет. Теоретически рассчитанная максимальная продолжительность жизни длиннопалого рака близка к 9 годам. Температурный порог развития яиц у длиннопалого равен –2,8 °С, необходимая сумма градусо-дней – 2000.

В наших водоемах полосатый рак имеет наибольшую скорость роста и развития, далее идет длиннопалый и минимальная скорость роста среди этих видов у широкопалого рака. При длительном совместном существовании популяций возможно постепенное замещение широкопалого рака длиннопалым и обоих видов – полосатым раком.

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ, ЗНАЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ И ЖИВОТНОЙ ПИЩИ В РАЦИОНЕ РЕЧНЫХ РАКОВ, ПРЕДЕЛЬНАЯ ПЛОТНОСТЬ

В наших водах речные раки зачастую имеют высокую биомассу (благодаря большим размерам особей и высокой плотности), длительную продолжительность жизни и в целом характеризуются как всеядные животные. Имея некоторые различия в трофическом статусе, раки показывают высокую трофическую приспособляемость путем смены рациона и/или местообитаний, что существенно сказывается на всем бентосном сообществе. Перечисленные выше особенности дают основание отнести раков к ключевым видам водных экосистем (Nyström, 2005; Nyström et al., 1996). Раки эффективно снижают численность и продукцию макрофитов, и не только путем их непосредственного потребления, а в большей степени через их подрезание во время пастбищного типа питания. Широкопалые раки в эксперименте часть хары не потребляли, а перетирали до мелкодисперсной массы. Эта часть составила в июне $45,9 \pm 6,0\%$ от непотребленной массы хары (Холодкевич и др., 2005). Раки через селективное хищничество также эффективно контролируют численность многих бентосных групп животных. Выделяя продукты метаболизма в водную среду, раки, в свою очередь, поставляют туда продукты минерального питания (в первую очередь различные формы фосфора и азота), необходимые для фитопланктона и макрофитов.

В прудовых экспериментах показана сильная зависимость обилия водорослей от плотности раков – нитчатые зеленые водоросли быстро исчезли, а сине-зеленые как менее предпочитаемый объект пищи начали доминировать в прудах с раком. Хара и погруженные высшие водные растения составляли 34% покрытия в контрольных прудах, но не были обнаружены в прудах с раком. Два важных потребителя перифитона – головастики и гастроподы отсутствовали или имели очень низкую численность, но перифитон характеризовался высокой временной вариабельностью и нелегко объяснялся каскадным эффектом (т. е. взаимодействием раки – моллюски и головастики – перифитон) (Dorn, Wojdak, 2004). Авторы отмечают, что раки значительно снижали численность яиц и мальков рыб, что увеличивало количество зоопланктона в прудах. Исследования показывают очень сильное влияние раков (прямое и опосредованное) на водные сообщества через пищевые цепи различных трофических уровней (рыб, беспозвоночных, растений). Схожие результаты получены и в других экспериментальных работах (Nyström et al., 1996) – в прудах с раками становятся более редкими по численности и видовому составу макрофиты,

снижается биомасса бентоса, происходят изменения в сообществе беспозвоночных, уменьшается содержание органики в детрите. Раки как хищники высшего трофического уровня через каскад трофического взаимодействия оказывают мощное влияние на соотношение биомасс более низких трофических уровней. Всеядные раки, потребляя жертв разных трофических уровней, в состоянии изменять структуру сообществ.

Раки, в свою очередь, являются жертвами двух основных групп хищников – рыб и наземных хищников, включая болотных птиц и млекопитающих (Алехнович, Кулеш, Сидорович, 1995; Цукерзис, 1989, с. 117). Отметим, что на мелководьях раки редко становились жертвами рыб по сравнению с большими глубинами, но птицы и млекопитающие эффективно потребляли раков на мелководьях (Englund, Krupa, 2000). В ответ на действия хищников раки меняют свое поведение: крупные раки смещаются на большие глубины, а мелкие – на мелководья.

Приведем пример высокой значимости раков в бентосных сообществах. На северо-востоке Германии в мезотрофном стратифицированном озере площадью 12,1 га изучалась популяция полосатого рака *O. limosus*. В литоральной зоне плотность раков размерами > 6 см *TL* составила 0,22 экз./м², биомасса – 3,22 г/м². Биомасса раков была равна 49% общей биомассы макробеспозвоночных озера, или 35% биомассы мирных рыб, или 81% хищных рыб. Раки обеспечивают 15% годового потребления щуки и 48% – окуня (Haertel-Borer et al., 2005). В водоемах Польши биомасса этого вида колеблется в большинстве случаев в пределах 2,9–5,8 г/м² (Chybowski, 2007).

Нами проведена сравнительная оценка биомассы раков и всего оставшегося макробентоса в озерах НП «Нарочанский» Кузьмичи и Волчино (Алехнович, Кулеш, 2008). В период массовой численности раков в озерах биомасса составляла порядка 8 г/м². В то же время биомасса всего бентоса (без учета раков) в этих озерах характеризуется величинами 1,15–1,43 г/м² (Власов и др., 2004). Таким образом, в данных водоемах пищевые потребности раков не могут быть удовлетворены за счет бентосных беспозвоночных животных. Значительно сокращая численность беспозвоночных, раки вынуждены потреблять водоросли, погруженные высшие водные растения, детрит. Даже с учетом недостаточной точности полученных величин следует признать огромную роль раков в бентосных экосистемах и их эффективное воздействие на численность и продукцию бентосных беспозвоночных животных, водорослей, высших водных растений. В местах с высокой плотностью раки становятся основными конкурентами рыб за беспозвоночных как пищу. То обстоятельство, что биомасса раков сопоставима или даже превышает биомассу всего макрозообентоса, дает все основания отнести их к ключевым видам бентосных сообществ.

В пресноводных экосистемах контроль структуры сообществ наряду с раками часто осуществляют и рыбы. Межвидовая конкуренция между раками и рыбами проходит по следующим направлениям (Reynolds, 2011): раки – потребители

яиц рыб и молоди, конкуренция за пищу и убежища, изменения местообитаний (экосистемная инженерия), влияние на ресурсы экосистем и биологическое разнообразие; рыбы – потребители раков, конкуренция за пищу и убежища, снижение активности раков в присутствии рыб, влияние на ресурсы экосистем и биологическое разнообразие. Взаимодействие между рыбами и раками может быть прямым – хищничество или конкуренция и непрямым – через изменение мест обитания, взаимодействие и преобразование экосистем, пищевых сетей и литоральных экосистем. Межвидовая конкуренция между раками и рыбой в основном фокусируется на главных факторах – пища и убежища (Reynolds, 2011).

Раки играют центральную роль в водных пищевых сетях, поскольку составляют значительный компонент продукции бентосных беспозвоночных и обеспечивают прямую связь от первичной продукции и детритной пищевой базы к рыбам (Momot, 1995; McCarty et al., 2006). В результате исследований (Rabeni, Gossett, McClendon, 1995) показано, что в реках Озаркского края (США) продукция раков оказалась равной всей остальной продукции бентосных беспозвоночных. В кратковременных экспериментальных работах доказано влияние раков на моллюсков, но получены противоречивые данные по другим беспозвоночным. Влияние же на экосистемы в целом оказывается настолько сложным и противоречивым, что в настоящее время нет надежного метода предсказания влияния раков как потребителей на функции экосистем и роли в этом процессе факторов окружающей среды (Lundlam, Magoulick, 2010; McCarthy et al., 2006). Основополагающими составными частями оценки данного влияния будет спектр питания раков и продукционные возможности популяций. Сложности в оценке роли раков в экосистеме отчасти проистекают из их всеядности. Раков относят к нескольким трофическим уровням, в силу чего и интерпретация результатов исследований в рамках подхода top-down и bottom-up весьма сложна.

По характеру питания речные раки одновременно принадлежат к двум основным типам пищевых цепей – пастбищным и детритным. Раки практически всегда становятся центральным компонентом бентосных пищевых цепей водоемов (Lodge et al., 2000).

Для исследования питания раков в естественных местообитаниях наиболее приемлемы два класса методов – анализ содержимого желудков раков, собранных в естественных местообитаниях, и оценка соотношения стабильных изотопов в теле раков и их пище. Другие методы – лабораторные эксперименты и опыты, проводимые в садках в естественных водоемах, характеризуют питание только в конкретных модельных условиях. Литературные данные по питанию речных раков чрезвычайно разнообразны: в одних работах раки рассматриваются преимущественно как растительноядные, в других – детритоядные, в третьих – хищники. В относительно недавних работах отмечается, что раки потребляют наиболее массовые, доминирующие в водоеме виды корма. Это относится в равной мере как к растениям, так и к животным (Бродский, 1981, с. 42–57).

Отмечается (Nyström, 1996), что наиболее массовыми видами корма раков являются макрофиты, беспозвоночные, перифитон и детрит. Ряд авторов (Цукерзис, 1970, с. 60–77; 1989, с. 59–67; Бродский, 1981, с. 42–57; Hessen, Skurdal, 1986; Hessen et al., 1989a) утверждают, что основу питания раков составляют растения и детрит. Взрослые раки питаются преимущественно растительной пищей и детритом (Goddard, 1988). Но наряду с этим достаточно много исследований, показывающих, что в питании раков преобладает животная пища. Так, в работах (Smolian, 1926; Wesenberg-Lund, 1939, цит. по: Цукерзис, 1970, с. 63) отмечается, что взрослые раки питаются преимущественно беспозвоночными. Данные Н. А. Шполянской (Шполянская, 1980), Н. Я. Черкашиной (Черкашина, 2002, с. 39–62) указывают, что основной пищей раков является животная. Как видим, нет должной ясности в том, что же составляет основу питания раков. Однако практически до конца прошлого века раков относили к детрито/растительным видам животных. По-видимому, первым, кто усомнился в справедливости этого вывода, был В. Т. Момот (Momot, 1995). Он писал, что многие обзоры по экологии и аквакультуре раков рассматривают последних как детритоядных и растительноядных животных. Этот вывод подтверждается тем обстоятельством, что в желудках раков присутствуют медленноперевариваемые остатки растений, детрит, на которые и обращают внимание исследователи, игнорируя или не замечая мягкие остатки многоклеточных животных, которые перевариваются так быстро, что даже не поддаются идентификации. Перевариваемость растительной пищи ниже, чем животной. У взрослых раков пища в желудке может оставаться больше 15 часов, а частички растений более 3 дней (Reynolds, O’Keeffe, 2005).

Опираясь на знания и достижения экологической физиологии, В. Т. Момот (Momot, 1995) отмечает, что быстрый рост и высокая выживаемость раков не может поддерживаться посредством только или преимущественного потребления растительного материала или детрита. Прямое подтверждение данных выводов стало появляться после использования в изучении питания раков современных методов, основанных на оценке соотношения стабильных изотопов углерода и азота в пищевых объектах и тканях хищника. Эти методы показали, что большую часть энергии для конструирования своего тела раки получают, потребляя животную пищу (Whitledge, Rabeni, 1997; Beatty, 2006 и др.). Но вместе с тем есть доказательства того, что раки конструируют свое тело, питаясь растениями и детритом. Так, по данным (Evanas-White et al., 2001), изотопный состав тканей раков с длиной карапакса > 20 мм скорее походил на грубый детрит (частицы > 1 мм), представленный разлагающимися листьями. Как видим, и современные методы не позволяют однозначно оценить особенности питания раков. В публикациях последних лет раков стали чаще относить к преимущественно плотоядным (Souty-Grosset et al., 2006, p. 25–48), но наряду с этим они рассматриваются и как детрито/растительноядные (Crehuet et al., 2007; Gherardi, 2007).

Выяснение особенностей питания и трофического местоположения раков в водоеме важно прежде всего для понимания факторов, определяющих динамику численности популяций этих ценных промысловых видов. Если отнести раков преимущественно к детрито/растительным, то нет необходимости рассматривать обеспеченность пищей как основной лимитирующий фактор, поскольку в пресных естественных водоемах и растения, и детрит, как правило, представлены в избытке. Но если раки питаются преимущественно животной пищей, то обеспеченность пищей становится основным определяющим фактором, который находит свое отражение и в скорости роста особи, и в динамике численности популяции.

6.1. Пищедобывающий и пищеобрабатывающий аппарат

Раки в состоянии питаться огромным набором растительного и животного материала благодаря особенностям строения ротовых придатков и в целом универсальному характеру ротового аппарата. Их рассматривают как хищников, измельчителей, собирателей и соскребателей (Momot, 1995; Usio, Townsend, 2001). Раки ловят и поедают животных; измельчают пищу и питаются пищевыми частицами больше 2 мм; подбирают частицы органического вещества, которые оседают на дно; соскабливают с твердой поверхности и поедают обростателей и мертвый органический материал.

Главную роль в сборе корма играют ходильные ноги, несущие клешни (Brown et al., 1979; Nysrtöm, Perez, 1998). Основная масса корма собирается при помощи вторых и третьих ходильных ног, первые переоподы используются в основном для захвата и удерживания крупных пищевых объектов. Рак с помощью клешней первой пары также отщипывает небольшие куски от больших пищевых объектов или обрастаний с субстрата и придерживает крупные пищевые объекты во время обработки их ротовыми конечностями. Захваченная пища передается к ротовым конечностям для дальнейшей обработки.

Ротовые придатки раков включают мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллопеды I, II, III (Budd, Lewis, Tracey, 1978). Максиллулы и максиллы называются еще как максиллы I и II. Максиллопеды III участвуют в манипулировании крупными пищевыми объектами, помогая поворачивать их в наиболее удобное положение. Закрывая все прочие ротовые конечности, они предотвращают потерю пищевого объекта или его частей, щетинки максиллопед направляют и проталкивают пищевые частицы ко рту. Максиллопеды III способны захватывать пищевые объекты из толщи воды или с поверхности грунта (Борисов, 2001; Монаков, 1998, с. 196–198). Раки *Cherax destructor* в экспериментах ловили зоопланктон первыми двумя парами ходильных ног. Зоопланктон, схваченный клешнями ходильных ног, быстро направлялся к ротовому аппарату (т. е. максиллопедам I и II, максилле и мандибуле). Иногда раки используют и третью пару максиллопед для уверенности, что зоопланктон попал в ротовое отверстие, где он поглощается (Meakin, Qin, Mair, 2008). В случае

многочисленности зоопланктона раки используют исключительно максиллопеды III для продвижения зоопланктона в рот. Большие раки массой 35–45 г осуществляют плавательные движения в аквариуме, для того чтобы ловить зоопланктон непосредственно третьей парой максиллопед (Meakin, Qin, Mair, 2008).

Максиллопеды II используются для механической обработки пищевых объектов, удаления ненужных пищевых частиц, а также для проталкивания пищи в направлении ротового отверстия, переворачивания, удержания, передачи пищевого объекта обратно к максиллопедам III. Максиллопеды II и III довольно далеко отстоят от прочих ротовых конечностей, что дает им возможность свободно манипулировать пищевыми объектами, тогда как максиллопеды I, максиллы I и II и мандибулы образуют компактную группу (Борисов, 2001). Максиллопеды I выполняют функцию нижней губы, закрывая более активные ротовые конечности, предотвращают потерю пищевых частиц. Максиллы I и II отвечают за механическую обработку пищи и ее продвижение ко рту и в пищевод. Мандибулы играют основную роль при размельчении, откусывании и раздавливании пищи, а также вместе с максиллопедами III участвуют в ее разрывании. Особенно важна роль мандибул при питании моллюсками, раковины которых давятся ими или с помощью мандибул обкусывается край раковины. Несмотря на мощное вооружение ротовых конечностей, часто, если размеры пищевого объекта позволяют проглотить его целиком, действия ротовых конечностей сводятся к умерщвлению жертвы, а дальнейшая механическая обработка пищи производится с помощью желудочной мельницы. Можно предположить, что такая слабая механическая обработка пищи ротовыми конечностями способствует сохранению жидкой части содержимого жертв, в первую очередь беспозвоночных (Борисов, 2001).

У раков отмечается и фильтрационное питание (Budd, Lewis, Tracey, 1978). Фильтр оформлен базиподитами первых максиллопед и максиллами. Остальные ротовые придатки играют роль сопутствующих элементов, создают и направляют ток воды и удаляют фильтрационные частички с фильтра. Авторы (Budd, Lewis, Tracey, 1978) отмечают, что фильтрационное питание должно быть свойственно прежде всего молодежи, в то время как взрослые раки только частично в состоянии питаться фильтрационным путем. Движущаяся вода выполняет две функции – дыхания и фильтрационного питания. Фильтрационное питание частично создается путем быстрого биения жгутиков максиллопед I и II, вода идет через фильтр, создаваемый поверхностью мандибул, и выбрасывается наружу вперед под углом 135° от карапакса. Фильтрационное питание может играть важную роль при недостатке основных пищевых объектов. Р. Р. Борисов (Борисов, 2001) предлагает такой способ питания рассматривать как фильтрационно-грасперный на том основании, что, во-первых, нет высокоспециализированного фильтра и, во-вторых, максиллопеды III активно выхватывают пищевые объекты из тока воды.

Следует отметить, что структурные модификации ротовых придатков характеризуются относительным постоянством у всех раков (Борисов, 2001;

Budd, Lewis, Tracey, 1978). Сравнение строения ротовых конечностей и щетиночного вооружения длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (семейство Astacidae) и красного болотного рака *Procambarus clarkii* (семейство Cambaridae) показало наличие некоторых различий, но в целом строение ротовых аппаратов этих двух видов раков сходно (Борисов, 2001). Также отмечается высокое сходство морфологических структур ротового аппарата видов родов *Cherax* (семейство Parastacidae) и *Procambarus* (семейство Cambaridae) (Monoley, 1993, цит. по: Meakin, Qin, Mair, 2008). Эти данные свидетельствуют о едином плане строения и функционирования ротового аппарата раков, а значит, есть достаточные основания предполагать, что всем ракам вне зависимости от видовой принадлежности свойственны общие закономерности питания. В подтверждение можно привести данные по питанию молоди *Astacus astacus* и *Pacifastacus leniusculus* (Nyström, 2005). В работе оценено питание молоди двух видов раков в экспериментах с анализом содержимого желудков и использованием стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$). Оба вида раков имеют схожие пищевые предпочтения и большую часть энергии получают, питаясь беспозвоночными (личинки хирономид), хотя детрит – наиболее часто встречаемый в желудках объект пищи.

6.2. Состав пищи

При исследовании питания раков по содержимому желудков используются различные формы анализа, которые в наиболее общем виде можно свести к двум классам – оценке частоты встречаемости в желудках раков отдельных объектов пищи и определению процента того или иного пищевого компонента (в объемных или весовых единицах) от общего количества пищи в одном желудке. Данные параметры – частота встречаемости пищевого компонента и его процент от общей массы содержимого желудка характеризуют питание раков с разных сторон и не являются равнозначными. Частота встречаемости в питании моллюсков и одноклеточных водорослей может быть одинаковой, но вклад в обеспечение жизнедеятельности раков у этих объектов питания будет несравненно разным. Кроме того, априори можно утверждать, что частота встречаемости мелких многочисленных организмов, имеющих жесткую клеточную структуру и относительно хорошо сохраняющихся при механической обработке пищедобывающим аппаратом раков, будет выше. Например, одноклеточные диатомовые водоросли перифитона будут иметь большую частоту встречаемости. В этом показателе возможен учет вторичных пищевых объектов, которые регистрируются в составе пищевого компонента желудка раков благодаря тому, что являются основой пищи жертв раков. Также следует учитывать, что расчеты частоты встречаемости отдельных пищевых объектов проводятся таким образом (рассчитываются по отношению к количеству изученных желудков раков), что сумма частот встречаемости отдельных пищевых объектов определенной группы организмов не может являться характе-

ристикой частоты встречаемости всей группы. В силу этих причин данный показатель не рассматривается в работе. Анализировались только литературные сведения по доле содержащегося отдельных пищевых объектов от общего количества пищи в желудке рака и данные по оценке соотношения стабильных изотопов в пище и тканях раков.

Длиннопалый рак *Astacus leptodactylus*. Раки потребляют наиболее массовые, доминирующие в водоеме виды корма. Это относится в равной мере как к растениям, так и к животным. Они концентрируются в местах, где биомасса зообентоса, заросли водной растительности наибольшие (Бродский, 1981, с. 42–57).

Пищевое поведение раков включает пастьбу и охоту. Во время пастьбы раки питаются неподвижными (растения, остатки умерших животных) или малоподвижными (моллюски, микрофауна, сопряженная с детритом и т. д.) объектами питания. Во время охоты раки ловят личинок насекомых, рыб, головастиков и т. д. Раки не преследуют свои жертвы. Молодь раков с удивительным проворством и высокой эффективностью ловит дафний (Бродский, 1981, с. 42–57). Пищедобывающая активность раков меняется в зависимости от периода суток. В целом для всех раков характерно увеличение активности в сумеречный период суток, но продолжительность пищедобывающей активности и ее изменения в течение суток могут отличаться у отдельных видов.

Н. Я. Черкашиной (Черкашина, 2002, с. 39–41) наиболее полно изучено питание длиннопалого рака (кубанского и каспийского) *Astacus leptodactylus* и толстопалого рака *Astacus pachypus* в бассейне р. Дон и Каспийском море (табл. 6.1, 6.2).

Таблица 6.1. Состав пищи раков в р. Дон, % от массы пищевого комка (по Н. Я. Черкашиной, 2002 с сокращениями)

Пищевые компоненты	Длиннопалый рак <i>Astacus leptodactylus</i>	Толстопалый рак <i>Astacus pachypus</i>
Растительная пища	21,1	8,6
В том числе:		
водоросли	5,0	0,1
высшие растения	11,7	3,8
растительные остатки	4,4	4,7
Животная пища	57,2	86,0
В том числе:		
черви	0,3	0,1
моллюски	9,3	26,8
ракообразные	25,0	43,0
насекомые	3,4	3,6
рыбные остатки	14,6	11,5
неопределенные животные остатки	4,6	1,0
детрит	18,1	4,3
экзувий раков	3,2	0,6
песок, камушки	0,4	0,5

Таблица 6.2. Состав пищи раков в туркменских водах Каспийского моря, % от массы пищевого комка (по Н. Я. Черкашиной, 2002 с сокращениями)

Пищевые компоненты	Длиннопалый рак <i>Astacus leptodactylus</i>	Толстопалый рак <i>Astacus pachypus</i>
Растительная пища	27,8	6,7
В том числе:		
водоросли	7,9	6,6
высшие растения	19,9	0,1
Животная пища	71,8	92,4
В том числе:		
фораминиферы	0,1	–
черви	29,6	25,7
пиявки	5,1	–
моллюски	14,5	41,6
ракообразные	4,5	7,5
насекомые	5,3	–
рыбные остатки	12,7	17,6
экзувий раков	0,2	–
песок, камушки	0,2	0,9

В спектре питания длиннопалого рака в р. Дон преобладала животная пища – 57,2%. Основу питания составляли Amphipoda (20,9% от массы пищевого комка). На долю растительной пищи приходился 21,1% от массы пищевого комка. Растительная пища представлена преимущественно рдестами (10,7%). Далее в порядке убывания следуют рыбные остатки (14,6% от массы пищевого комка) и моллюск *Anodonta cygnea* (9,3%). По данным Н. А. Шполянской (Шполянская, 1975), на Нижнем Дону и в его дельте животный компонент в пище длиннопалого рака варьировался от 40 до 56% от массы пищевого комка, а растительный – лишь в пределах 25–40%, причем в пище взрослых раков преобладали хирономиды и моллюски, в пище молодежи – мизиды, бокоплавывы, что вполне сопоставимо с данными, полученными Н. Я. Черкашиной (Черкашина, 2002, с. 39–62).

В Каспийском море в питании длиннопалого рака водоросли представлены большим разнообразием: сине-зеленые, диатомовые, красные, зеленые, но их вклад в обеспечение пищевых потребностей был минимальным, за исключением *Cladofora vagabunda*, которая составляла 5,9% от массы пищевого комка. Высшие водные растения играют в питании гораздо большую роль. Среди них зоостера составляла 14,0% от массы пищевого комка. Значение рдестов было ниже – 5,9%. Среди животной пищи в питании длиннопалого рака встречались черви – *Nereis diversicolor*, которые составляли 29,6% от массы пищевого комка. Среди бентосных организмов следующими по значимости объектами питания являются моллюски *Mytilaster lineatus* – 9,0%, пиявки – 5,1, личинки хирономид – 5,3%. Рыбные остатки составляли 12,7% от пищевого комка.

Данные о необычно высоком значении рыбы в питании раков р. Дон и Каспийского моря находятся в определенном диссонансе со сведениями других

авторов. Так, Я. М. Цукерзис (Цукерзис, 1989, с. 59–66) отмечает, что ни в водоемах Литвы, Польши, ни в водоемах Волго-Ахтубинской поймы в желудках раков не были обнаружены в значительном количестве рыбные остатки или рыбья икра. Всюду рыба в питании раков встречалась очень редко. В то же время, по данным Н. Я. Черкашиной (Черкашина, 2002, с. 39–62), рыбные остатки играют существенную роль в питании раков Каспия и Дона. Отмеченные различия, возможно, могут быть объяснены присутствием и работой промысловых судов, активно ведущих траловый лов рыбы в местах, где Н. Я. Черкашина изучала питание раков. Естественно предположить, что так или иначе травмированная рыба, в том числе и продавленная сквозь ячею трала, являлась относительно легкой добычей раков. Вместе с тем наличие в питании раков значительной доли рыбы может указывать на истощение кормовой базы раков. Так, в результате многолетних наблюдений за динамикой питания камчатского краба в местах его акклиматизации в Баренцевом море замечено (Манушин, Анисимова, 2006), что в период интенсивного увеличения численности крабов неуклонно растет доля рыбных отходов в питании краба, которая достигает 50% рациона. В период, когда наблюдается уменьшение численности крабов, доля рыбных остатков в питании также уменьшается, а доля бентоса снова увеличивается. Авторы делают вывод, что рыба для краба является вынужденным дополнительным видом корма и ее использование увеличивается при истощении кормового бентоса. Однако можно добавить, что при истощении запасов интенсивность промысла тоже падает, следовательно, снижается и общее количество травмированной рыбы, а значит, и ее доля в пище краба. Возможно, при объяснении особенностей питания раков бассейна р. Дон и Каспийского моря уместны аналогичные интерпретации.

Появление в питании широкопалого рака из норвежского озера Стеинсфиорд (Hessen et al., 1989) в осенние месяцы рыбы совпадает по времени с разрешаемым периодом лова раков и использованием ловушек с рыбьей приманкой. При изучении питания длиннопалого рака аналогичный вывод делает Р. Р. Борисов (Борисов, 1998), констатируя очень редкое нахождение рыбы в желудках раков там, где рыба не использовалась в качестве приманки в ловушках, и увеличение частоты встречаемости мяса, костей и чешуи рыбы в питании раков в местах, где рыба в качестве приманки применялась.

Кроме потребления уже погибшей рыбы раки в состоянии ловить и живую. В питании *Austropotamobius pallipes* в реках и озерах Ирландии часто в желудках раков находились остатки колюшек, что указывает на возможность потребления раками мелких рыб (Reynolds, O'Keefe, 2005). Авторы отмечают, что лов рыбы удочками широко распространен на озере и, возможно, выбракованная рыбаками рыба служит дополнительной пищей для раков. Также вероятно, что колюшка как обычный вид в зарослях хары потребляется случайным образом вместе с водорослями. Однако на реке нет рыбаков и рыболовства, но в желудках трех из шести раков крупных размеров находилась рыба, и не исключено, что раки в состоянии схватить живую активную рыбу.

В дельте Дона летом длиннопалый рак потребляет мальков бычка-песочника (Черкашина, 1985). В Англии интродуцированный *Pacifastacus leniusculus* может потреблять бычков-подкаменщиков и выюнов в водоемах, и там, где много раков, уменьшается количество рыбы, в частности и через конкуренцию за убежища (Guan, Wiles, 1997). Потребление рыбы раками отмечается и для американских видов *Orconectes luteus* и *Orconectes punctimanus* в реках бассейна Миссури (Whitley, Rabeni, 1997). В р. Хат (Hutt) в Западной Австралии как у вселенного вида *Cherax destructor*, так и у эндемичного рака *Cherax cainii* основу питания в летний период составляют молодь и взрослые особи гамбузии (Beatty, 2006). Летом в реках Западной Австралии много гамбузии и мало воды, тем самым создаются отличные условия для лова раками рыбы. В зимний период в пище *Cherax destructor* начинает преобладать растительная компонента, но *Cherax cainii* и зимой остается преимущественно хищником. Таким образом, у этих видов раков главной пищей является гамбузия, что позволяет отнести их к хищникам (Beatty, 2006). Но, как отмечает автор, гамбузия имеет короткий жизненный цикл, и можно предполагать, что раки потребляли и мертвых рыб. Однако наряду с этим констатируется (Westman et al., 1986, цит. по: Reynolds, O'Keeffe, 2005), что *Astacus astacus* в финских реках не является хищником, потребляющим рыб. В целом же следует признать, что раки не только поедают мертвую рыбу, но и ловят живую, следовательно, раков можно отнести к хищникам высшего трофического уровня в водоеме.

Итак, животная пища доминирует в питании длиннопалого рака р. Дон и Каспийского моря, но для других мест обитания раков вывод о преобладании животной пищи в рационе не находит подтверждения.

Основу пищи взрослых раков *A. leptodactylus*, обитающих в пойме и дельте Волги, составляет растительность: хара, элодея, валиснерния, роголистник, уруть, рдесты. Раки охотно поедают стебли и корневища жестких растений: тростника, рогоза, осоки. Однако в период размножения, после зимовки, а также после линьки раки потребляют в большом количестве животную пищу: моллюсков ракообразных, всевозможных личинок, рыбу (Румянцев, 1974, с. 37–38). Молодь раков поймы и дельты Волги питается как животной, так и растительной пищей. В питании преобладают простейшие, коловратки, ветвистоусые, веслоногие, ракушковые рачки, личинки хирономид и ручейников. Кроме животной пищи в желудках раков встречались остатки высшей растительности и нитчатых водорослей, а также мелкие детритоподобные частицы. Различий в спектре питания самцов и самок не наблюдалось. У мелких рачков несколько преобладала животная пища, а у более крупных – растительная (Румянцев, 1974, с. 37–38).

По данным А. М. Марочкиной (Марочкина, 1936, цит. по: Цукерзис, 1970, с. 65), на основании вскрытия 150 особей животная пища в желудках длиннопалого рака лиманов Кубани составляла 8,7%, а у раков водоемов в дельте Дона – 7,4% по исследованиям 70 особей. По данным Е. Н. Куделиной (Куделина, 1931, цит. по: Цукерзис, 1970), из 250 исследованных желудков длинно-

палого рака животная пища обнаружена только в десяти. К. Н. Будников и Ф. Ф. Третьяков (Будников, Третьяков, 1952, с. 41–42) в работах, связанных с промыслом, также отмечают, что основной пищей для раков служит высшая водная растительность. При сопоставлении данных разных авторов получаем диаметрально противоположные результаты – может доминировать в пище либо животный, либо растительный компонент, что наглядно видно при сравнении одних и тех же районов исследований. Но необходимо отметить большие различия во времени сбора материала по питанию раков.

По данным С. Я. Бродского (Бродский, 1981, с. 48), соотношение растительной и животной пищи в рационе длиннопалого рака в зависимости от мест обитания может значительно колебаться. Например, в Каховском водохранилище на Днестре доля животной пищи может достигать до 63%, в то время как в оз. Бреславское в Болгарии (Булгурков, 1961, цит. по: Бродский, 1981, с. 48) 90% пищи приходится на растительность.

Р. Р. Борисов (Борисов, 1998) отмечает, что в питании длиннопалого рака в пруду рыбхоза «Муйча» и реке Муйча в Центральной России большое значение имел растительный детрит, доля которого по сравнению с другими компонентами пищи была около 50% в обоих исследованных водоемах. Части зеленых растений составляли не более 3–5%. Из животной пищи раки, обитающие в реке, чаще всего потребляли личинок и куколок ручейников, личинок хирономид, вислоккрылок, мшанок рода *Plumatella*, моллюсков (в основном мелких двустворчатых моллюсков). В животной пище раков, отловленных из пруда, в котором содержалось маточное стадо, преобладали личинки хирономид и вислоккрылок, мшанки, личинки ручейников и поденок, моллюски (*Viviparus viviparus*), перифитонный рачок *Sida crystallina*. Отличия в видовом составе потребляемых животных были связаны с составом бентоса этих двух водоемов. Автор делает вывод, что длиннопалого рака следует отнести к детрито-бентософагам.

Очевидно, различия в спектре питания и выводы разных авторов о преобладании растительного или животного компонента в питании раков являются отражением условий существования отдельных популяций. Раки относятся к ключевым видам бентосных экосистем. Суммарная биомасса раков может быть сопоставима с оставшейся биомассой всего бентоса. В местах, где численность раков высокая (средняя численность взрослых особей иногда достигает экстремальных значений – более 15 экз./м²) (Lodge et al., 2000), равно как и там, где биомасса кормового бентоса низкая, раки вынуждены переходить на питание растениями для того, чтобы обеспечить энергетические потребности особи. Например, биомасса *Orconectes luteus* и *Orconectes punctimanus* в двух типичных для Озаркского края реках в штате Миссури (США) составила 44% всей биомассы бентосного сообщества (Rabeni, Gossett, McClendon, 1995).

Состав пищи раков неодинаков в различных районах и зависит от особенностей кормовой базы, которая во многом определяет распределение раков. Например, наибольшие скопления длиннопалого и толстопалого раков

наблюдаются в местах широкого распространения митилястера, nereиса, зарослей зоостеры, рдестов (Черкашина, 2002, с. 43–47). Высокая численность раков в замкнутых водоемах при отсутствии миграции также может вести к изменению спектра питания раков.

Толстопалый рак *Astacus pachypus*. У толстопалого рака основу питания в р. Дон составили Amphipoda (33,8%), моллюск *Anodonta cygnea* (19,7%), рыбные остатки (11,5%) и растения (8,5%). Следует отметить высокий процент детрита (18,1%) в желудках длиннопалого рака и его невысокое содержание (4,3%) у толстопалого рака (см. табл. 6.1).

По сравнению с длиннопалым толстопалый рак в большем количестве потреблял бокоплавов и моллюсков и в меньшем объеме растительную пищу. Для обоих видов характерно высокое потребление рыбных остатков.

В Каспийском море в питании толстопалого рака водоросли представлены меньшим разнообразием и не играют значимой роли, равно как и высшие водные растения. Среди животной пищи в рационе толстопалого рака встречались черви *Nereis diversicolor*, которые составляли 25,6% массы пищевого комка, и моллюски *Mytilaster lineatus* – 41,1%. Другие бентосные формы играли незначительную роль в питании толстопалого рака. Рыбные остатки составляли 17,6% пищевого комка (см. табл. 6.2).

Общей особенностью питания раков Каспийского моря является отсутствие в содержимом желудков детрита, хотя и обнаружено присутствие в небольшом количестве неперевариваемых объектов в виде песка и камушков.

Несмотря на широкую вариабельность состава пищи раков и универсальность пищедобывающего аппарата, для раков характерно избирательное потребление корма. Н. Я. Черкашина (Черкашина, 2002, с. 42) указывает на избирательность, отмечая, что в местах обитания раков в Каспийском море наряду с *Mytilaster lineatus* широко распространены другие виды моллюсков *Abra ovata* и *Cerastoderma lamarkii*, однако раки предпочитали митилястер.

Раков можно отнести к хищникам, у которых поедание моллюсков зависит от размера и толщины раковины последних (Nyström, Perez, 1998). В результате экспериментальных исследований показано, что раки предпочитают моллюсков с тонкими створками раковины – *Lymnaea peregra* и *Lymnaea stagnalis* (Warner, Wood, Orr-Ewing, 1995). Наблюдаются также различия в потреблении раками крупных и мелких моллюсков: раки меньших размеров питаются моллюсками маленьких размеров, а раки больших размеров – крупными моллюсками (Warner, 1997); раки близких размеров потребляли в большем количестве более мелких моллюсков, чем крупных (Nyström, Perez, 1998).

Потребление моллюсков определенного размера и толщины раковины у раков является компромиссом между стремлением получить максимальную энергетическую выгоду от пищи и минимизировать время, необходимое для поедания моллюска (Warner, Wood, Orr-Ewing, 1995). Однако эта зависимость не столь очевидная, как можно было бы ожидать: иногда времени на поедание мелкого моллюска затрачивается больше, чем на потребление большого.

Следует отметить, что раки не боятся есть хорошо защищенных моллюсков и отказываются от данной пищи только после длительных и безуспешных попыток. Так, взрослые раки *Orconectes propinquus* очень много времени манипулировали с моллюском *Gonibasis livescens*, устье раковины которого закрывается крышечкой, но так и не смогли достать его из раковины (Saffran, Barton, 1993).

Широкопалый рак *Astacus astacus*. В опытах, проведенных в лабораторных условиях в зимних, весенних и осенних сериях (Тамкявичене, 1979), основу суточного рациона половозрелых самок составляла животная пища (90,6–94,9%). Однако у молоди широкопалого рака (стадии развития II–IV) пища животного происхождения варьировалась в диапазоне 44,1–80,1%, т. е. отмечается некоторое снижение доли животной пищи и увеличение значения растительной компоненты (хара) в рационе. Для питания раков использовалась рыба, печень (говяжья), селезенка (свиная) и хара.

В опытах по оценке потребления корма в виде элодеи и креветок широкопалым раком (Hessen, Skurdal, 1989) установлено, что суточное потребление креветок составляло 0,09–0,13 г, элодеи – 0,04–0,08 г, т. е. креветки потреблялись интенсивнее в 1,6–2,3 раза. В экспериментах использовали раков общей длиной 71–91 мм.

В рачьих водоемах Литвы содержимое желудков взрослых широкопалых раков состояло в среднем на 59,3% из растительных остатков, 21,6% – из животных и 19,1% – из неопределенных (Цукерзис, 1970, с. 72; 1989, с. 63–64). Соотношение животной и растительной компонент в питании раков не остается постоянным. В работе (Цукерзис, 1989, с. 63–64) на большом материале, взятом из промысловых и контрольных уловов, установлено, что у раков старших возрастов (длина тела 9–12 см) растительные остатки в содержимом желудков составляют в среднем 43%, животные – 32 и неопределенные – 25%. Однако автор отмечает, что отбор проб из ловушек с животной приманкой может вести к завышению процента животной компоненты в питании раков.

В норвежском озере Стеинсфиорд питание широкопалого рака изучалось в течение всего безледного периода (Hessen, Skurdal, 1986). Озеро относится к высокопродуктивным рачьим водоемам с ежегодным выловом 2,4–4,1 кг/га раков. Авторы подчеркивают, что условия обитания широкопалого рака в оз. Стеинсфиорд следует относить к наиболее благоприятным в странах Скандинавии. Основу питания составляли макрофиты (37,8% от объема пищевого комка) и детрит (42,4% от объема пищевого комка). Макрофиты представляли собой коричневые загнивающие остатки, и только изредка встречались зеленые растения, поэтому они не были определены. Иногда можно было идентифицировать только элодею канадскую. Детрит был представлен мягкими компонентами с небольшим включением более крупных частиц. Суммарное значение животной пищи (в основном рыба, личинки Trichoptera, Coleoptera и бокоплав) составило 12,2% от объема пищевого комка. Но если считать

(Hessen et al., 1989a; Hessen, Skurdal, 1989), что рыба появляется в рационе раков осенью, благодаря использованию последней в виде наживки во время официально разрешаемого лова раков с 6 августа по 15 сентября, и исключить рыбуиз спектра питания, то животная пища составит только 11% от рациона раков. Среди животных были определены *Gammarus lacustris* и личинки и куколки *Agrayela multipunctata* (Trichoptera). Икра рыб и раков, а также молодь никогда не были встречены в желудках раков. Авторы отмечают, что полученные ими результаты исследований питания широкопалого рака практически совпали с таковыми, проведенными 42 года назад. Незначительные различия отмечаются только в питании мелких раков (ранее они потребляли больше животной пищи). Необычной особенностью в питании широкопалого рака в данном озере является отсутствие в рационе моллюсков, широко распространенных в озере.

Белоклешневый рак *Austropotamobius pallipes*. Белоклешневый рак широко распространен в Ирландии, его питание изучалось в оз. Белое (White) и р. Лишинс (Lisheens) с октября по июль (Reynolds, O'keeffe, 2005). Рацион раков меняется с ростом размеров особей. Молодь начинает питаться низшими раками (Ostracoda, Chydoridae, другие Cladocera, Copepoda), мелкими личинками насекомых. При достижении раками длины карапакса 12 мм (примерно 30–40 мм общая длина) в рационе постепенно возрастает количество крупных и более подвижных личинок насекомых, бокоплавов, но относительное значение животной пищи снижается, и начинает доминировать растительная пища. Осенью в питании рака увеличивается роль листьев, опавших с деревьев. Но животная пища остается очень важным источником питания для всех размерных классов. Доля рыбы в рационе раков увеличивается с ростом размеров особей. *Austropotamobius pallipes* более плотоядный, чем все другие виды раков. Различия в питании раков в реке и озере отражают особенности распространения кормовых объектов. Например, хара встречалась только в озере и там играла большую роль в питании (примерно 7–12%). В реке отмечены только остракоды, они же обнаружены и в желудках раков; в озере наблюдается гораздо большее разнообразие ракообразных и их большее присутствие в пище. В озере встречаются водяные ослики и бокоплавы, в реке – только бокоплавы. У ранних сеголетков *A. pallipes* как в озере, так и в реке 80–85% пищи составляют животные. Далее процент животной пищи снижается, а растительной – увеличивается (Reynolds, O'keeffe, 2005). Точных данных по соотношению животной и растительной пищи не приводим, поскольку в работе эти сведения представлены в виде круговой диаграммы, снимать конкретные показатели с которой достаточно сложно. Насколько можно судить по диаграммам, животная пища составляла более 50% рациона у всех размерных групп раков в озере и в реке. Соотношение растительной и животной пищи в рационе раков зависит от размеров особей, а также от стадии линьки особей и наличия яиц на плеоподах у самок. В работе (Matthews, Reynolds, Keating, 1993) приводится состав пищи половозрелых особей *A. pallipes* в том же озере

при плотности раков 0,12 экз./м²: хара – 18%, растительные фрагменты и детрит – 30, опавшие листья – 10%. Моллюски, бокоплавы и рыба составляли по 6% каждого вида корма. Авторы делают вывод, что белоклешневой рак преимущественно растительноядный. Однако в работе (Reynolds, O'keeffe, 2005) на основании анализа питания белоклешневого рака этот вид предлагается считать одним из самых плотоядных видов раков. Заметим, что, опираясь на данные Н. Я. Черкашиной (Черкашина, 2002, с. 52–54), самым плотоядным раком следует признать *A. pachypus*.

Таким образом, как и в случае с длиннопалым раком, возможны разные выводы о характере питания одного и того же вида раков в одних и тех же местообитаниях. Значительные различия нельзя списывать на то, что исследователи могли не заметить или пропустить какие-то компоненты пищи, скорее всего, авторы в каждом конкретном случае правы, но делать общие выводы и характеризовать в целом особенности питания вида, опираясь только на отдельные данные, нельзя. Раки живут в чрезвычайно динамичной и меняющейся среде. Изменениям подвергаются как объекты их питания, так и сами популяции раков, в то же время раки обладают универсальным пищедобывающим аппаратом и в зависимости от обстоятельств легко переключаются на потребление тех объектов питания, которые требуют минимальных энергетических затрат и несут максимальную энергетическую и другую полезность для раков. Рацион раков в конкретных условиях обитания является компромиссом между желаемым и доступным.

Наибольшего видового разнообразия раки достигают в Северной Америке. В Канаде, США и Мексике насчитывается не менее 338 видов и подвидов раков (Taylor et al., 1996), всего же их в мире больше 640 (Crandall, Buhay, 2008). На американском континенте раки встречаются в озерах, реках, ручьях и играют огромную роль в водных экосистемах. Среди них большим разнообразием представлены раки рода *Orconectes*. Экология питания и продукционные возможности двух видов раков были изучены в реках Озаркского края – района в юго-западной части Миссури (табл. 6.3).

Таблица 6.3. Пищевой спектр у раков *Orconectes luteus* и *Orconectes punctimanus* в реках штата Миссури, в % от содержимого желудка (по Rabeni et al., 1995)

Вид пищи	<i>Orconectes luteus</i>		<i>Orconectes punctimanus</i>	
	Сеголетки	Взрослые	Сеголетки	Взрослые
Нитчатые водоросли	20	18	11	12
Диатомовые	<1	2	<1	1
Растительный детрит	21	37	38	51
Тонкий детрит	46	24	43	23
Животные	12	19	7	13
Песок	+	+	+	+

Раки потребляли в значительных количествах водоросли, детрит и животный материал. Среди животных доминировали поденки, хирономиды,

брюхоногие моллюски. Другие группы Cladocera, Annelida, Hydracarina, Rotifera и Odonata встречались редко. При этом содержимое желудков было очень схоже у раков разных размерных классов, полов и видов независимо от сезона года.

В период исследований с июня 1985 по июль 1986 г. спектр питания достаточно схож у данных двух видов. Различия, однако, небольшие: можно отметить больший процент потребления растительного детрита у *O. punctimanus*, в то время как *O. luteus* питается в основном нитчатыми водорослями. Эти различия в питании отражаются и в особенностях распределения раков в реках. *O. punctimanus* концентрируется в местах с медленным течением, наличием высших водных растений и опавших листьев прибрежных растений, в то время как *O. luteus* распространен в местах с быстрым течением и обильным развитием нитчатых водорослей.

Животная пища примерно в 2 раза большее значение имела для взрослых животных, чем для молоди первого года жизни. Высокая частота встречаемости песка в желудках (74–86%) может быть объяснена отчасти тем, что он попутно захватывается с другой пищей и, возможно, играет определенную роль в процессе переваривания. Следует отметить, что годовая продукция раков была эквивалентна продукции всего макробентоса без раков.

В дальнейшем для исследования питания раков в этом районе были сопоставлены метод анализа содержимого желудков и соотношения стабильных изотопов углерода и азота в пище и теле раков (Whitledge, Rabeni, 1997). Работы были проведены в июне и октябре 1994 г.

По результатам анализа содержимого желудков наземный растительный детрит был наиболее часто потребляемым типом пищи для молоди и взрослых особей обоих видов и составлял больше 75% общего объема пищи передней части желудка. Нитчатые водоросли (преимущественно *Cladofora sp.*) и диатомовые также потреблялись, но их значение было очень небольшим. Средние пропорции пищи по результатам исследований в течение двух месяцев (июнь и октябрь) таковы: животная пища составила 5–11%, детрит – 79–88, диатомовые – 1–2, нитчатые водоросли – 4–8%. Сезонные вариации в рационе раков были незначительными. В спектре питания взрослых раков животная пища была в меньшей пропорции (< 5%), молодь же обоих видов потребляла в относительно больших пропорциях животную пищу (11%). Животная пища состояла из хирономид (60,8%), поденок (29,3%). Отмечается каннибализм (4,3%). Другие животные – плекоптера, трихоптера, рыба, олигохеты, гидрочетки, наземные насекомые – составили только 5,6% в потребляемой пище. Хирономиды – основной объект питания. Четкая предпочтительность хирономид и моллюсков в питании показана также для раков *Procambarus clarkia* (Crehuet et al., 2007).

Результаты анализа стабильных изотопов показывают, что у *O. punctimanus* 29,0 ± 5,6% продукции раков обеспечивается животной пищей, 56,0 ± 7,0% поступает из растительного детрита. У *O. luteus* от 43 до 51% продукции

взрослых раков и молоди обеспечивается животной пищей и 32–40% продукции поддерживается потреблением растительного детрита. Нитчатые водоросли обеспечивают 11–15% продукции всех возрастных классов раков.

Авторы (Whitledge, Rabeni, 1997) определили эффективность ассимиляции, которая в среднем составила для хириноид 92 ± 1,07%, нитчатых водорослей – 39 ± 2,86, детрита – 14 ± 3,92%, и сделали корректировку данных по питанию раков, получаемых в результате анализа содержимого желудков. После корректировки содержимого желудков с учетом эффективности ассимиляции различных компонентов пищи определено, что у *O. luteus* животная пища обеспечивает продукцию на 42% у взрослых особей и 40% у молоди, у *O. punctimanus* – на 23 и 42% у взрослых и молоди соответственно. Диатомовые водоросли обеспечивают 2–3% продукции раков у всех возрастных классов, нитчатые водоросли – 7–13%. Процент рачьей продукции, получаемый через питание растительным детритом, был у молоди *O. punctimanus* 49% и у взрослых – 63%, у молоди *O. luteus* – 44% и у взрослых – 47%.

Основываясь на представленных в работе данных, можно рассчитать примерные поправочные коэффициенты для оценки значения определенных компонентов пищи, полученных на основе анализа содержимого желудка, в обеспечении роста тканей рака. Таким путем можно сопоставить сведения по питанию раков с использованием анализа содержимого желудков с данными исследований на основе анализа стабильных изотопов. Для этого следует долю животной пищи в желудке увеличить примерно в 4 раза, долю детрита уменьшить в 2 раза, долю нитчатых водорослей увеличить в 1,9 раза, диатомовых водорослей – в 1,5 раза. Но необходимо учитывать, что содержание пищевых объектов в желудках необязательно отражает ассимилированные в тканях рака ресурсы (Parkyn, Collier, Hicks, 2001).

Новозеландский речной рак *Paranephrops planifrons*. Раков семейства Parastacidae, распространенных в Австралии и Новой Зеландии, следует считать всеядными животными, основу пищи которых составляет растительный детрит, который образуется преимущественно из наземных растений (O'Brien, 1995).

Питание *P. planifrons* изучалось на шести реках, из которых три текут среди леса и три среди пастбищных лугов, методом анализа содержимого желудков и соотношения стабильных изотопов углерода и азота (Parkyn, Collier, Hicks, 2001). Доминировали в питании как в лесу, так и на безлесных реках беспозвоночные и детрит. Основные источники пищи мало варьировались в зависимости от сезона года. По анализу содержимого желудков в лесных реках раки имели достоверно больший объем листового детрита (> 60%), чем беспозвоночных, в то время как на безлесных участках листовая детрит составлял < 30%, а беспозвоночные – > 40%.

Наиболее часто встречаемые группы беспозвоночных в рационе – поденки Ephemeroptera, Chironomidae, брюхоногие моллюски и ручейники Trichoptera. Всего же раки потребляли беспозвоночных 70 таксономических групп как

в естественных лесных реках, так и в трансформированных. Процент отдельных групп в пищевом комке и в бентосе у большинства потребляемых беспозвоночных был примерно одинаковым. Но процент хирономид и гастропод в пище был значительно выше, чем их процент в окружающей среде.

Анализ стабильных изотопов показывает, что раки для конструирования своего тела не получают энергию непосредственно из детрита. В лесных реках раков следует отнести к высшим беспозвоночным хищникам. В реках с пастбищными берегами раки остаются высшими хищниками среди беспозвоночных, но их статус несколько понижается. Моллюски определяются как важный источник энергии в реках с безлесными берегами. Различия между молодью и взрослыми очень незначительные. У раков нет изменений в источниках энергии для роста в процессе онтогенеза.

Схожие результаты получены и для австралийских раков *Cherax destructor* и *Cherax cainii*. Их питание изучалось в летний и зимний периоды методом определения стабильных изотопов. Установлено, что животная пища составила у молоди *C. cainii* порядка 78,3%, у взрослых – 82,5%. Взрослые раки потребляли и грубый органический материал (21,7%). Из животной пищи основными объектами питания были молодь и взрослые гамбузии. У *C. destructor* животная пища составила у молоди 76,7%, у взрослых – 90,1%. Грубый органический материал составил 10,4%. *C. cainii* и зимой показывает преимущественно хищническую трофическую позицию. Но *C. destructor* снижает свой трофический уровень в сторону растительности (Beatty, 2006). Содержание изотопов $\delta^{13}\text{C}$ показывает высокодостоверные различия в питании между взрослыми и молодью в летний и зимний сезоны для двух видов раков. Но между молодью двух видов различий не было во все сезоны (Beatty, 2006). Всеядность, чаще зимой, является особенностью рассматриваемых в статье видов. Раков в изучаемой реке следует отнести к хищникам высшего трофического уровня. Наземные растения и детрит также потребляются (преимущественно видом *C. destructor*), поэтому *C. destructor* и *C. cainii* можно рассматривать как функционально всеядных животных. Раки одновременно являются хищниками высшего порядка в реке и всеядными животными.

P. planifrons также всеяден и выступает как хищник и как детритоядный рак, но занимает трофический уровень хищника (Parkyn, Collier, Hicks, 2001). Основным источником энергии для роста этого вида раков являются беспозвоночные животные. Несмотря на то что детрит остается основной частью содержимого желудков *P. planifrons*, его энергии либо недостаточно, либо она вообще не используется для роста, а обеспечивает энергией обмен и текущее поддержание жизнедеятельности (Parkyn, Collier, Hicks, 2001). Авторы отмечают, что потребление листового детрита не требует больших энергетических затрат, активных перемещений и способствует избеганию хищников. Детрит также может быть источником поступления непротеиновых азотистых соединений и каратиноидов, получение которых невозможно из животной пищи.

Представленные данные по использованию энергии, запасенной в детрите, у *P. planifrons* находятся в определенном диссонансе с таковыми для раков *O. luteus* и *O. punctimanus* (Whitledge, Rabeni, 1997). Они опровергают ранее достаточно распространенное мнение, что большую часть необходимой энергии раки берут из потребляемого детрита и растений, и подтверждают вывод В. Т. Момота (Momot, 1995) о чрезмерном преувеличении значения этих источников питания для раков. В то же время есть данные (Evanas-White et al., 2001), что в реке в высокотравной прерии (Канзас, США) изотопный состав тканей раков *Orconectes nais* и *Orconectes neglectus* больше походил на грубый органический детрит (частицы детрита > 1мм) и нитчатые зеленые водоросли, но не соответствовал изотопному составу тонкого органического детрита (частицы 0,071–1,0 мм), перифитону и беспозвоночным. Схожие результаты о значении детрита в питании получены для раков *Pacifostacus leniusculus* и *Procambarus clarkia* (Crehuet et al., 2007). Таким образом, потребление и усвоение энергии, запасенной в детрите, зависит от конкретных условий обитания раков и должно определяться рядом факторов, которые еще надлежит установить. Однако не вызывает сомнения, что использование традиционного метода анализа питания через анализ содержимого желудков при его безусловной полезности обеспечивает преувеличенную оценку потребления детрита и растений раками по сравнению с потреблением животной пищи, что ведет к ошибочным заключениям о роли раков в водных трофических сетях (Crehuet et al., 2007).

На основании анализа стабильных изотопов авторы (Parkyn, Collier, Hicks, 2001) делают вывод, что нет онтогенетических изменений в питании раков. Раки разных размеров ассимилируют энергию для своих тканей из схожих источников питания, т. е. независимо от размеров особей соотношение беспозвоночных в рационе относительно постоянное. Этот вывод также звучит достаточно необычно, поскольку многие виды раков показывают онтогенетические изменения в рационе: молодь потребляет в большей степени беспозвоночных, взрослые питаются преимущественно детритом (Goddard, 1988). Эти изменения объясняются как большой потребностью растущих ювенильных особей в белковой пище (Momot, 1995), так и потерей резвости и невозможностью взрослых раков хватать быстродвигающихся беспозвоночных. Отмечается, что широкопалый рак длиной больше 60 мм *CL* не в состоянии схватить зоопланктон (Abrahamson, 1966, цит. по: Meakin, Qin, Mair, 2008). Но согласно другим исследованиям (Meakin, Qin, Mair, 2008), нет разницы в потреблении зоопланктона при сравнении раков массой от 5 до 45 г. Более того, способность схватывать зоопланктон у мелких раков была ниже, чем у трех больших размерных классов. Как отмечают (Parkyn, Collier, Hicks, 2001), методом анализа содержимого желудков раков можно обнаружить онтогенетические изменения в их питании. Но анализ стабильных изотопов не показывает онтогенетических изменений в питании раков. Раки разных размеров ассимилируют энергию для своих тканей из схожих источников питания.

6.3. Общие закономерности питания

Изложенный материал позволяет утверждать, что раки – всеядные животные, предпочитающие животную пищу, и их следует рассматривать преимущественно как хищников. Не вызывает сомнений, что особенности питания отдельных популяций раков определяются факторами среды в конкретных местообитаниях. Для хищников плотность жертв и плотность хищника будут теми основополагающими факторами, которые обусловят соотношение жертв в рационе. Если раки преимущественно хищники, то между процентным содержанием животной пищи в питании раков и биомассой беспозвоночных макробентоса устанавливается положительная связь, а между плотностью раков и процентом животной пищи в рационе – отрицательная. Полученные данные приведены в табл. 6.4 (Алехнович, 2009а).

Собрать необходимый материал для данной таблицы было достаточно сложно. Например, там, где показан диапазон изменений параметра, были взяты средние значения. Но чаще приходилось анализировать данные рисунков или таблиц и самостоятельно выделять значения параметра (в табл. ≈).

Таблица 6.4. Процент животной пищи в рационе раков

Вид	Местообитание	Процент животной пищи, %	Биомасса зообентоса, г/м ²	Плотность раков, экз./м ²	Источник
<i>Astacus leptodactylus</i>	Р. Дон	49,0	79,2	≈0,05	Шполянская, 1980; Черкашина, 2002, с. 39–62
<i>Astacus leptodactylus</i>	Оз. Катлабух	47,7	4,03	0,17	Бродский, 1981, с. 42–57
<i>Astacus leptodactylus</i>	Р. Дон	57,5	211,0	≈0,07	Черкашина, 1985
<i>Astacus leptodactylus</i>	Каспийское море	71,8	500–1000	≈0,07	Черкашина, 2002, с. 39–62
<i>Astacus astacus</i>	Оз. Стейнсфиорд	14	–	0,21	Hessen, Skurdal, 1986; Hessen et al., 1989a
<i>Astacus pachypus</i>	Р. Дон	86,1	260,0	–	Черкашина, 2002, с. 39–62
<i>Astacus pachypus</i>	Каспийское море	92,4	500–1000	0,01	Черкашина, 2002, с. 39–62
<i>Orconectes luteus</i>	Р. Озарк	19	2,0–2,2	5,6	Rabeni, Gossett, McClendon, 1995
<i>Orconectes punctimanus</i>	Р. Озарк	13	2,0–2,2	1,1	Rabeni, Gossett, McClendon, 1995
<i>Orconectes propinquus</i>	Залив Джорджия Онтарио	10,8	–	30	Saffran, Barton, 1993
<i>Austrapotamobius pallipes</i>	Оз. Белое, Ирландия	18	–	0,12	О’Keeffe, 1986, цит. по: Matthews, Reynolds, Keating, 1993

Процент животной пищи в рационе раков в зависимости от биомассы зообентоса и плотности раков оказался достаточно высокий. Для описания этой зависимости была использована логарифмическая функция, которая подходила наилучшим образом (Alekhnovich, 2008):

$$Y = 10,08 \ln B + 15,01, \quad R^2 = 0,81, \quad (6.1)$$

$$Y = -9,16 \ln D + 27,28, \quad R^2 = 0,59, \quad (6.2)$$

где Y – процент животной пищи в рационе раков, B – биомасса макрозообентоса ($\text{г}/\text{м}^2$), D – плотность раков ($\text{экз.}/\text{м}^2$).

Высокие значения коэффициента детерминации говорят о хорошем приближении линии регрессии к наблюдаемым данным.

Коэффициент детерминации в уравнении (6.2) можно еще больше повысить, если исключить из анализа два мелких вида раков – *Orconectes luteus* и *Orconectes propinquus*, которые по своим размерам значительно уступают другим сравниваемым видам. В таком случае уравнение будет иметь вид:

$$Y = -18,12 \ln D + 4,03, \quad R^2 = 0,71. \quad (6.3)$$

Всеядные раки встроены во многие пищевые цепи. Приведенные в табл. 6.4 и обработанные математически данные показывают, что всеядные раки в соответствии с условиями различных местообитаний потенциально могут менять и меняют свою трофическую позицию и роль. При наличии в достаточном количестве кормового зообентоса раки остаются потребителями животной пищи, при ее недостатке, что может быть вызвано низкой биомассой бентоса или высокой биомассой раков, они переходят на другие объекты питания – растения и детрит.

Таким образом, приняв во внимание современные представления о питании раков как преимущественно потребителей животной пищи, можно систематизировать данные об особенностях их питания и сделать вывод, что условия обитания определяют процент животной пищи в рационе раков. Становится понятной значительная изменчивость состава рациона в отдельных популяциях раков, которая будет определяться как биомассой зообентоса, так и собственной плотностью популяции раков. Используя полученные закономерности, можно точнее и полнее оценивать функциональную роль раков в водных экосистемах.

Предложенная модель очень упрощена. Особенности питания раков могут обуславливаться кроме предложенных факторов (обилие жертв и хищников) рядом других. Известно, что трофическое местоположение сигнального рака *Pacifastacus leniusculus* положительно связано с трофическим статусом озер (Stenroth et al., 2008). Более высокая трофическая позиция раков в эвтрофных озерах является следствием изменений в рационе раков. Авторы нашли доказательства того, что ширина литорали озера находит свое отражение в трофическом статусе раков. В озерах с широкой литоралью раки оказываются выраженными хищниками. Более широкая литоральная зона обеспечивает развитие внутривидовых различий в трофической позиции особи, в то время как в озерах с узкой литоральной зоной этого не происходит. Различия в качестве местообитаний между и внутри озер влияют на трофическую позицию всеядных раков. Эти наблюдения можно рассматривать как дальнейшее развитие гипотезы, что усложнение условий среды обитания, ее гетерогенность увеличивают преимущества хищников в большей степени, чем жертв, поскольку снижают внутривидовую конкуренцию между хищниками (избегание, демон-

страция угроз, нанесение повреждений, драки) и увеличивают время на потребление пищи. Если пищи в достатке, скорость потребления жертв должна зависеть от плотности раков и сложности среды обитания (Corkum, Cronin, 2004). Очевидно, что использованный упрощенный подход – определение взаимосвязи биомассы бентоса и доли животной пищи в рационе раков – позволяет объяснить то многообразие получаемых, иногда диаметрально противоположных, результатов по особенностям питания раков в конкретных местообитаниях (Алехнович, 2009).

Таким образом, для идентификации объектов питания раков прямой метод, основанный на анализе содержимого желудков, является основным и традиционным. В данном случае метод полезен и позволяет достичь требуемого результата, но для определения трофического статуса раков он не подходит, так как возможны ошибки и преувеличение роли растительной пищи и детрита (Crehuet et al., 2007).

Биомасса раков, равно как и плотность, наряду с продукцией являются важнейшими особенностями популяций раков при оценке их потенциальной функциональной роли и экономического значения.

6.4. Предельная плотность популяций речных раков

Решение многих задач по управлению численностью популяций раков, их рациональному использованию и воспроизводству требует оценки плотности. Плотность понимается нами как число раков, приходящихся на единицу площади.

Плотность раков в естественных водоемах может изменяться от малых величин до более чем 10 экз./м². Так, американский рак *Orconectes rusticus* активно расселяется по водоемам Северной Америки и в новых местах обитания может достигать необычно высокой плотности – 15 экз./м² взрослых особей (Lodge et al., 2000). В заливе Джорджия (Georgian) оз. Гурон плотность мелких и наиболее многочисленных особей *Orconectes propinquus* (Gerard) порядка 30 экз./м² в зоне камней на глубине меньше 4 м, с увеличением глубины до 25 м наблюдается снижение численности (Saffran, Barton, 1993). Плотность *Orconectes virilis* в низкопродуктивном озере Мичиган составляет 1,9–6,0 экз./м² (Dorn, Wojdak, 2004). Можно утверждать, что в северо-восточной Америке обычно плотность раков находится в диапазоне от 1–8 до 18 экз./м² (Perry, Lodge, Lamberti, 1997). Следует также учитывать, что раки Европы по сравнению с американскими характеризуются большими размерами. По этой причине их плотность в водоемах в целом будет меньше. Так, плотность белоклешневого рака *Austropotamebius palpeus* в р. Ивел (Ivel) в Англии составляла 1,2–1,4 экз./м². Распространение раков было приурочено к погруженной водной растительности (Peay, Proud, Ward, 2006). Однако и этот вид может создавать высокую плотность в благоприятных местах обитания. Вдоль корней деревьев, в расщелинах и на твердых грунтах *A. palpeus* встречается в относительно

больших количествах, максимальная плотность среди булыжников – 20 экз./м², но чаще – 2,0 экз./м². В р. Дэнфорд Брук (Danford Brook) (центральная Англия) средняя плотность 11–16 экз./м², на сильном течении их не было, но в кучах веток плотность доходила до 50 экз./м². В канале Худдерсфилд Нэрроу (Huddersfield Narrow) (северная Англия) были обловлены раки с площади 30 м² вдоль каменной стены и моста, и минимальная плотность составила 18 экз./м² (Holdich et al., 2006).

Сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus* является тем видом американских раков, размеры которых вполне сопоставимы с размерами широкопалого или длиннопалого раков. Ранее этот вид активно вселялся в водоемы Западной Европы. В местах его естественного обитания в водохранилище Билличинук плотность колеблется от 0,24 до 1,13 экз./м² (Lewis, Horton, 1997).

Джозеф Коссаковский (Kossacowski, 1974) отмечает, что плотность раков *O. limosus* в водоемах Польши колеблется в широких пределах от 0,4 экз./м² на шельфе до 27,0 экз./м² в зоне погруженной высшей водной растительности. В Германии в небольшом мезотрофном озере средняя плотность полосатого рака равна 0,22 экз./м² (Haertel-Borer et al., 2005). Плотность красного болотного рака *Procambarus clarkia* в водоемах Италии (Тоскана) составила 14 экз./м² (Scalici, Gherardi, 2007).

В высокопродуктивных озерах Литвы средняя плотность широкопалого рака может составить 1,0–1,5 экз./м² (Цукерзис, 1970, с. 111–125), в небольших озерах Бранденбурга средняя плотность изменяется от 0,68 до 1,12 экз./м² (Schulz, Sypke, 1999). В Псковской обл. России в оз. Березно плотность широкопалого рака 0,4 экз./м² (Fedotov, Fedotov, Vykadorova, 1999).

В Финляндии плотность взрослых особей в исследуемых озерах была 0,6–1,4 экз./м² ($TL > 70$ мм), а на водотоке – около 2,5 экз./м², повышаясь до нескольких особей на квадратный метр в оптимальных биотопах (Westman, Pursiainen, 1982). В наиболее ракопродуктивном озере Норвегии Стеинсфиорд на площадях с глубинами 0–10 м плотность раков длиной больше 70 мм TL составила 0,21 экз./м² (0,13–0,36) (Hessen, Skurdal, 1989; Hessen, Kristiansen, Skurdal, 1993).

Плотность длиннопалого рака в водоемах Украины колеблется в широких пределах, но максимальные значения близки к 1,5 экз./м². Каховское водохранилище – 0,20–0,31 экз./м² в верхней части, р. Конци – 0,02–0,04 экз./м² в прибрежной. В средней части р. Томакивка – 0,07–0,60 экз./м², в нижней – 0,20–0,48 экз./м². В разные годы плотность несколько менялась и доходила до 1,4 экз./м². Такие плотности раков создавали годовики и двухлетки (Бродский, 1981, с. 77–86).

В Швейцарии в пруду численность раков определялась активным методом лова с использованием легководолазной техники. Установлено, что в некоторых местах численность длиннопалого рака была больше 10 экз./м² (Stucki, 1999).

В сводке по оценке влияния чужеродных видов раков на водные экосистемы Европы (Gherardi, 2007) приводятся сведения по предельным плотностям

некоторых видов. Чужеродные виды: плотность *O. limosus* в Польше может доходить до 77 экз./м², *O. rusticus* в реках Северной Америки – до 21, *P. leniusculus* в реках Англии – до 21,7 экз./м². Аборигенные, находящиеся под угрозой исчезновения рака Европы и других частей света: максимальная плотность *A. astacus* в Швеции – до 14,3 экз./м², *A. pallipes* во Франции – до 3, *C. japonicus* в Японии – 3,6, *P. fortis* в США – 0,83, *Paranephrops planifrons* в Новой Зеландии – 3,3 экз./м².

В водоемах Беларуси максимальная средняя численность половозрелых особей длиннопалого рака равна 2,14 экз./м² в оз. Олтуш. Но плотность может быть и выше на отдельных участках водоема. Например, в водохранилище Светлогорском в пересчете на 1 м² численность длиннопалого рака составила порядка 1,85 раков на плесах. На свале глубин численность раков была больше и колебалась от 2,3 до 4,3 экз./м², в кутовой части заливов – порядка 0,2 экз./м². Визуальная оценка численности раков аквалангистом в различных местообитаниях колеблется от 1 до 12 экз./м² (Алехнович, Кулеш, 2002; 2005). Численность широкопалого рака на р. Нечерская в отдельных местах с обрывистыми берегами составляла 5 экз./м² (Kulesh, Alekhnovich, Ablov, 1999). Работа аквалангистов на озерах Беларуси позволила выяснить некоторые особенности распространения раков в водоеме. Часто раки концентрировались на глубинах 5–7 м в зоне, где заканчивается пояс погруженных высших водных растений и/или хары. В таких местах водоема раки создавали скопления до 5 экз./м² (Алехнович, 2015).

Таким образом, в естественных местах обитания в ракопродуктивных водоемах средняя плотность облавливаемой части (как правило, промысловых половозрелых раков) обычно колеблется возле значений, составляющих 1–3 экз./м².

Но какой может быть максимально возможная плотность в условиях, близких к оптимальным, и как она меняется с ростом особей?

Плотность – основополагающий фактор, определяющий прежде всего скорость роста и выживаемость раков. В естественных популяциях изучение влияния плотности на рост и выживаемость раков из-за множества неучитываемых факторов и высокой погрешности их оценки провести практически невозможно. Но в экспериментальных условиях в аквакультуре оценка влияния плотности на рост и выживаемость раков вполне осуществима.

В аквакультуре определяющими факторами являются качество воды, температура, обеспеченность пищей, плотность. Рассчитать и обеспечить надлежащее качество воды и достаточное количество полноценной пищи можно исходя из потребностей одной особи, равно как и установить оптимальную температуру. Но плотность – комплексный фактор, влияние которого на рост особей реализуется непосредственно и опосредованно через систему факторов, которые, в свою очередь, являются переменными и могут находиться во взаимосвязи между собой. Это делает сложным и неоднозначным оценку влияния плотности на рост особей.

В рекомендациях по выращиванию раков плотность колеблется в очень широких пределах. Например, в аквакультуре европейских видов раков при выращивании личинок на начальных этапах онтогенеза рекомендуемая плотность варьируется от 30 до 2000 (Ackefors, 2000) или даже до 5000 экз./м² (Черкашина, 2007), в таком же широком диапазоне она меняется и при экспериментальных исследованиях роста молоди (Мицкевич, 1989; Ulikowski, Krzywosz, Smietana, 2006; Kozak et al., 2007; Harlioğlu, 2009 и др.).

Очевидно, что минимальная плотность определяется ценностью для экспериментатора данных особей, редкостью вида, желанием получить в опытах максимальную скорость роста и минимальный уровень смертности, но верхняя граница плотности определяется уже механизмами, которые присущи собственно группе выращиваемых особей как саморегулирующейся системе. С ростом плотности снижается скорость роста и повышается уровень смертности (Huner, 1999).

Речные раки – бентосные организмы, поэтому их молодь ориентирована перемещаться в двумерном пространстве. Как следствие, на ограниченной площади может разместиться лишь некоторое конечное число их особей соответствующих размеров. Очевидно, в процессе роста молоди это число будет постоянно снижаться. Однако неясными остаются вопросы: до каких пределов возрастания плотности будет продолжаться снижение скорости роста, существует ли верхний предел плотности, при котором особи перестают расти? Иными словами, какой может быть предельная емкость единицы площади, необходимой для молоди раков, и возможно ли ее установить?

В соответствующей литературе прямых ответов на поставленные вопросы не обнаружено. В связи с этим нами на основе анализа доступных литературных источников предлагаются новые методы определения предельной плотности выращивания сеголетков длиннопалого рака *A. leptodactylus* в аквакультуре. Первый метод основан на оценке сопряженных изменений площади, занимаемой растущей особью, и соотношения между ней и общей площадью, на которой производится выращивание. Вторым методом предполагается анализ изменений удельной скорости роста разновозрастных особей в градиенте плотности посадки.

Представляется, что верхний предел плотности, при которой раки теряют способность расти, можно определить исходя из площади поверхности, занимаемой одной особью (S). Молодь *A. leptodactylus* имеет выступающие по бокам головогруды четыре пары ходильных ног и направленные вперед клешни (рис. 6.1, *a*), что необходимо учитывать при расчетах S . В целом форма площади, занимаемой одной особью, близка к форме эллипса (рис. 6.1, *б*). Его большая ось АВ соответствует максимальной длине особи (M_L), или расстоянию от кончика клешней до конца тельсона. Малая ось CD соответствует наибольшей ширине особи (M_w), т. е. размаху четвертой (задней) пары ходильных ног (рис. 6.1, *б*). Отсюда площадь, занимаемую одной особью *A. leptodactylus*, можно определить согласно уравнению

$$S = (\pi/4)(M_w M_L). \quad (6.4)$$

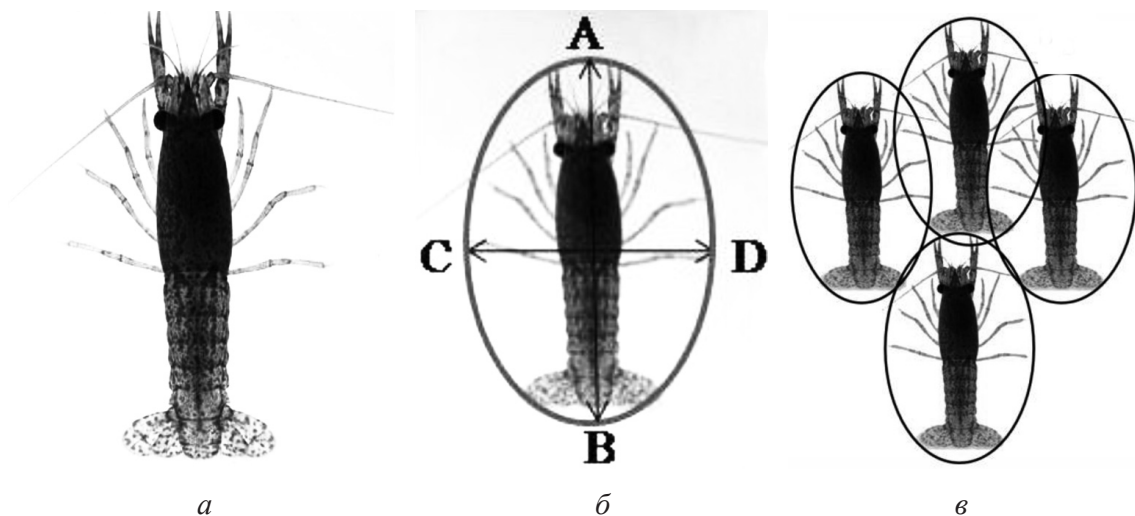


Рис. 6.1. *a* – внешний вид сеголетки *A. leptodactylus* в возрасте 1,5 мес; *б* – форма тела *A. leptodactylus*, вписанная в овал; *в* – расположение молоди *A. leptodactylus* на плоскости по принципу максимальной упаковки

Нами определены значения M_L и M_w в выборках сеголетков *A. leptodactylus* в возрасте 30 суток (период раннего развития), 65 суток (молодь, полностью прошедшая метаморфоз) и 120 суток (продолжительность сезона вегетации для сеголетков в водоемах умеренной зоны).

Расчеты удельной скорости роста особей проведены на основе анализа доступных нам литературных данных по весовому или линейному росту сеголетков *A. leptodactylus* в зависимости от плотности посадки в условиях эксперимента. Анализировались данные только по выращиванию сеголетков *A. leptodactylus* в лабораторных аквариумах и приравненным к ним емкостям (Ulikowski, Krzywosz, Smietana, 2006; Harlioğlu, 2009; Ulikowski, Krzymosz, 2004; 2005; Grozev, Zaikov, 2000; Mazlum, 2007).

Для сравнения брались раки одинакового возраста, которые выращивались в близких температурных условиях. Предполагалось, что в этих исследованиях большинство факторов среды имело вполне сопоставимые характеристики и было близко к оптимальным для молоди *A. leptodactylus*: особи были обеспечены в нужном количестве качественной пищей, а рециркуляция воды через биофильтры или периодическая смена воды обеспечивали ее приемлемое качество.

Значения удельной скорости роста массы особей (C_w , сут⁻¹) рассчитывали общепринятым способом (Алимов, 1989). При расчетах C_w средняя масса новорожденных личинок бралась из анализируемых литературных источников; если таких данных не было, средняя масса принималась равной 32 мг.

Если в работах приведены данные только по линейному росту сеголетков, расчеты C_w проводили следующим образом. Значение C_w находится в простом соотношении с удельной скоростью линейного роста сеголетков (C_L):

$$C_w = bC_L, \quad (6.5)$$

где b – показатель степени в уравнении зависимости массы тела особи от ее длины.

В уравнении (6.5) для длиннопалого рака чаще всего значение b близко к 3, поэтому для расчетов принимали, что $b = 3,0$.

В анализируемых нами работах, как правило, указываются начальная и конечная плотности посадки молоди и изменения массы (или размеров) особей в течение времени наблюдений. Поэтому для дальнейшего анализа использовали среднюю плотность посадки (N), которая определялась как среднее арифметическое между численностью особей в начале и конце периода наблюдений с учетом смертности особей.

В предыдущих исследованиях с выборками сеголетков *A. leptodactylus* из водоемов Беларуси установлено, что в среднем $M_w = 0,75M_L$. По этим данным нами рассчитаны согласно уравнению (6.4) значения площади, занимаемой одной особью (S), для особей в возрасте 30, 65 и 120 суток (табл. 6.5). Далее по величинам S определена максимально возможная плотность посадки (N_{\max}) у особей этих возрастных групп:

$$N_{\max} = 1 \text{ м}^2/S. \quad (6.6)$$

Очевидно, значения N_{\max} в определенной степени можно рассматривать как показатель максимальной емкости среды при выращивании сеголетков *A. leptodactylus* в аквакультуре без пищевого лимитирования и в оптимальных условиях среды. В процессе роста сеголетков значения S быстро увеличиваются с возрастом раков, соответственно этому уменьшаются и значения N_{\max} (табл. 6.5).

Данные по зависимости удельной скорости роста (C_w , сут⁻¹) сеголетков *A. leptodactylus* разных возрастных групп от плотности посадки (N , экз./м²) представлены на рис. 6.2. Из него следует, что у сеголетков в возрасте 30 суток статистически значимая зависимость C_w от N отсутствует (рис. 6.2, а). Коэффициент корреляции r для исследованного массива данных составляет $-0,120$. Это можно объяснить тем, что начальная плотность посадки новорожденных личинок *A. leptodactylus* в использованных нами работах не превышала 1500 экз./м², что значительно ниже N_{\max} для возраста 30 суток.

Таблица 6.5. Линейные размеры особей, занимаемая ими площадь пространства (S) и максимальная плотность посадки (N_{\max}) у сеголетков *A. leptodactylus* в разном возрасте

Возраст, сут	M_L , см	M_w , см	S , см ² ; рассчитано по (6.4)	N_{\max} , экз./м ² , рассчитано по (6.6)	N_{cr} , экз./м ² , рассчитано по (6.7)
30	2,02	1,52	2,4	4167	–
65	2,77	2,08	4,5	2222	4168
120	5,04	3,78	15,0	667	1356

Для двух других возрастных групп (65 и 120 суток) установлено четное снижение C_w с увеличением плотности посадки (рис. 6.2, б). Выявленная зависимость вполне может быть описана уравнением линейной регрессии типа

$$C_w = a - bN, \quad (6.7)$$

где a – максимальное значение C_w , достигаемое при плотности посадки (N), близкой к нулю; b – эмпирическая константа, характеризующая угол наклона линии регрессии к оси абсцисс. В численной форме уравнение (6.7) для возраста 65 суток имеет вид:

$$C_w = 0,033342 - 0,000008N. \quad (6.8)$$

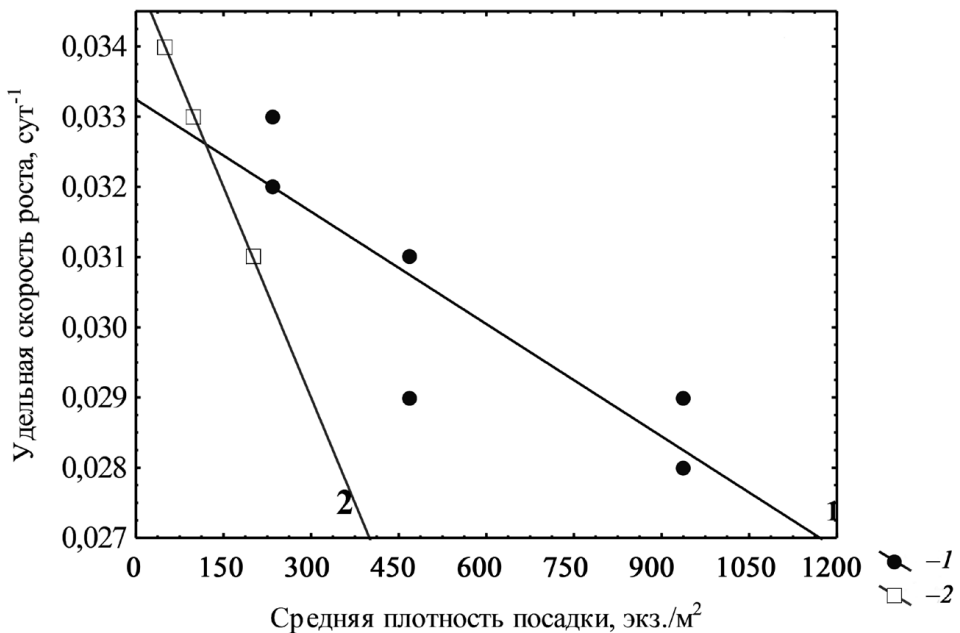
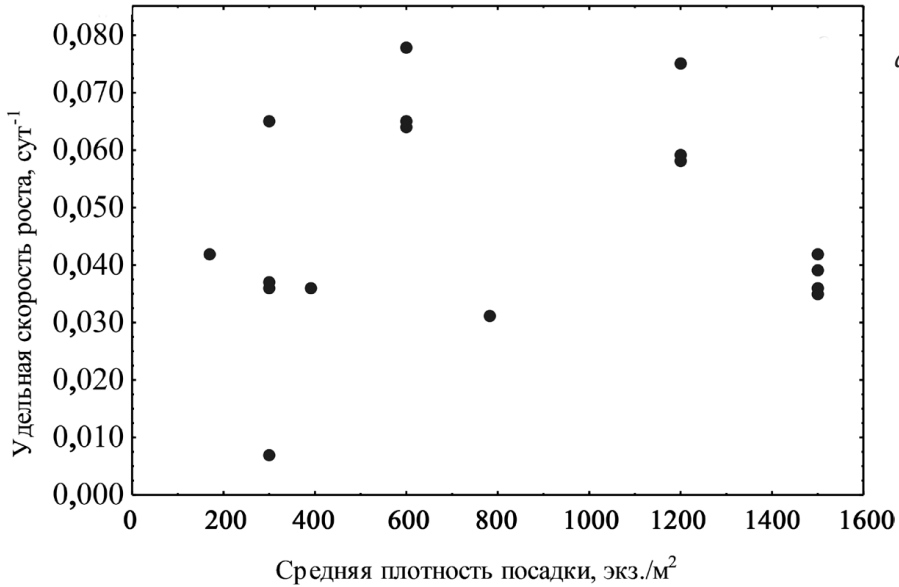


Рис. 6.2. Зависимость удельной скорости роста (C_w , сут^{-1}) у сеголетков *A. leptodactylus* от разной плотности посадки: *a* – возраст 30 сут (Ulikowski, Krzywosz, Smetana, 2006; Ulikowski, Krzywosz, 2006; Ulikowski, Krzywosz, 2004); *б* – возраст 65 сут (1) и 120 сут (2) (Harlioğlu, 2009; Mazlum, 2007). Прямая 1 – линия регрессии уравнения (6.8); прямая 2 – линия регрессии уравнения (6.9)

Коэффициент корреляции r между C_w и N для (6.8) равен $-0,871$, уровень значимости p для r составляет $0,024$, что свидетельствует о статистической значимости выявленной зависимости.

Для возраста 120 суток, что приблизительно соответствует длительности вегетационного периода роста для сеголетков, аналогичное уравнение имеет вид:

$$C_w = 0,035264 - 0,000026N, \quad r = -0,999, \quad p = 0,017. \quad (6.9)$$

Таким образом, удельная скорость роста сеголетков в возрасте 65 и 120 суток снижается прямо пропорционально плотности их посадки. При этом у старших особей снижение C_w с возрастанием плотности выражено сильнее, чем у более молодых (рис. 6.2, б).

Уравнение (6.7) позволяет определить теоретическую плотность посадки (N_{cr}), при которой рост особей прекращается, т. е. значение C_w становится равным нулю. Поскольку $N_{cr} = a/b$, для возраста 65 суток $N_{cr} = 0,033342/0,000008 = 4168$ экз./м², а для возраста 120 суток $N_{cr} = 0,035264/0,000026 = 1356$ экз./м².

Полученные значения N_{cr} для указанных возрастов приблизительно в 2 раза превышают значения N_{max} , рассчитанные по площади, занимаемой одной особью (табл. 6.5). Одной из причин подобных расхождений, вероятно, является определенное завышение площади, занимаемой одной особью. Теоретически возможное расположение особей на плоскости по принципу максимальной упаковки увеличивает их число на единице площади (рис. 6.1, в).

Второй возможной причиной может быть отсутствие данных по временной динамике уровня смертности в период экспериментов в использованных нами работах. В наших расчетах плотность сеголетков в период роста принималась равной среднему арифметическому для значений плотности в начале и конце периода наблюдений. Это предполагает прямолинейное снижение численности особей с их возрастом, что, строго говоря, не соответствует действительности. Смертность сеголетков речных раков обычно максимальна в начальном периоде их роста, как правило, не превышающем первого месяца жизни (первые 1–3 межлиночных периода). В более старших возрастах уровень их выживаемости снижается незначительно (Кулеш, Алехнович, 2010). Поэтому расчет средней плотности особей за период выращивания только по ее значениям в начале и конце периода роста может привести к существенному ее завышению для более старших возрастов.

Рассчитанные обоими методами максимальные значения плотности посадки сеголетков *A. leptodactylus* в возрасте 65 и 120 суток в условиях аквакультуры были близки по значениям (табл. 6.5). Это дает основания утверждать, что емкость среды при культивировании сеголетков будет постоянно снижаться по мере их роста и к возрасту 120 суток не будет превышать 600–1200 экз./м².

Наблюдается отрицательная зависимость между плотностью посадки сеголетков в более старших возрастах и удельной скоростью их роста в указанных возрастах (рис. 6.2, б), что обусловлено быстрым исчерпанием емкости среды по мере роста особей. Это дает возможность, исходя из конкретной

задачи аквакультуры, альтернативы получения в конце периода выращивания с единицы площади большего количества мелких особей или меньшего числа более крупных особей.

Для особей в возрасте 30 суток подобной зависимости не установлено, поскольку даже при достаточно высокой плотности (до 1600 экз./м²) емкость среды для данной возрастной группы далека от исчерпания. Характерно, что в других экспериментах у сеголетков *A. leptodactylus* к возрасту 30–32 суток при низкой плотности (15–60 экз./м²) отмечены высокая выживаемость и достаточно независимый от плотности весовой рост (Franke, Wessels, Horstgen-Schwark, 2013). Очевидно, при минимальной плотности посадки скорость роста сеголетков определяется иными факторами – температурой, режимом питания и пр.

Однако выращивание раков при плотностях, близких к предельным, неизбежно приведет к включению в их группах определенных механизмов саморегуляции, направленных на достижение оптимальной плотности или хотя бы на приближение к ней. Поскольку пространственные ресурсы в условиях аквакультуры всегда ограничены, эти механизмы действуют по принципу отрицательной обратной связи.

В условиях повышенной плотности посадки рост особей приводит к постепенному исчерпанию ресурсов жизненного пространства для них, что является мощным лимитирующим фактором. Поэтому в условиях постоянной плотности при достижении особями определенных размеров их рост может вообще прекратиться. Этот теоретический вывод подтвержден в экспериментах по так называемому батарейному культивированию («battery culture») молоди речных раков поодиночке в отдельных ячейках (Barki et al., 2006). Данный метод позволяет устранить целый ряд негативных эффектов повышения плотности, в том числе интенсификации внутривидовой конкуренции, постлиночного каннибализма и пр. Однако постоянное повышение площади ячеек по мере роста особей с экономической точки зрения не всегда является целесообразным. Поэтому в большинстве случаев выращивание молоди раков в аквакультуре производится групповым способом, что требует учета влияния эффекта плотности на рост и выживаемость особей.

В аквакультуре речных раков плотность посадки представляет комплексный фактор, влияние которого на рост особей реализуется как непосредственно, так и опосредованно, через возрастную динамику выживаемости. Непосредственное воздействие может сказываться через ухудшение качества воды вследствие накопления в ней метаболитов, остатков пищи и пр., дефицит пищевых и пространственных (убежища и т. п.) ресурсов, интенсификацию внутривидовой конкуренции и постлиночный каннибализм (Lowery, 1988). Могут иметь место и другие факторы: изменение социальной структуры популяции, особенности поведения, химические и визуальные сигналы (Barki, Karplus, 2004).

В результате многочисленных исследований на гидробионтах из разных таксонов (креветки, моллюски, рыбы, личинки амфибий) доказано, что с уве-

личением плотности посадки отмечается снижение роста особей, а следовательно, и их средних размеров, повышение уровня смертности и размерной дифференциации (Шварц и др., 1976; Бигон, Харпер, 1989; Голубев, 1999; Huner, 1999).

У сеголетков *A. leptodactylus*, выращенных в аквакультуре при начальной плотности 2000 экз./м², в возрасте 3 месяцев четко выделяются две размерные группы (Голубев, Алехнович, Бакулин, 2015). Первую немногочисленную группу (до 3% от общей численности) составляли самые крупные особи («лидеры») с длиной тела 30–36 мм. Вторая группа ($\approx 97\%$ общей численности) включала гораздо более мелких особей («аутсайдеры») размером 17–30 мм. Это является типичным примером формирования социальной структуры в группах с доминированием «лидеров» над остальными особями. Считается, что торможение роста «аутсайдеров» вызвано специфическим воздействием на них метаболитов «лидеров», накапливающихся в ограниченном объеме воды (Шварц и др., 1976). «Лидеры» выходят из-под пресса внутривидовой конкуренции с «аутсайдерами» за пищевые и пространственные ресурсы, что в перспективе может обеспечить этой небольшой группе более быстрый рост в условиях повышенной плотности.

Речные раки принципиально отличаются от таких объектов аквакультуры, как моллюски или нехищные рыбы, наличием разных форм агрессивного поведения и каннибализма (Taugbøl, Skurdal, 1992), которые относятся к важнейшим факторам регуляции численности раков в ограниченном объеме пространства. В наибольшей степени от каннибализма страдают наиболее уязвимые перелинявшие особи. В первое лето жизни молодь *A. leptodactylus* линяет наиболее интенсивно, поэтому облинявшие особи являются потенциальными объектами нападения для более многочисленных особей, находящихся на стадии межлиньки.

Постлиночный каннибализм может привести к снижению численности молоди раков в замкнутых емкостях, где происходит их культивирование, до единичных экземпляров. Однако линьки у раков чаще всего происходят днем. Поэтому наличие достаточного числа подходящих убежищ, в которых раки как сумеречные животные скрываются в дневное время, достаточное количество корма и правильно подобранный режим освещения позволяют существенно снизить постлиночный каннибализм (Franke, Wessels, Horstgen-Schwark, 2013).

Другим важным условием успешного культивирования раков является учет их поведенческих особенностей. Увеличение плотности посадки раков приводит к интенсификации внутривидовой конкуренции, что выражается, в частности, в увеличении числа столкновений между собой и росте агрессивного поведения. Это может снижать скорость роста раков из-за возрастающих затрат энергии на активный обмен (Barki, Karplus, 2004). В группах молоди *A. leptodactylus*, выращиваемых в аквариумах, продолжительность и интенсивность антагонистических стычек вначале увеличивались, затем снижались по мере роста особей и становления иерархической структуры (Goessmann, Hemelrijk, Huber, 2000). При этом раки меняют стратегию борьбы с другими

особями, когда социальные обстоятельства меняются. Увеличение размеров группы снижает количество драк на 50% и их продолжительность на 80% (Patullo, Baird, Macmillan, 2009).

Агрессивное поведение также приводит к снижению потребления пищи, поскольку раки больше времени проводили в борьбе друг с другом. При увеличении гетерогенности среды обитания (рост числа потенциальных убежищ и укрытий) скорость потребления пищи (если она в достатке) возрастает, поскольку снижение внутривидовой конкуренции приводит к увеличению времени на поиски и потребление пищи (Corkum, Cronin, 2004). В экспериментах с красным болотным раком *Procambarus clarkii* показано, что если с увеличением плотности пропорционально увеличивать количество убежищ, то можно снизить негативное влияние плотности на скорость роста особей посредством смещения активного агрессивного поведения особей в сторону пассивного (Ramalho, Corgeia, Anastacio, 2008). Однако в исследованиях на менее агрессивном австралийском раке *Cherax quadricarinatus* не установлено статистически значимой зависимости между плотностью особей и их выживаемостью. Можно предположить, что снижение энергетических затрат на взаимодействие между особями может привести к увеличению скорости их роста. При этом удельная скорость роста *C. quadricarinatus*, как и *A. leptodactylus* снижалась с увеличением плотности посадки (Jones, Ruscoe, 2000).

В целом предпринимаемые в последние годы попытки найти ключевые факторы, регулирующие скорость роста молоди речных раков в условиях аквакультуры, не дали однозначного результата. Очевидно, скорость роста определяется сложным взаимодействием между плотностью посадки, пищевой обеспеченностью, гетерогенностью среды, интенсивностью внутривидовой конкуренции, особенностями биологии и поведения особей и др., относительное влияние которых на их скорость роста и выживаемость может быть неодинаковым у разных видов. Это предполагает дальнейшие исследования в указанных направлениях с применением специальных схем экспериментального дизайна и адекватных методов многофакторного статистического анализа.

Тем не менее можно считать установленным снижение удельной скорости роста сеголетков речных раков, по меньшей мере старших возрастных групп, в градиенте плотности. Также на примере *A. leptodactylus* разработаны подходы к определению максимальной плотности выращивания сеголетков в аквакультуре, которые вполне возможно использовать и для других видов речных раков. Это, в свою очередь, создает основу для дальнейшей разработки оптимальной стратегии их культивирования, позволяющей в значительной степени нивелировать отрицательные последствия разных факторов (каннибализм, внутривидовая конкуренция), влияющих на рост особей, с целью получения максимального выхода сеголетков желательных размеров и массы.

Таким образом, по характеру питания раки всеядны, питаются разнообразными видами беспозвоночных, растениями, детритом и в состоянии пере-

ключаться с одного вида корма на другой. Основным источником энергии и вещества для роста тканей раков как молоди, так и взрослых особей является животная пища. Растения и детрит следует считать второстепенным кормом. Предпочитаемыми объектами питания раков являются моллюски, хиромиды. С увеличением плотности популяции раков наблюдается снижение доли животной пищи в рационе. С увеличением биомассы кормового бентоса доля животной пищи в спектре питания раков увеличивается.

Проведенные расчеты показывают, что теоретически плотность особей при выращивании в аквакультуре может быть десятки и сотни особей на 1 м^2 , с увеличением размеров раков плотность снижается. Например, на 1 м^2 может помещаться 110 раков общей длиной 11 см (см. уравнение (6.6)). Но в естественных местах обитания плотность, как правило, колеблется возле значений 1–3 экз./ м^2 , хотя есть единичные примеры водоемов, где плотность раков составляет десятки особей на 1 м^2 .

ПРОДУКЦИЯ И СМЕРТНОСТЬ ОСОБЕЙ ОБЛАВЛИВАЕМОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ДЛИННОПАЛОГО РАКА ВОДОЕМОВ БЕЛАРУСИ

Раки являются ключевыми видами в бентосных сообществах. Доминирующая трофическая роль раков в пресноводных экосистемах доказана в результате многочисленных исследований и не вызывает сомнения. Величины потока вещества и энергии от автотрофов к гетеротрофам, которые находятся на различных уровнях, в бентосных сообществах во многом определяются речными раками. Одновременно раки – ценный промысловый объект, эксплуатацию которого следует вести с учетом роста и пополнения популяций. Необходимой основой решения этих и других вопросов является определение продукции и продукционных возможностей речных раков.

Продукционные возможности речных раков Беларуси определялись на примере длиннопалого рака *A. leptodactylus*, поскольку это единственный промысловый вид наших вод.

7.1. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака оз. Олтуш

В оз. Олтуш до недавнего времени существовала многочисленная популяция длиннопалого рака, которая уже в течение нескольких десятилетий интенсивно эксплуатируется. Ежегодный вылов раков ориентировочно составлял около 10 т (Алехнович, Кулеш, 2000). Несмотря на интенсивную эксплуатацию, численность раков в озере оставалась на достаточно стабильном уровне, что подтверждается нашими исследованиями по оценке численности раков, проведенными в 1994, 1998 и 2004 гг. Однако весной 2005 г. произошла массовая гибель раков по причинам, которые так и не удалось до конца установить. Тем не менее за период, предшествующий элиминированию, нами собран материал по экологии длиннопалого рака оз. Олтуш, который позволил оценить продукцию облавливаемой части популяции.

Определение продукции возможно только после расшифровки возрастной структуры популяции. Возраст раков устанавливали путем анализа размерных гистограмм с использованием принципа «вероятностной бумаги». После выделения по размерной структуре годовых возрастных классов продукцию рассчитывали по уравнению (1.13) (см. гл. 1).

Возрастная структура популяции. Анализировалась размерная структура выборки, собранной в октябре. На рис. 7.1 показана кумулятивная кривая час-

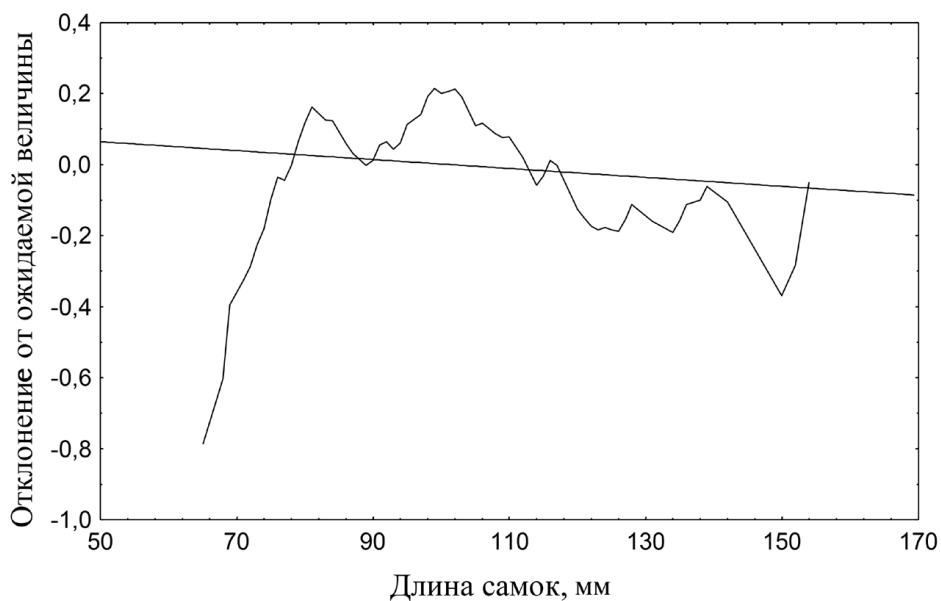
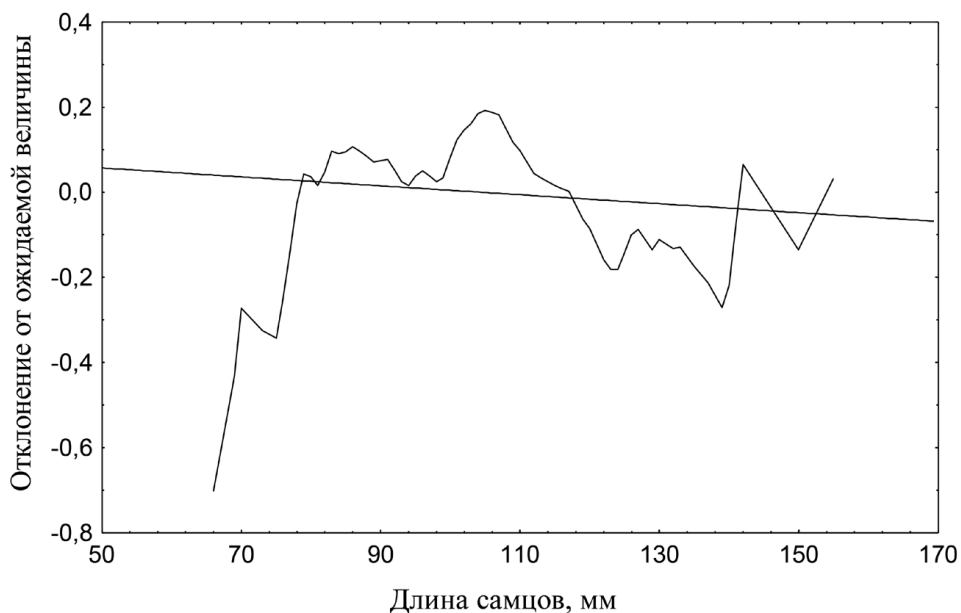


Рис. 7.1. Кривая распределения размеров самцов (*a*) и самок (*б*) длиннопалого рака оз. Олтуш как результат разброса частот встречаемости отдельных групп особей с использованием «нормальной вероятности»

тот встречаемости размеров самцов и самок в форме отклонения от ожидаемых модальных значений отдельных размерных классов.

Как видим, ломаные кривые на рис. 7.1 позволяют нам выделить порядка 6–9 пиков частотного распределения размеров. Не все из этих пиков можно идентифицировать как отдельные годовые возрастные классы, в особенности на краях размерного ряда, где появление пиков можно объяснить немногочисленностью анализируемой размерной группы. Низкая численность особей больших размеров объясняется их редкой встречаемостью в популяции, а небольшая

численность мелких раков – селективностью орудий лова. Мы выделили только пять размерных и, соответственно, возрастных классов. Возраст раков первого из выделенных классов с длиной особей от 66 до 93 мм у самцов и от 65 до 89 мм у самок нами определен как 2+, т. е. это раки на третьем году жизни. Основанием для такого утверждения являются следующие соображения: известно (Kulesh, Alekhnovich, 1999), что на первом году жизни (в возрасте 0+) раки в прудах Беларуси вырастают до размеров 30–40 мм. Мы считаем, что на втором году жизни (в возрасте 1+) они не смогут достичь средней длины 79–81 мм, поскольку даже в гораздо более благоприятных условиях в ильменях в дельте Волги раки достигают средних размеров 77 мм (Колмыков, 2001). Однако для низовьев Волги есть также данные (Нефедов, 1982), указывающие, что на втором году жизни раки могут достигать средних размеров 91–102 мм. И все же, принимая во внимание гораздо более суровые условия существования раков в озерах Беларуси по сравнению с таковыми ильменей дельты Волги, мы считаем, что длиннопалый рак оз. Олтуш достигает средних размеров 79–81 мм на третьем году жизни, т. е. в возрасте 2+. После того как мы определились с первой возрастной группой в анализируемой нами выборке, выделение следующих возрастных групп проходило относительно легко. Раки оз. Олтуш достигают возраста 6+, но их численность в этом возрасте меньше одного процента (табл. 7.1).

Массу особей определяли по рассчитанному нами общему для самцов и самок уравнению зависимости массы от длины раков:

$$W = 0,0296L^{2,977}, R^2 = 0,991, \quad (7.1)$$

где W – сырая масса особи, г; L – длина, см.

Продукция популяции. В основу расчетов положена средняя численность облавливаемой части популяции раков оз. Олтуш, которая была определена нами в количестве одного миллиона особей (Кулеш, Алехнович, 1997). Используя эти данные и учитывая, что соотношение самцов и самок в уловах было 0,49:0,51 соответственно, мы рассчитали продукционные характеристики длиннопалого рака оз. Олтуш (табл. 7.2).

Таблица 7.1. Размерно-возрастная структура облавливаемой части популяции длиннопалого рака оз. Олтуш

Возраст, лет	Самцы				Самки			
	Диапазон длины, мм	Средняя длина, мм	Средняя масса, г	Количество, %	Диапазон длины, мм	Средняя длина, мм	Средняя масса, г	Количество, %
2+	66–93	79	13,9	30,0	65–89	81	15,0	27,5
3+	94–123	105	32,5	49,4	90–123	106	33,4	55,1
4+	124–138	127	57,2	14,1	124–134	128	58,5	10,9
5+	139–150	142	79,7	5,9	135–150	139	74,8	5,0
6+	151–155	155	103,5	0,6	151–154	154	93,9	1,5

Суммарная биомасса самцов облавливаемой части популяции составила 16471,6 кг, суммарная соматическая продукция – 8945,6 кг/год. Соответственно

P/B коэффициент для самцов облавливаемой части популяции оказался равен 0,54. Суммарная биомасса самок составила 17367,2 кг, соматическая продукция – 9077,3 кг/год. Рассчитанный таким же образом P/B коэффициент для самок равен 0,52. Необходимо подчеркнуть, что в основу расчетов соматической продукции облавливаемой части популяции самцов и самок длиннопалого рака оз. Олтуш положены полученные ранее данные по абсолютной численности раков этого озера (Кулеш, Алехнович, 1997).

Таблица 7.2. Продукция половозрелой части популяции длиннопалого рака оз. Олтуш

Возраст, лет	Самцы				Самки			
	Численность, тыс.	Прирост массы особи, г	Биомасса, тыс. г	Продукция, тыс. г	Численность, тыс.	Прирост массы особи, г	Биомасса, тыс. г	Продукция, тыс. г
2+	147,0	–	2043,3	–	140,2	–	2103,0	
3+	242,06	18,6	7868,2	3618,2	281,0	18,4	9385,4	3875,6
4+	69,09	24,7	3952,5	3842,7	55,6	25,1	3252,6	4224,3
5+	28,91	22,5	2303,3	1102,5	25,5	16,3	1907,4	660,9
6+	2,94	24,0	304,3	382,2	7,6	19,1	713,6	316,6

При оценке плотности поселения раков среднеквадратичное отклонение составляет почти такую же величину, как и среднее значение численности раков на единицу площади, т. е. среднее количество раков в озере может изменяться в больших пределах и взятую нами для определения продукции численность раков, равную 1 млн, следует рассматривать как достаточно ориентировочную. Тем не менее при всех допущениях, которые мы сделали, отметим, что вылов раков из оз. Олтуш (10 т) составляет 55,5% от общей продукции (18 т) облавливаемой части популяции.

Длиннопалый рак является долгоживущим, многократно размножающимся видом. Откладка яиц на плеоподы происходит в ноябре–декабре, выклев личинок в конце мая – начале июня. В озере самки начинают созревать в возрасте 2+, и в возрасте более 3 лет они все становятся половозрелыми. С увеличением массы самок увеличивается масса яиц. Эту зависимость мы описали как прямолинейную (рис. 7.2):

$$W_{ov} = 0,061W_f - 0,248, \quad R^2 = 0,548, \quad (7.2)$$

где W_{ov} – сырая масса яиц, г; W_f – сырая масса самки, г.

Используя полученную зависимость массы яиц от массы самки (уравнение (7.2)) и динамику численности половозрелых самок (табл. 7.1), мы определили продукцию яиц половозрелых самок. В возрасте 3+ самки произведут 301,1 кг яиц, в возрасте 4+ – 134,6, 5+ – 71,5 кг яиц. Суммарная продукция яиц популяции раков оз. Олтуш составляет 507,2 кг/год.

Калорийность сырых яиц раков была принята 3,12 ккал/г, тела – 0,7 ккал/г (Хмелева, Голубев, 1984). Генеративная продукция популяции длиннопалого рака равна 1 582 464 ккал, суммарная соматическая продукция – 12 616 030 ккал (из них 6 354 110 ккал – соматическая продукция за счет самок) и общая продукция

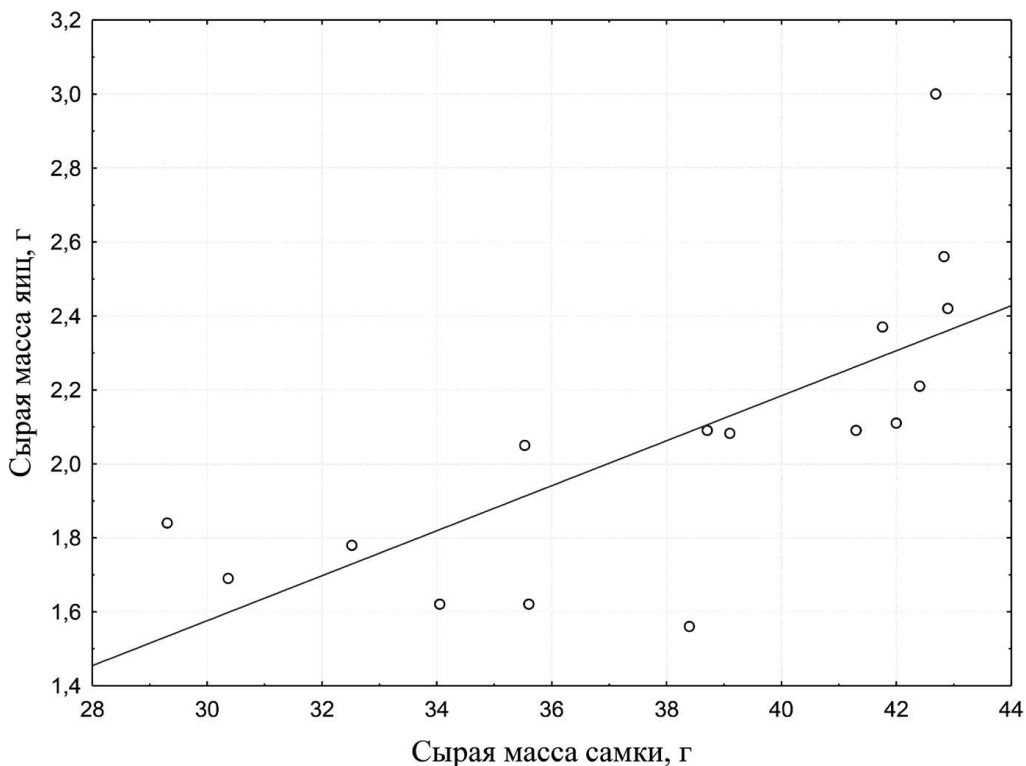


Рис. 7.2. Зависимость суммарной сырой массы яиц (абсолютная плодовитость) от сырой массы самки

с учетом генеративной и соматической – 14 198 494 ккал. Таким образом, промысловая часть популяции длиннопалого рака оз. Олтуш создает 7,1 ккал/м² в год продукции, из которых 6,3 ккал/м² – за счет роста особей и 0,8 ккал/м² – за счет продуцирования яиц самками.

С учетом генеративной продукции годовой P/B коэффициент у самок будет иметь значение 0,65. В целом же годовые значения P/B коэффициентов для раков оз. Олтуш невысоки и вполне сопоставимы с таковыми значениями для рыб (Методы..., 1968), а также годовыми значениями P/B коэффициентов для реликтовых ракообразных в тех случаях, когда продолжительность их жизни превышает 2–3 года (Сущенко и др., 1986).

Промысловому изъятию подвергаются раки возраста от 2+ до 6+ лет. Основу промысла составляют раки возраста 3+. Годовой P/B коэффициент для самцов облавливаемой части популяции равен 0,54, для самок с учетом генеративной продукции – 0,65.

В результате проведенных в 2004 г. исследований по оценке численности раков оз. Олтуш установлено, что популяция раков находилась в удовлетворительном состоянии. Уловы колебались от 12,1 до 29,6 экз./ловушка/сут. В 2004 г. это были максимальные уловы в водоемах Беларуси.

Таким образом, изъятие раков в количестве, равном 55% продукции облавливаемой части популяции, не ведет к перелову запасов и снижению численности популяции.

7.2. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища

Светлогорское водохранилище относится к ракопродуктивным водоемам. В нем существует многочисленная популяция длиннопалого рака, которая уже в течение многих лет интенсивно эксплуатируется. Ежегодный вылов раков в конце прошлого – начале нынешнего века ориентировочно составлял не менее 5 т (персональное сообщение директора Светлогорской ПМС А. Н. Бусла). Несмотря на интенсивную эксплуатацию, численность раков в водохранилище остается на достаточно стабильном уровне. В ходе исследований нами собран материал по экологии длиннопалого рака Светлогорского водохранилища, который позволил определить продукцию облавливаемой части популяции.

Мелководья водохранилища (глубиной до 2 м) более чем на 90% заросли макрофитами. По существу водохранилище представляет собой густой подводный луг, так же как и оз. Олтуш.

Для определения возраста и продукции раков были применены те же методы и подходы, что и для популяции длиннопалого рака оз. Олтуш. Анализировалась отдельно размерная структура самцов и самок.

Возрастная структура. При расшифровке размерной структуры популяции использовались несколько способов обработки данных. Все они в какой-то степени позволяют подойти к расшифровке размерной структуры. В качестве примера покажем только, как изменяется распределение размеров особей в выборке по сравнению с теоретическим нормальным распределением (рис. 7.3, 7.4, сплошная линия). Как видим (рис. 7.3 и 7.4), распределение значений переменной отклоняется от ожидаемой теоретической прямой нормального распределения.

Анализируя данные отклонения, мы выделили размерные классы и на этой основе – возрастные. Первый размерный класс образуют особи средней длины 8,2–8,3 см. Этот размерный класс немногочислен, максимальные размеры особей данного класса составляют 8,6 см у самцов и 8,8 см у самок. Селективность орудий лова позволила нам обловить только самых крупных особей данного размерного класса. Есть основания считать, что первый облавливаемый класс раков имеет возраст 2+. Для сравнения укажем, что в прудах в Ростовской обл. размеры особей после одного года выращивания колебались от 47 до 72 мм (Cherkashina, 1977). Для этого же возраста средние размеры молоди длиннопалого рака в водоемах Польши составляют 60 мм (Lowery, 1988). Однако в пруду Чатзензея и озере Ягери в Швейцарии (Stucki, 1999) максимальной длина особей, собранных зимой в возрасте 1+, была 80–86 мм.

В западной части Франции в Бретани в прудах с плотностью посадки 5 экз./м² после первого лета выращивания средние размеры самцов длиннопалого рака составили 60 мм, самок – 58,2 мм, после второго лета выращивания раки достигли 80–110 мм, наибольшая скорость роста отмечалась с июня по

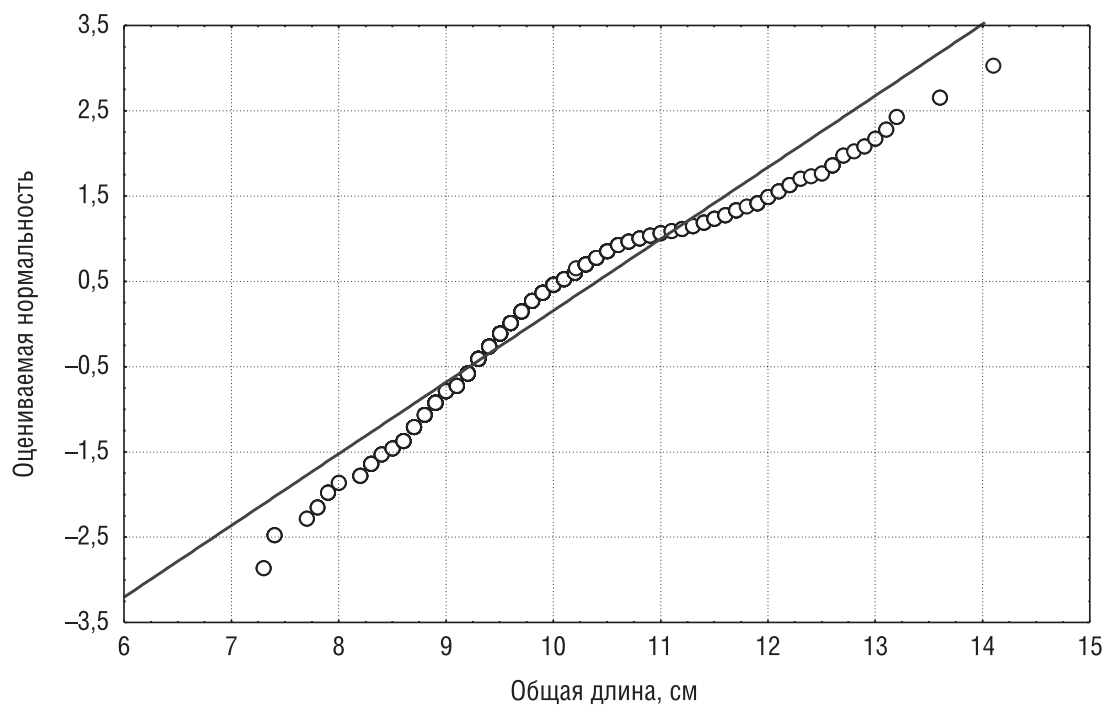


Рис. 7.3. Кумулятивная кривая частотного распределения размерных классов самцов длиннопалого рака Светлогорского водохранилища

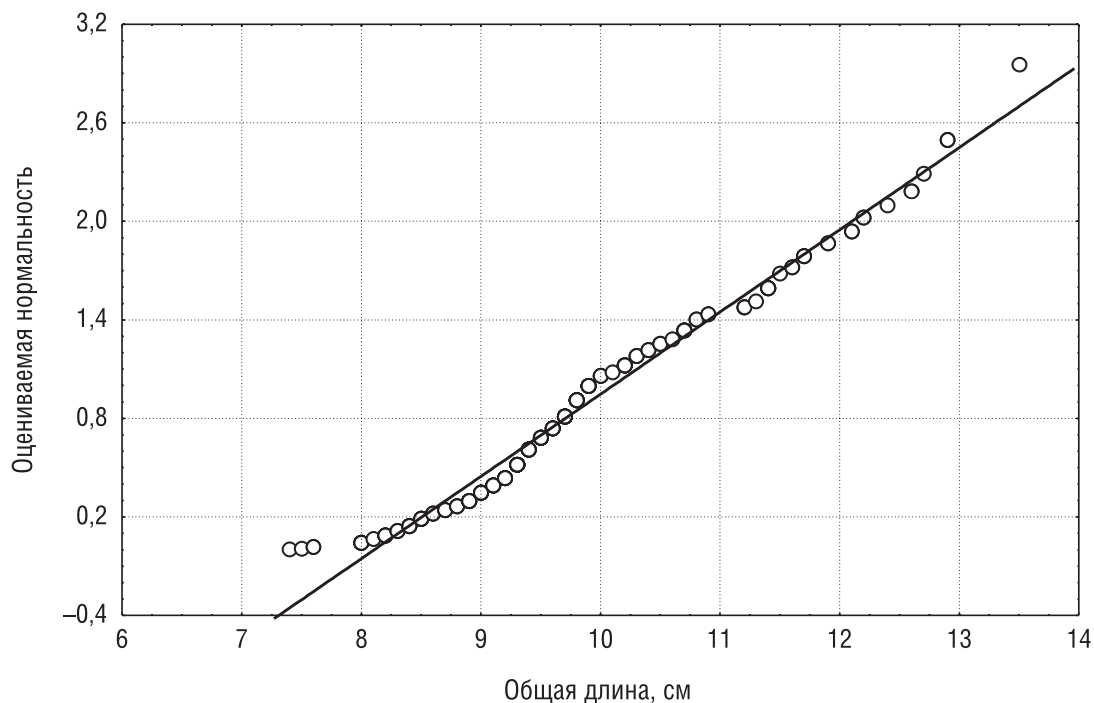


Рис. 7.4. Кумулятивная кривая частотного распределения размерных классов самок длиннопалого рака Светлогорского водохранилища

сентябрь (Neveu, 1997). У десятиногих раков скорость роста в большой степени находится в обратной зависимости от плотности, значительно увеличиваясь со снижением плотности. Для оз. Олтуш Брестской обл. самцы размерной группы 6,6–9,3 см и самки размером 6,5–8,9 см в пробах, собранных в августе, были отнесены к возрастной группе 2+. Мы предположили, что раки оз. Олтуш не могут достигнуть максимальных размеров 8,9–9,3 см на втором году жизни. В популяции раков Светлогорского водохранилища максимальные размеры раков схожей размерной группы были меньше и не так многочисленны, как в оз. Олтуш. В нашем длительном эксперименте (Алехнович, Никифоров, 2013) раки в возрасте 2+ имели среднюю длину $74,0 \pm 12,5$ мм.

Создается впечатление, что в силу селективности орудий лова в Светлогорском водохранилище мы облавливали только часть особей данного размерного класса, которые имели максимальные размеры и могли облавливаться ловушками. Поскольку обилие мелководий, их хорошая прогреваемость и зарастаемость обеспечивают высокую кормность среды обитания и, соответственно, рост и развитие раков, молодь длиннопалого рака в Светлогорском водохранилище находится в благоприятных условиях роста и развития. Теоретически можно предполагать, что особи длиной 7,3–8,8 см могут иметь возраст либо 1+, либо 2+. Учитывая, что особи длиннопалого рака на втором году жизни могут достигать длины порядка 9 см в относительно более теплых, нежели Беларусь, регионах, мы, основываясь на всей совокупности данных, делаем вывод, что в наших уловах в августе первая размерная группа раков имеет возраст 2+. Дальнейшее выделение дискретных групп по частотному распределению размеров особей проходило достаточно легко. Всего на кумулятивной кривой частотного распределения размеров нами выделено четыре размерных и, соответственно, возрастных класса (рис. 7.3, 7.4; табл. 7.3). Максимальный возраст раков в водохранилище составил немногим больше 5 лет.

Таблица 7.3. Размерно-возрастная структура облавливаемой части популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища

Возраст, лет	Самцы				Самки			
	Диапазон длины, см	Средняя длина, см	Средняя масса, г	Количество, %	Диапазон длины, см	Средняя длина, см	Средняя масса, г	Количество, %
2+	7,3–8,6	8,2	15,5	9,3	7,4–8,8	8,3	16,2	21,6
3+	8,7–11,0	9,6	24,9	76,8	8,9–10,9	9,7	25,6	64,0
4+	11,1–13,1	12,0	48,3	13,0	11,2–12,6	11,7	44,8	12,1
5+	13,2–14,1	13,5	68,6	0,9	12,7–13,5	13,0	61,3	2,3

Продукция популяции. Средняя численность облавливаемой части популяции раков Светлогорского водохранилища составила 1,8 млн особей. Используя эти данные и приняв соотношение самцов и самок в уловах 1:1, а также процентное соотношение отдельных возрастных групп в облавливаемой части популяции, мы рассчитали продукционные характеристики длиннопалого рака Светлогорского водохранилища (табл. 7.4).

Таблица 7.4. Продукция половозрелой части популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища

Возраст, лет	Самцы				Самки			
	Численность, тыс.	Прирост массы особи, г	Биомасса, кг	Продукция, кг	Численность, тыс.	Прирост массы особи, г	Биомасса, кг	Продукция, кг
2+	83,7	–	1297,4	–	194,4	–	3149,3	–
3+	691,2	9,4	17210,9	3642,0	576,0	9,4	14745,6	3620,9
4+	117,0	23,4	5651,1	9455,9	108,9	19,2	4878,7	6575,0
5+	8,1	20,3	555,7	1269,8	20,7	16,5	1268,9	1069,2

Суммарная продукция облавливаемой части популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища составляет 25 632,8 кг, или 25,6 т/год. Годовая соматическая продукция облавливаемой части популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища – 85,4 кг/га, что почти в 2 раза продуктивнее популяции широкопалого рака водоемов Литвы (Цукерзис, 1989, с. 67–80) и практически равна таковой для оз. Олтуш (90,0 кг/га) (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004). Наряду с популяцией оз. Олтуш популяция Светлогорского водохранилища являлась одной из самых продуктивных в Беларуси.

Средняя плотность популяции Светлогорского водохранилища была определена нами с большим стандартным отклонением – $0,6 \pm 0,85$ экз./м², следовательно, возможна очень высокая изменчивость величин продукции. Тем не менее наши данные показывают, что в результате промысла изымается порядка 20% продукции облавливаемой части популяции. Для сравнения укажем, что в оз. Олтуш промысловый вылов составлял 55% от продукции, создаваемой эксплуатируемой частью популяции, и, несмотря на интенсивный промысел, популяция оз. Олтуш находилась в хорошем состоянии, поэтому мы рекомендовали увеличить промысловое изъятие и из популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища до 10–12 т. Однако при организации столь интенсивной эксплуатации популяции раков необходимо иметь полную и достоверную статистику вылова.

Годовой *P/B* коэффициент соматической продукции у самцов и самок составляет 0,58 и 0,47 соответственно, среднее значение для облавливаемой части популяции равно 0,53. Таким же средним значением *P/B* коэффициентом характеризуется и популяция оз. Олтуш. Годовые значения соматических *P/B* коэффициентов раков Светлогорского водохранилища невысоки и вполне сопоставимы с таковыми для рыб (Руденко, 1985), а также реликтовых ракообразных в тех случаях, когда продолжительность их жизни превышает 2–3 года (Сущенко и др., 1986).

7.3. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака оз. Волчин

Оз. Волчин существенно отличается от рассмотренных выше оз. Олтуш и Светлогорского водохранилища. В последних двух водоемах раки встречаются по всей акватории, в оз. Волчин – только на небольших глубинах.

Оз. Волчин расположено в котловине на северо-западе Беларуси (Свенцянские гряды) и отличается четко выраженной температурной стратификацией.

Возрастная структура популяции. Для определения возраста применялись те же методические подходы с использованием принципа «вероятностной бумаги», как и в случаях с выявлением возраста раков оз. Олтуш и Светлогорского водохранилища.

Размерная структура облавливаемой части популяции известна нам из уловов раколовек. Проведя соответствующую обработку этих данных, мы получили возрастную структуру популяции и, опираясь на данные полевых сборов, рассчитали процент встречаемости отдельных возрастных групп (табл. 7.5). Массу особей определяли по рассчитанному нами общему для самцов и самок уравнению зависимости массы от длины раков (7.1).

Таблица 7.5. Размерно-возрастная структура облавливаемой части популяции длиннопалого рака оз. Волчин

Возраст, лет	Самцы				Самки			
	Диапазон длины, мм	Средняя длина, мм	Средняя масса, г	Количество, %	Диапазон длины, мм	Средняя длина, мм	Средняя масса, г	Количество, %
2+	65–72	68,5	9,1	1,9	67	67,0	8,5	0,9
3+	79–91	85,7	17,7	47,6	78–88	83,3	16,3	38,7
4+	92–104	96,7	25,4	41,8	89–97	92,2	22,0	46,2
5+	105–113	107,6	34,9	7,7	99–105	101,2	29,1	13,3
6+	118	118,0	45,9	1,0	108	108,0	35,3	0,9

Для определения численности раков мы воспользовались рассчитанной нами зависимостью плотности популяции от уловов ловушками. С увеличением плотности популяции уловы закономерно растут. Эту зависимость мы описали как экспоненциальную, поскольку экспонента наилучшим образом характеризовала данную зависимость. В основу расчетов были положены материалы, собранные на водохранилище Светлогорское в разных местах обитания раков, при разных уловах и, соответственно, с разной плотностью поселений раков. По этим данным была определена зависимость плотности поселения раков от уловов на одну ловушку. Данная зависимость описывается уравнением:

$$D = 0,256e^{0,317C}, \quad r = 0,89, \quad (7.3)$$

где D – плотность популяции, экз./м²; C – улов раков одной раколовкой, экз./ловушка/сут. Коэффициент корреляции r определялся для величин плотности и уловов, выраженных в натуральных логарифмах.

Во время работы на всех водоемах нами использовались однотипные раколовки. В таком случае в оз. Волчин при средних величинах уловов, равных 1,46 экз./ловушка/сут, средняя плотность раков в озере составляет 0,41 экз./м².

Раки в оз. Волчин распространяются до глубины 7–10 м. Определенная планиметром площадь озера до такой глубины составляет 50,6% от общей площади. Общая площадь озера – 0,53 км², следовательно, полезная для раков

площадь составит 0,27 км². Раки по периметру озера распространены неравномерно: в местах, где берега заболочены, а донные осадки представлены илом и торфом, встречаемость раков была незначительной. Поэтому уменьшив полезную для раков площадь на 20%. В таком случае общая площадь распространения раков будет равна 0,22 км². Перемножив значения средней численности раков на одном квадратном метре и общей полезной площади, получаем численность популяции раков оз. Волчин, которая составляет 90,2 тыс. раков.

После расшифровки размерной структуры и выделения возрастных групп для каждой годовой возрастной группы определялась продукция по уравнению (1.13) (см. гл. 1).

Продукция популяции. Поскольку средняя численность облавливаемой части популяции раков оз. Волчин составила 90,2 тыс. особей, то, используя эти данные и приняв соотношение самцов и самок в уловах 1:1, а также процентное соотношение отдельных возрастных групп в облавливаемой части популяции таким же, как и в контрольных уловах, мы рассчитали продукционные характеристики длиннопалого рака оз. Волчин (табл. 7.6).

Таблица 7.6. Продукция облавливаемой части популяции длиннопалого рака оз. Волчин

Возраст, лет	Самцы				Самки			
	Численность, тыс.	Прирост массы особи, г	Биомасса, кг	Продукция, кг	Численность, тыс.	Прирост массы особи, г	Биомасса, кг	Продукция, кг
2+	857	–	7,8	–	406	–	3,5	–
3+	21468	8,6	380,0	96,0	17454	7,8	284,5	69,7
4+	18852	7,7	478,8	155,2	20836	5,7	458,4	109,1
5+	3473	9,5	121,2	160,0	5998	7,1	174,5	95,3
6+	451	11	20,7	21,6	406	6,2	14,3	19,8
Итого	–	–	1008,5	432,8	–	–	935,2	293,9

Общая биомасса (*B*) раков составила 1943,7 кг, продукция (*P*) – 726,7 кг, *P/B* коэффициент – 0,37. В пересчете на 1 м² продукция облавливаемой части популяции составит 3,3 г/м².

7.4. Закономерности продуцирования органического вещества популяциями длиннопалого рака в разнотипных водоемах Беларуси

Нами рассчитаны величины продукции популяций длиннопалого рака из мелководного и глубоководного озера и водохранилища.

Скорость продуцирования, рассчитываемая по *P/B* коэффициентам, в мелководных озерах и водохранилище характеризуется очень близкими величинами: для самцов они изменяются от 0,54 до 0,58, для самок – от 0,47 до 0,52. С учетом генеративной продукции самок *P/B* коэффициент увеличивается до 0,65. Но полученные данные по продуктивности популяции раков глубоководного страцифицированного оз. Волчин оказываются гораздо более низкими

по сравнению с таковыми высокопродуктивных мелководных озер юга Беларуси. P/B коэффициенты соматического роста у самцов оз. Волчин равны 0,43, у самок – 0,31. Для самок учет генеративной продукции позволяет увеличить P/B коэффициент до 0,39.

Согласно нашим данным, для наиболее продуктивных популяций длиннопалого рака (олтушская, светлогорская) годовая продукция облавливаемой части популяции близка к 8,5 г/м².

На примере оз. Олтуш показано (Alekhnovich, 2007), что без риска подорвать запасы изымать промыслом можно до 50% от суммарной годовой продукции.

Таким образом, в высокопродуктивных рачьих водоемах юга Беларуси создаются условия для обеспечения годового вылова в объемах порядка 4 г/м². Для глубоководных же озер годовую продукцию можно принять равной 3,3 г/м², как это определено для оз. Волчин, и изыматься может порядка 1,7 г/м². Эти данные можно положить в расчеты потенциальной продуктивности озер Беларуси.

Литературных сведений по продуктивности рачьих водоемов немного. В работе (Harlioğlu, 2004) приводятся данные по величине среднегодового вылова длиннопалого рака из оз. Еджирдир (Турция) в течение 1976–1985 гг., а также площадь этого озера, что позволяет рассчитать среднюю урожайность единицы площади озера, которая составила 4,3 г/м². Для более точных расчетов необходимо знать полезную для раков площадь озера. Приведенные величины верны в том случае, если раки распространены по всей площади озера. Но все-таки есть основания считать, что наши высокопродуктивные рачьи водоемы можно сравнивать по ракопродуктивности с турецкими озерами. Отметим, что Турция поставляла замороженных и живых раков в Европу на несколько миллионов долларов (Harlioğlu, 2004).

Близкие значения P/B коэффициентов популяций длиннопалого рака в мелководном озере на юге страны (Брестская обл.) и водохранилище в Гомельской обл. оказались сопоставимыми и примерно равны 0,53. Это дает основание принять P/B коэффициенты для популяций раков водоемов Брестской и Гомельской областей равными 0,53. Для глубоководных озер Витебской и Минской областей соответствующий P/B коэффициент примем равным 0,37, так как он был определен для оз. Волчин.

Для водоемов Литвы биомасса и продукция широкопалого рака определялась Я. М. Цукерзисом (Цукерзис, 1970, с. 115–117; 1989, с. 77–80). В работе (Цукерзис, 1970, с. 115–117) приводятся данные по биомассе популяций широкопалого рака, которые вполне сопоставимы с таковыми промысловой части популяции длиннопалого рака белорусских водоемов. Но в работе (Цукерзис, 1989, с. 78) биомасса промысловой части популяции широкопалого рака в исследованном озере Бяржюкас составляет всего 0,6 г/м². Для этого озера среднее значение P/B оказалось равным 0,79, что выше наших значений, но следует учитывать, что для оз. Бяржюкас P/B был определен для всех

возрастных классов популяции широкопалого рака. Если, по данным Я. М. Цукерзиса (Цукерзис, 1989, с. 77–79, табл. 3.3.4), пересчитать P/B коэффициент только для раков с возраста 3+ и больше, то для самцов P/B равен 0,44, для самок – 0,32. Как видим, продукционные характеристики соматического роста промысловой части популяции широкопалого рака Литвы по сравнению с таковыми длиннопалого рака водоемов Белорусского Полесья оказываются ниже. Основываясь на цитируемых выше монографических сводках Я. М. Цукерзиса, можно установить, что для самцов широкопалого рака продуктивность без учета генеративных продуктов ниже примерно на 20%, для самок – на 35% по сравнению с длиннопалым раком. Однако Я. М. Цукерзис (Cukerzisz, 1975) годовую продукцию широкопалого рака определяет в $4,2 \text{ г/м}^2$, что в 2 раза ниже продукции длиннопалого рака Белорусского Полесья. Таким образом, продукция популяций широкопалого рака популяций Литвы примерно на 30–50% ниже таковой популяций длиннопалого рака юга Беларуси. В то же время продуктивность популяций длиннопалого рака глубоководных озер Беларуси сопоставима с продуктивностью широкопалого рака мелководных озер Литвы.

Сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus* с целью получения товарной продукции в 1970–1980-е годы активно вселялся в водоемы многих стран Европы. По своим ростовым характеристикам этот вид близок к широкопалому раку.

После вселения в р. Грейт Оуе (Great Ouse) (Великобритания) были определены продукционные характеристики новой популяции. Годовая продукция для раков $> 35 \text{ мм } CL$ в месте выпуска раков была $52,58 \text{ г/м}^2$ и P/B – 0,44 (Guan, 2000). В местах естественного обитания в штате Орегон (США) годовая продукция сигнального рака составляла $7,3$ – $23,4 \text{ г/м}^2$. Две трети продукции создавалось первыми тремя возрастными классами популяции сигнального рака (Mason, 1974).

Годовая продукция инвазивного полосатого рака в водоемах Польши составила в зоне макрофитов $29,24$ – $35,59 \text{ г/м}^2$, в зоне дрейсены – $0,43 \text{ г/м}^2$ (Kossowski, 1974).

Годовые P/B коэффициенты не остаются постоянными. Например, для рака *Orconectes virilis* в двух озерах Канады Норс Твин (North Twin) и Вест Лост (West Lost) P/B коэффициенты изменялись от года к году и были разными для разных возрастных групп. Для возрастных групп 2–3 года P/B коэффициенты колебались от значений 0,2 до 4,3 (Momot, Gowing, 1977). В оз. Норс Твин продукция *O. virilis* изменялась от 3,7 до $7,8 \text{ г/м}^2$, в оз. Вест Лост – от 6,1 до $10,9 \text{ г/м}^2$. Необходимо отметить, что *O. virilis* является быстрорастущим короткоживущим видом. Максимальная продолжительность жизни особей этого вида составляет 3,5 лет. Виды раков с длительным жизненным циклом характеризуются более низкими значениями P/B коэффициентов. Так, P/B коэффициент когорт *Cherax tenuimanus* в Австралии и *Procambarus clarkii* в прудах

Луизианы изменяется в пределах 0,9–3,3 (Morrissy, 1980; Momot, Romaine, 1983). В связи с такими большими различиями P/B коэффициентов предлагается (Momot, Nauta, 1990) делить раков на две группы – с большой и короткой продолжительностью жизни. Для короткоживущих видов P/B коэффициент составляет 5–7, для долгоживущих – 1–3. Но, предложив это разделение, В. Момот и Л. Хоута отмечают большое количество исключений, что указывает на относительность такой дифференциации. В наших исследованиях длиннопалый рак характеризуется большой продолжительностью жизни, соответственно и P/B коэффициент у этого вида по сравнению с короткоживущими видами должен быть меньшим, что и наблюдается.

Известно, что продуктивность раков семейств *Cambaridae*, *Astacidae*, *Parastacidae* увеличивается в направлении от высоких широт к низким. Так, продукция популяций раков *Procambarus clarkii* и *Procambarus acutus* в низких широтах на юге США составляет 2000 кг/га (Momot, Romaine, 1983) и даже до 4000 кг/га (Momot, 1995). По сравнению с продуктивностью популяций раков наших вод различия достигают больше 20 раз. Но следует учитывать, что мы сравниваем разные виды и разные условия – обитание раков в средних широтах и субтропиках.

Для средних широт продуктивность популяций раков родов *Orconectes*, *Cambarus* водоемов Северной Америки колеблется преимущественно от 1,6 до 6,4 г/м², но есть популяции, где продукция составляет 41–50 г/м² (Momot, 1995). В. Момот также отмечает, что биомасса и годовая продукция раков равны или даже превышают таковую всего оставшегося макробентоса изучаемых озер. Например, в реках Озаркского края (США) продукция раков оказалась равной всей остальной продукции бентосных беспозвоночных (Rabeni, Gosset, McClendon, 1995). Годовая продукция *Orconectes luteus* и *Orconectes punctimanus* в бассейне р. Миссури составила 9 г/м², что эквивалентно продукции всего оставшегося макробентоса (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera, Megaloptera, Diptera и др.) (Rabeni, Gosset, McClendon, 1995).

В Национальном парке «Нарочанский» в конце XX в. наиболее многочисленные популяции отмечены в озерах Кузьмичи и Волчино (Алехнович, Кулеш, 2008). Для этих озер в период массовой численности раков в местах их обитания значения биомассы составят порядка 8 г/м². В то же время биомасса всего бентоса (без учета раков) в данных озерах характеризуется величинами 1,15–1,43 г/м² (Власов и др., 2004). Таким образом, в этих водоемах пищевые потребности раков не могут быть удовлетворены за счет бентосных беспозвоночных животных. Значительно сокращая численность беспозвоночных, раки вынуждены потреблять водоросли, погруженные высшие водные растения, детрит. Даже с учетом недостаточной точности полученных величин следует признать огромную роль раков в бентосных экосистемах наших озер и их эффективное воздействие на численность и продукцию бентосных беспозвоночных животных, водорослей, высших водных растений. В местах с высокой

плотностью раки становятся основными конкурентами рыб за беспозвоночных как пищу. То обстоятельство, что биомасса или продукция популяций раков сопоставимы или даже превышают биомассу или продукцию всего оставшегося макрозообентоса, дает все основания отнести их к ключевым видам бентосных сообществ.

Таким образом, приведенных примеров вполне достаточно для вывода о ключевой роли раков в бентосных экосистемах. Вместе с тем следует объяснить, благодаря каким особенностям раки в состоянии достигать такого обилия в водоемах. В. Момот (Momot, 1995) выделяет две главные особенности раков, позволяющие им достигать высокой численности: 1) очень гибкая энзимная система пищеварения; 2) полифагия и способность быстро переходить от одного вида пищи к другому (животные, детрит, растения). Однако, согласно (Hugyn, Wallace, 1987), средняя годовая плотность и биомасса рака *Cambarus bartonii* в горной реке в Аппалачах была 12 экз./м² и 1669 мг/м² сухого беззольного вещества (СБВ). Годовая продукция *C. bartonii* – 961 мг/м² СБВ. Несмотря на высокую биомассу низкая скорость роста раков определила низкую продукцию и низкий *P/B* коэффициент – 0,58. Раки составляют 61% общей биомассы макробентоса, но они вносили только 13% в годовую вторичную продукцию сообществ. Годовая продукция макробентоса составила 7175 мг/м² СБВ.

Исследования показывают, что в Беларуси популяции длиннопалого рака на одном гектаре площади благоприятного для жизнедеятельности раков водоема, расположенного на юге страны, создают 85–86 кг/га продукции, в глубоководных озерах центральной части Беларуси продукция снижается до 33 кг/га (Алехнович, Кулеш, 2000; Алехнович, Кулеш, 2002; Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004; Алехнович, Кулеш, 2005; Алехнович, 2006). По литературным данным (Штейнфельд, Захаренко, Соболев, 1968), вылов из ракопродуктивных облавливаемых озер Беларуси в 1960-е годы колебался от 0,1 до 91 кг/га в год. Таким образом, есть основание утверждать, что высокопродуктивные озера Беларуси в состоянии дать порядка 90 кг/га особей с полезной для раков площади водоема. В цитируемой работе определен возможный годовой вылов раков из водоема, а не продукция облавливаемой части популяции. В принципе при отсутствии естественной смертности допустимо выловить всю годовую продукцию.

Как показали наши данные, продуктивность мелководных водоемов юга Беларуси более высокая, чем таковая глубоководных озер центральной части страны. Такое значительное снижение продуктивности (больше чем в 2 раза) в глубоководных озерах оказывается достаточно необычным, поскольку нельзя считать, что условия обитания раков в глубоководных озерах очень резко ухудшаются. Кроме более низкой температуры в летний период, других причин, объясняющих снижение общей продукции, мы не видим. Тем не менее в условиях Беларуси раки на юге страны характеризуются большими размерами и относительно более высокой продуктивностью.

7.5. Оценка смертности промысловой части популяции длиннопалого рака

Важнейшим параметром эксплуатируемых популяций является оценка их промысловой и естественной смертности. Естественная смертность – результат совместного действия абиотических и биотических факторов среды. Промысловая смертность (величина изъятия) определяется интенсивностью промысла. Суммарные значения промысловой и естественной смертности дают значение общей смертности. Оценка общей смертности и ее составляющих значений позволяет подойти к определению общего допустимого улова, планировать максимально возможный вылов с одновременным учетом требований по устойчивому использованию возобновляемого природного ресурса.

Данные по смертности раков очень немногочисленны. Экспериментальная оценка смертности выполнена только для молоди на первом году их роста. Коэффициент смертности молоди (сеголетков) широкопалого рака на первом году жизни для популяций в естественных местообитаниях предложен 0,7 (Cukerzis, 1988), но, по другим данным (Stucki, 2001, цит. по: Meyer, Gimpel, Brandl, 2007), этот показатель должен быть 0,9. Для взрослых особей широкопалого рака смертность составляет 0,3 (размах 0,1–0,9) (Cukerzis, 1988). В работе по моделированию динамики численности популяции широкопалого рака норвежского озера Стеинфиорд общая годовая смертность принимала значения от 10 до 60% (Sadykova et al., 2009). По другим данным (Skurdal, Qvenild, 1986; Skurdal, Taugbøl, 1994a), в период интенсивной эксплуатации 70–90% особей, имеющих размеры больше промысловой меры, ежегодно изымались из популяции широкопалого рака данного озера. Этими работами и исчерпываются известные нам сведения по коэффициентам смертности речных раков.

Для особей промысловой части популяции длиннопалого рака прямых определений смертности практически нет. В единственной публикации о популяции длиннопалого рака оценка смертности проводится на основании полученных обобщенных эмпирических моделей взаимосвязи параметров роста, описываемого уравнением Бергаланфи, и смертности (Deval et al., 2007). Те же зависимости параметров роста и смертности были использованы для определения смертности находящегося под угрозой исчезновения европейского вида *Austropotamobius pallipes* (Scalici, Belluscio, Gibertini, 2008) и двух интродуцированных в Европе видов раков – *Orconectes immunis* (Chucholl, 2012) и *Procambarus clarkii* (Scalici, Gherardi, 2007; Chucholl, 2011). Не найдены литературные источники по прямой оценке общей смертности отдельных поколений популяций речных раков.

В качестве модельного водоема для оценки смертности особей облавливаемой части популяции было взято оз. Соминское. Численность раков определенного возраста взяли как средний улов на одну ловушку за одни сутки. Исследования проводились в мае 2008 г., июне 2009 г. и мае 2011 г.

Анализ уловов и оценка смертности осуществлялись таким образом: всех пойманных раков промеряли, затем выделяли размерно-возрастные классы

и определяли средний улов конкретного возрастного класса одной раколовкой в сутки, после чего анализировалась динамика изменения среднего улова одного поколения за смежные годы или среднегодовая величина за 2–3 года.

Средняя длина раков отдельных возрастных классов не остается постоянной и меняется от года к году (рис. 7.5; 7.6). Так, в весенних сборах разных лет

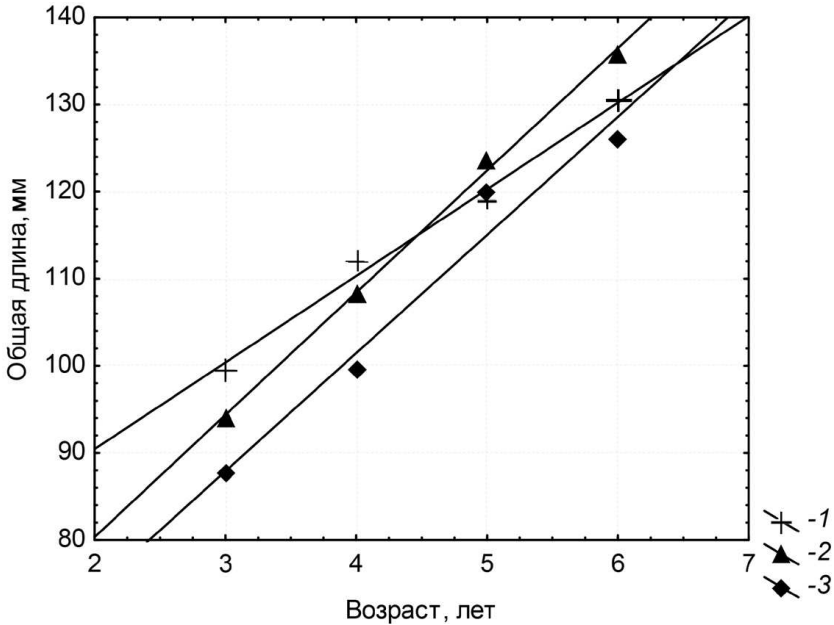


Рис. 7.5. Изменчивость средних размеров самцов длиннопалого рака оз. Соминское (общая длина TL) в зависимости от возраста в разные годы исследований:
1 – май 2008 г., 2 – июнь 2009 г., 3 – май 2011 г.

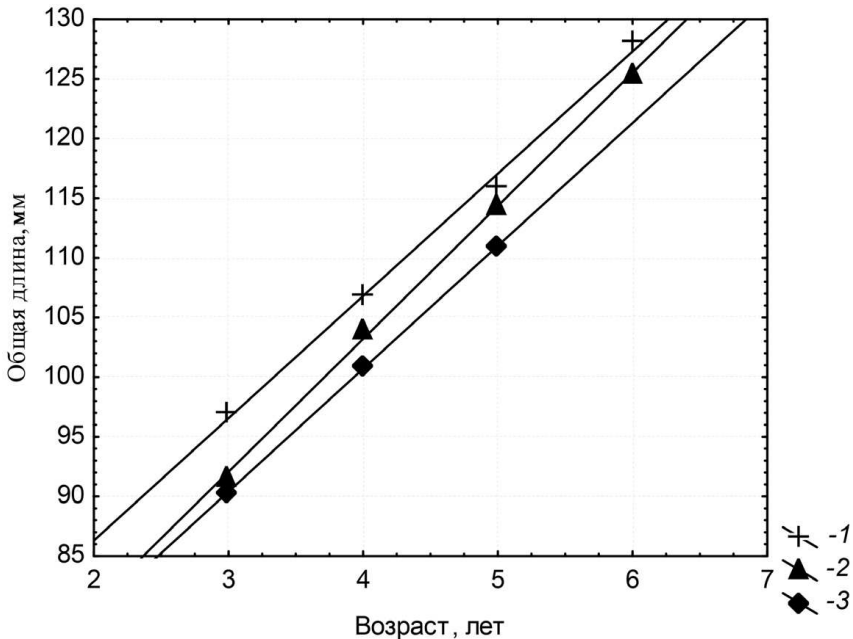


Рис. 7.6. Изменчивость средних размеров самок длиннопалого рака оз. Соминское (общая длина TL) в зависимости от возраста в разные годы исследований:
1 – май 2008 г., 2 – июнь 2009 г., 3 – май 2011 г.

общая длина самцов раков в возрасте 3 лет изменялась от 82 до 105 мм, в возрасте 4 лет – от 103 до 115, 5 лет – от 107 до 130, 6 лет – от 123 до 144 мм. Длина самок в 3 года составляла 84–101 мм, в 4 года – 96–112, 5 лет – 107–122, в 6 лет – 122–132 мм. В наших сборах раки старше 6+ лет не регистрировались.

Зная размерно-возрастную структуру популяции длиннопалого рака оз. Соминское, можно было проследить за динамикой численности раков конкретного возрастного класса и оценить общую мгновенную смертность Z (табл. 7.7).

Таблица 7.7. Общая мгновенная смертность и выживаемость длиннопалого рака оз. Соминское

Возраст, лет	Мгновенная смертность, год ⁻¹			Выживаемость, год ⁻¹		
	2008–2009 гг.	2009–2011 гг.	2008–2011 гг.	2008–2009 гг.	2009–2011 гг.	2008–2011 гг.
<i>Самцы</i>						
3–4	0,907	0,384*	0,855***	0,404	0,681*	0,425***
4–5	0,201	0,384* 0,829**	0,855***	0,818	0,681* 0,436**	0,425***
5–6	0,894	0,829**	0,855***	0,409	0,436**	0,425***
<i>Самки</i>						
3–4	–0,993	0,725*		2,699	0,484*	
4–5	–0,043	0,725*	–	1,044	0,484*	–
5–6	0,288			0,750		

*Значения параметров определены как средние за год для возрастов от 3 до 5 лет.

**Значения параметров определены как средние за год для возрастов от 4 до 6 лет.

***Значения параметров определены как средние за год для возрастов от 3 до 6 лет.

Таким образом, по сборам, проведенным в конце весны – начале лета, выживаемость самцов за год в возрасте от 3 до 6 лет колеблется в пределах 40–82%. Для самок возраста 3–5 лет в сборах 2008–2009 гг. мы получили отрицательную мгновенную смертность и, соответственно, выживаемость больше 100%, поэтому эти данные не учитывались. Причины отклонений остались невыясненными. Без учета сведений по отклоняющимся значениям выживаемость самок облавливаемой части популяции за год составила 43–75%.

Для самцов в возрасте от 3 до 6 лет средние значения общей мгновенной смертности равны $0,699 \pm 0,265$ год⁻¹, для самок (без учета отрицательных значений) – $0,579 \pm 0,252$ год⁻¹. Соответственно средняя годовая выживаемость самцов в возрасте 3–6 лет составляет 49,7%, самок – 56,0%. Различия в значениях мгновенной смертности между самцами и самками не достоверны ($t = 0,692$, $p = 0,503$). Общая мгновенная смертность для облавливаемой части популяции длиннопалого рака оз. Соминское равна $0,672 \pm 0,257$ год⁻¹, что соответствует выживаемости за год, равной 51,1%.

Ежегодно, начиная с возраста 3 лет, каждый возрастной класс, как самцов, так и самок, теряет половину особей.

Оценка смертности промысловой части популяции длиннопалого рака нами проводилась путем сравнения средних уловов отдельных годовых возрастных

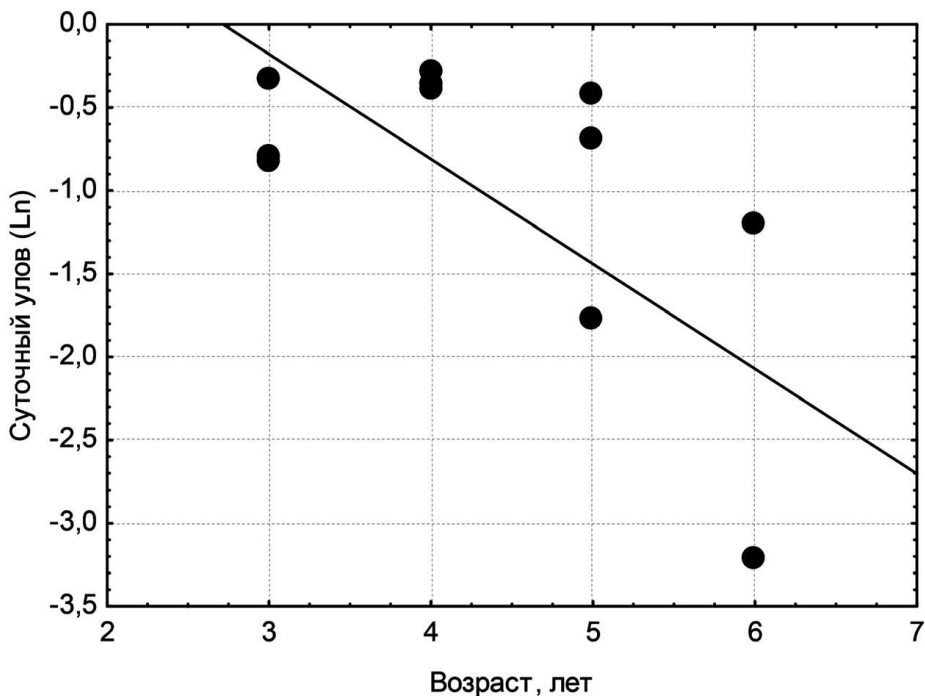


Рис. 7.7. Зависимость логарифмов средних уловов от возраста особей популяции длиннопалого рака оз. Соминское (май–июнь)

групп в последовательном ряду наблюдений. Для этого в течение 5 лет в одном и том же месте озера и в одно и то же время года проводили обловы раков. Этот ряд наблюдений позволил нам проследить за изменением численности отдельных возрастных групп самок и самцов.

Например, мы проследили за изменением численности группы трехлетних самцов начиная с возраста от 3 до 7 лет, когда их численность стала практически равной нулю. Это кропотливый труд, требующий многолетних наблюдений. Оценивать уровень смертности можно и сопоставляя смежные размерно-возрастные группы. В таком случае средние значения мгновенной смертности можно определить, найдя зависимость уловов, выраженных в натуральных логарифмах, от возраста раков. При прямолинейной зависимости между средним уловом одной ловушкой и соответствующим возрастом особей угловой коэффициент уравнения, описывающего зависимость, будет характеризовать среднюю мгновенную смертность раков. На рис. 7.7 без учета пола особей показана зависимость средних уловов от возраста раков в оз. Соминское.

Представленная на рис. 7.7 зависимость описывается линейным уравнением:

$$C = 1,714 - 0,631\tau, \quad r = -0,690, \quad p = 0,013, \quad (7.4)$$

где C – натуральный логарифм среднего суточного улова; τ – возраст; r – коэффициент корреляции; p – уровень значимости.

Как видим, наблюдается хорошее соответствие значений мгновенной смертности, полученной путем анализа изменений средних уловов отдельных поко-

лений ($Z = 0,672$) и общим изменением среднего улова раков в зависимости от их возраста ($Z = 0,631$).

По уравнению (7.4) мы получили среднее значение Z промысловой части популяции раков без учета пола. Рассчитанные отдельно для самцов и самок значения Z для оз. Соминское будут иметь вид:

$$C_{\sigma} = 1,168 - 0,668\tau, \quad r = -0,826, \quad p = 0,000, \quad (7.5)$$

$$C_{\phi} = 0,139 - 0,353\tau, \quad r = -0,385, \quad p = 0,242. \quad (7.6)$$

Обозначения те же, что и в уравнении (7.4).

Если для самцов полученные значения мгновенной смертности можно считать значимыми, то для самок предложенный способ расчета Z не дал достоверного результата.

Совпадение значений общей мгновенной смертности промысловой части популяции раков оз. Соминское, полученной разными способами, возможно лишь в том случае, когда в течение нескольких лет проведения исследований пополнение популяции остается на постоянном уровне. Это происходит, если факторы среды из года в год меняются одинаковым образом, а популяция находится в стационарном состоянии. Следует также предположить, что промысловый пресс на популяцию сохранялся в разные годы примерно на одном уровне. На основании полученных результатов можно считать, что данные предположения в 2008–2011 гг. для популяции длиннопалого рака оз. Соминское выполнялись, но это в большей степени исключение, чем правило. Достаточно простой способ оценки общей смертности путем анализа зависимости уловов от возраста особей следует использовать с определенной осторожностью. Например, общая мгновенная смертность неэксплуатируемых популяций длиннопалого рака водоемов европейской части Турции, определенная по обобщенной модели зависимости смертности и параметров роста Берталанфи, составляла $0,589 \text{ год}^{-1}$, а оценка по динамике численности уловов в зависимости от возраста раков – $2,11\text{--}2,21 \text{ год}^{-1}$ (Deval et al., 2007). В первом случае выживаемость особей будет 55%, во втором примерно 11%. Данные, полученные по обобщающей модели, кажутся ближе к истине, поскольку дают более реальные величины выживаемости особей.

Для других немногочисленных видов раков общая смертность рассчитана только с использованием обобщенной модели связи роста гидробионтов и их смертности. Так, для *O. immunis* Z для самцов и самок составляет 3,68 и 3,95 соответственно (Chucholl, 2012). В таком случае выживаемость следует ожидать в пределах 2,0–2,5%. Для самцов и самок *P. clarkii* Z равно 2,26 и 2,79 соответственно (Chucholl, 2011), что эквивалентно 6–10% выживаемости. Для этого же вида, по данным (Scalici, Gherardi, 2007), Z колеблется от 2,99 до 5,16, а это значит, выживаемость составит 0,5–5,0%. Таким образом, если значения Z , которые у авторов называются индексами мгновенной смертности, перевести в значения выживаемости, получаем значения настолько низкие, что они кажутся маловероятными. Только для *A. pallipes* – европейского аборигенного

вида сведения о смертности (Scalici, Belluscio, Gibertini, 2008) позволяют расчитать выживаемость, равную 29–46%.

Оценку смертности разновозрастных особей длиннопалого рака оз. Со-минское мы сделали благодаря долговременным многолетним наблюдениям. Такого рода исследования невозможно проводить для каждого озера, поэтому необходимо было искать менее затратный метод определения смертности промысловой части популяций.

Полученные результаты с определенной оговоркой дают основание проводить сравнительный анализ динамики численности смежных годовых классов облавливаемой части популяций по разовой репрезентативной съемке. Напомним, что достоверными могут быть сборы, которые включают порядка 300 и больше разновозрастных особей. Однако следует отдавать себе отчет, что в таком случае мы делаем следующие необходимые в данном случае предположения – рассматриваем стабильную популяцию, факторы среды в которой остаются из года в год на одном уровне или меняются однотипным образом вне зависимости от года.

Метод оценки смертности на основе сравнения динамики численности особей смежных годовых классов особей назовем экспресс-методом.

Оценка смертности особей промысловой части популяции экспресс-методом осуществлена для озер Рожево, Бельское и водохранилища Паташня. В оз. Рожево проводится контролируемый небольшой лов раков, на оз. Бельское существует только любительский лов, на водохранилище Паташня практически отсутствует лов раков.

Данные по оз. Рожево показаны на рис. 7.8.

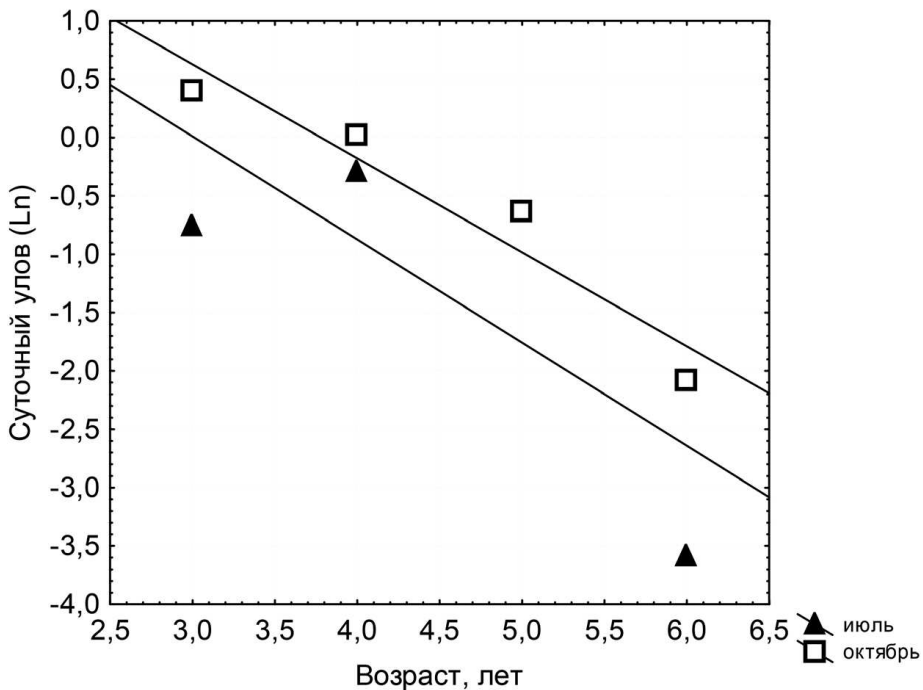


Рис. 7.8. Зависимость логарифмов средних уловов самцов от возраста особей популяции длиннопалого рака оз. Рожево (июль и октябрь 2014 г.)

Представленные на рис. 7.8 зависимости можно описать уравнениями:

$$C_7 = 2,663 - 0,884\tau, \quad r = -0,75; \quad p = 0,25, \quad (7.7)$$

$$C_{10} = 3,047 - 0,806\tau, \quad r = -0,96; \quad p = 0,04, \quad (7.8)$$

где C_7 , C_{10} – натуральный логарифм среднего суточного улова в июле и октябре соответственно; τ – возраст; r – коэффициент корреляции; p – уровень значимости.

Как видим, для июля зависимость уловов от возраста самцов меняется в широких пределах и статистически не достоверна. Для октября эта зависимость имеет достоверный угловой коэффициент. Угловой коэффициент отражает среднюю величину общей годовой смертности в рассматриваемом ряду возрастных групп. Значение выживаемости (L) самцов облавливаемой части популяции при переходе в следующий годовой класс составит:

$$L = e^{-0,806} = 0,45, \quad (7.9)$$

где L – выживаемость особей за год, e – основание натурального логарифма.

Таким образом, в облавливаемой части популяции оз. Рожево выживаемость самцов за год составляет 45%.

Данные по оз. Бельское представлены на рис. 7.9.

Полученная зависимость (рис. 7.9) может быть описана уравнением:

$$C_7 = 0,082 - 0,391\tau, \quad r = -0,96; \quad p = 0,04. \quad (7.10)$$

Обозначения те же, что и в уравнении (7.4).

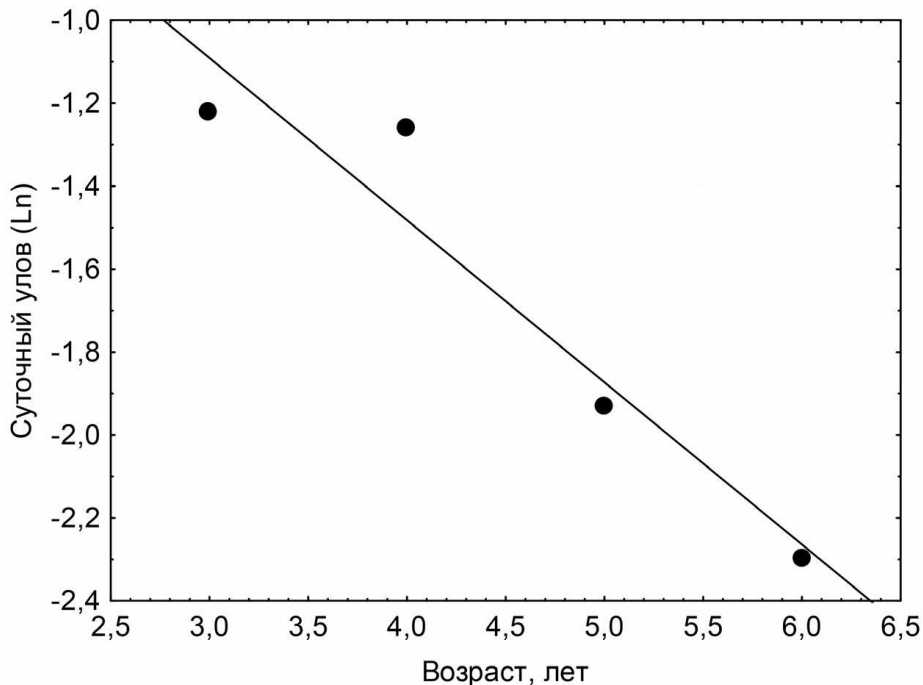


Рис. 7.9. Зависимость логарифмов средних уловов самцов от возраста особей популяции длиннопалого рака оз. Бельское (июль 2014 г.)

По проведенным расчетам выживаемости аналогичным образом, как и для оз. Рожево, выживаемость самцов оз. Бельское составила 68%.

Данные по водохранилищу Паташня показаны на рис. 7.10.

Выявленную зависимость (рис. 7.10) можно описать уравнением:

$$C_{10} = 4,469 - 1,147\tau, \quad r = -0,91; \quad p = 0,09. \quad (7.11)$$

Обозначения те же, что и в уравнении (7.4).

Достоверность полученных данных для водохранилища Паташня небольшая. В современной статистике такие значения p считаются недостоверными, поэтому полученную взаимосвязь величин уловов с возрастом особей следует рассматривать как ориентировочную. В связи с этим полученные значения средней выживаемости самцов при переходе в следующий возрастной класс, равные 32%, нельзя использовать для каких-то обобщений.

Смертность особей самок, собранных в июле на оз. Рожево, оцениваемая по динамике изменения средних уловов в смежных годовых классах, представлена на рис. 7.11.

Представленная зависимость (рис. 7.11) описывается уравнением:

$$C_7 = 4,14 - 1,21\tau, \quad r = -0,96; \quad p = 0,04. \quad (7.12)$$

Обозначения те же, что и для уравнения (7.4).

Средняя годовая выживаемость самок составила 30%. В сборах в октябре для оз. Рожево взаимосвязь уловов и возраста самок была недостоверной, так же была недостоверной зависимость рассматриваемых переменных для оз. Бель-

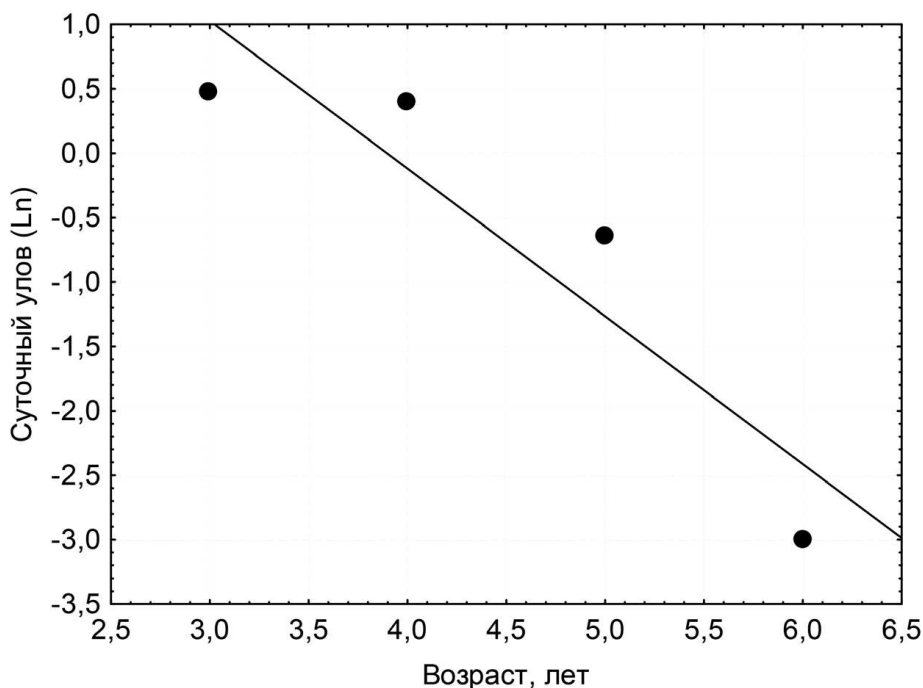


Рис. 7.10. Зависимость логарифмов средних уловов самцов от возраста особей популяции длиннопалого рака водохранилища Паташня (октябрь 2013 г.)

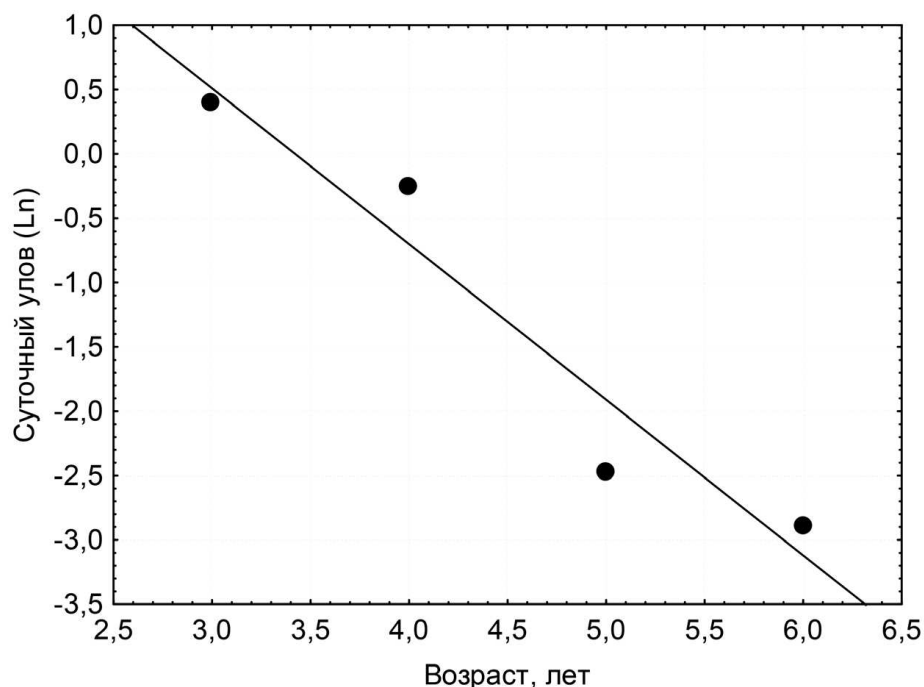


Рис. 7.11. Зависимость логарифмов средних уловов самок от возраста особей популяции длиннопалого рака оз. Рожево (июль 2014 г.)

ское. В водохранилище Паташня в сборах было очень мало самок, что не позволило провести такого рода анализ.

Таким образом, снижение средних уловов самок достоверно связано с возрастом только для выборки из популяции оз. Рожево в июле. В сборах в октябре на оз. Рожево и в июле на оз. Бельское снижение средних уловов самок с увеличением их возраста колеблется незакономерно и статистически не достоверно.

Используемый способ определения смертности особей облавливаемой части популяции можно применять для оценки смертности прежде всего самцов. Для самок такой способ оценки смертности не подходит. В силу особенностей своего поведения разные возрастные группы самок с разной интенсивностью облавливаются орудиями лова. Самцы же в этом отношении представляют более однородную группу и вне зависимости от возраста в целом характеризуются примерно одинаковой интенсивностью облова, что и позволяет рекомендовать самцов в качестве модельной группы для оценки смертности особей при использовании предлагаемого метода.

Метод оценки смертности особей по динамике численности уловов смежных возрастных групп достаточно прост, но следует учитывать возможные погрешности в определении смертности, особенно если факторы среды характеризуются незакономерными колебаниями в период сравниваемых смежных годов. Главным условием правомочности использования данного метода является одинаковое пополнение популяции из года в год за счет размножающихся

особей, что возможно при стабильности и схожей повторяемости абиотических и биотических условий среды обитания.

Вопросы оценки мгновенной смертности популяций раков совершенно не разработаны, использование экспресс-метода позволяет рекомендовать его для практической работы по оценке смертности. Однако для точной оценки мгновенной смертности необходимо проводить исследования в течение 3–5 лет на одном и том же водоеме. Для этого нужно использовать большое количество раколовок, которые устанавливаются в течение ряда лет в одно и то же время года на одних и тех же местах, что позволяет проанализировать динамику численности отдельного поколения и на этой основе оценить общий уровень смертности раков. Отметим, что идентичность размерной структуры раков в уловах и размерной структуры облавливаемой части популяции возможна только в случае использования ловушек без приманки, поскольку наличие приманки предполагает конкуренцию за пищу и доминирование более крупных особей в уловах.

Средние значения общей мгновенной смертности облавливаемой части популяции длиннопалого рака начиная с возраста 3 и более лет колеблются в пределах 0,391–0,806 год⁻¹, что соответствует 45–68% смертности особей каждого возрастного класса в течение года. Эти же значения смертности характерны и для самцов, но для самок методы анализа динамики отдельных возрастных классов иногда давали искаженные результаты, что указывает на наличие факторов, влияющих либо на численность, либо на уловы самок. Тем не менее результаты работы в целом позволяют утверждать, что общая смертность самок примерно такая же, как и самцов. В водоемах, где налажен промысел раков, уровень смертности особей промысловой части популяции выше.

Таким образом, использование обобщающей модели для определения Z не дает уверенности в правильности получаемых результатов. Предложенный способ оценки мгновенной смертности по анализу межгодовой динамики численности отдельных поколений является более перспективным. Использование большого количества раколовок, которые устанавливаются в течение ряда лет в одно и то же время года (предпочтительно в начале вегетационного периода) на одних и тех же местах, позволяет проанализировать динамику численности отдельного поколения и на этой основе оценить уровень смертности раков.

Данные, полученные для оз. Соминское, можно положить в основу общего вывода о величинах смертности облавливаемой части популяции длиннопалого рака.

7.6. Оценка общего допустимого вылова речных раков

Наиболее важной рыбохозяйственной задачей эксплуатируемых популяций речных раков является определение оптимального объема изъятия промысловой части популяции, которое бы стимулировало активный рост оставшихся особей за счет снижения плотности и не приводило бы к снижению

общего вылова в будущем, т. е. не вело бы к перелову. Биомасса промысловой части популяции создается в результате прироста всех особей, входящих в промысловую часть, перехода новых непромысловых возрастных групп раков в эксплуатируемую часть популяции за минусом естественной смертности и вылова раков.

Для оценки допустимого вылова и организации рационального промысла применим два подхода, один из них базируется на определении продукции облавливаемой части популяции, другой – на оценке смертности половозрелых особей.

Достаточно четким ориентиром, позволяющим получить представления о границах допустимого вылова, являются значения продукции популяций. Но необходимо учитывать, что в продукцию входят и приросты особей, которые элиминировали за период исследований, поэтому вылов всегда должен быть ниже рассчитанной продукции. Вылов может быть равен продукции раков за вычетом той части, которая была обеспечена элиминированными особями.

Для устойчивого промысла необходим рациональный лов, при котором объем вылова должен быть максимально возможным. Но вылов должен находиться в границах, позволяющих сохранять численность популяции на стабильном уровне.

Теоретической основой организации рационального промысла является представление о том, что численность раков, как и любого другого промыслового вида, зависит от следующих основных факторов: пополнения, роста особей, уровня их естественной смертности и интенсивности вылова (Бивертон, Холт, 1969, с. 17). Взаимовлияние и взаимосвязь перечисленных факторов очень сложна, неоднозначна и требует построения математических моделей, а следовательно, и определенного уровня математически строгих выкладок (Полищук, 1986, с. 3). Даже беглый взгляд на основные факторы, определяющие численность эксплуатируемой популяции, выявляет много общего между решаемыми задачами в динамике численности и продукционной биологии. Количество родившихся за определенное время особей играет ту же роль в динамике численности, что и продукция в динамике биомассы, скорость продуцирования вполне аналогична рождаемости, а удельная скорость продуцирования – удельной рождаемости (Полищук, 1986, с. 51). Цитируемый автор отмечает, что в работах продукционного направления преимущественно приводится только одна интегральная характеристика – продукция, которая относится к длительному интервалу времени (году, сезону). Значения же средней скорости продуцирования в единичный момент времени, как правило, отсутствуют. Отсутствует и оценка элиминации, которую можно рассчитать по разности между продукцией и изменением биомассы в начале и конце рассматриваемого периода (Руденко, 1985; Полищук, 1986, с. 49, уравнение (5.1)): $P = B_t - B_o + B_e$, где P – продукция, B_t , B_o , B_e – биомасса в конце, начале периода и биомасса элиминированных особей соответственно. На предельно формализованном математическом уровне все выглядит достаточно просто. Но для

отдельной популяции корректно оценить биомассу элиминированных особей как разность между начальной и конечной биомассами не представляется возможным. Это сложно сделать по многим причинам, в том числе и из-за высокой погрешности измерения рассматриваемых величин.

Известно (Momot, 1978; 1988; 1991), что на изменения интенсивности промысла холодноводные виды раков Северной Америки отвечают очень небольшими изменениями скорости роста и плодовитости. В. Момот отмечает, что наиболее важным механизмом приспособления интенсивно эксплуатируемых популяций следует считать изменения в величинах смертности особей, относящихся к различным возрастным классам, и в первую очередь у ювенильных особей. Специфика возрастной смертности является основным механизмом приспособления популяции к интенсивной эксплуатации. Экспериментальные исследования по моделированию различных условий существования раков, проводимые на небольших озерах, показывают, что популяциям раков свойственна саморегуляция и способность к стабильному производству среднего урожая. В случае устойчивого и неизменного сохранения условий обитания раков возможно изъятие до 50% взрослых особей без риска нарушить баланс между ростом, пополнением и запасами раков. В устойчивых популяциях (там где численность особей не подвержена резким колебаниям) возможен лов раков без ограничения по полу и размерам особей. Единственное ограничение – запрет на весенний лов, до появления личинок. Таким образом, по литературным данным, из половозрелой части популяции речных раков канадских водоемов можно изымать до 50%, не опасаясь истощения запасов. Но среди русских исследователей сложилось устойчивое представление, что при рациональной эксплуатации изъятие должно составлять порядка 25% (Цукерзис, 1989, с. 126; Румянцев, 1974, с. 62) или 20–40% от промыслового запаса (Черкашина, 2002, с. 229).

Для популяции оз. Олтуш нами не только оценена продукция, но и определен примерный объем вылова раков, который был не менее 25% от биомассы облавливаемой части популяции. Длительный ряд наблюдений за популяцией длиннопалого рака этого водоема позволяет нам утверждать, что вылов из промысловой части популяции может составлять большую, чем 25%, величину биомассы.

Таким образом, рекомендованная по литературным данным величина вылова от промысловой части популяций речных раков может колебаться от 25 до 50%. При этом максимальный вылов, равный 50%, рекомендуется для американских речных раков (Momot, 1978; 1988; 1991).

Раки – ценный объект промысла и возобновляемый природный ресурс, для которого одинаково неприемлемо как чрезмерное, так и недостаточное использование (Алехнович, Кулеш, 2004а). Из недоиспользуемой популяции изымается меньше особей, чем популяция способна восстановить, и получаемый урожай будет меньше, чем мог бы быть. Для видов речных раков Беларуси 50%-ный вылов промысловой части популяции близок к продукции, но в нее входит и биомасса элиминированных особей, поэтому 50%-ный безвы-

борочный объем изъятия биомассы теоретически может вести к перелову. Изъятие, равное 50% промысловой части популяции, можно рассматривать как верхний предел, к которому нужно стремиться при вылове.

Другой подход основывается на оценке смертности особей промысловой части популяции. Нами оценена общая годовая смертность промысловой части популяции длиннопалого рака, которая была примерно равна 50%. Общая годовая смертность складывается с естественной и промысловой смертности и описывается уравнением $Z = M + F$, где Z – общая годовая смертность, M – естественная смертность, F – промысловая смертность.

Для оценки промысловой смертности необходимо знать естественную смертность особей промысловой части популяции. Эти вопросы практически не разработаны, и сведений по естественной смертности половозрелых особей очень мало. В работе по моделированию динамики численности популяции широкопалого рака норвежского озера Стеинфиорд годовая естественная смертность промысловой части популяции принята равной 5% (Sadykova et al., 2009). Н. Я. Черкашина (Черкашина, 2002, с. 190) отмечает, что в стабильной экологической ситуации естественная смертность половозрелых особей составляет 2,5%. Принимая во внимание эти данные, оценим естественную смертность в 5%. Промысловая и естественная смертность – величины достаточно взаимосвязанные, и с увеличением промысловой смертности естественная должна снижаться, хотя бы потому, что часть раков будет выловлена до того времени, когда они могли бы погибнуть от естественных причин. В таком случае промысловая смертность популяции длиннопалого рака составит 45% от промысловой части популяции. Следовательно, если в основу расчетов положить данные по смертности особей облавливаемой части популяции, можно рекомендовать вылов в объеме 45% от численности промысловой части популяции.

Таким образом, максимально возможный вылов из ракопродуктивных популяций длиннопалого рака водоемов юга Беларуси стремится к 50% от промысловой части популяции. Этот результат получен путем использования двух независимых подходов в оценке вылова: определения продукции и оценки динамики численности облавливаемой части популяции.

Предложенные способы оценки общего допустимого улова по продукции и определению общей смертности показывают сопоставимые результаты и для многочисленных процветающих популяций юга страны позволяют рекомендовать годовой вылов, равный не менее 45% промысловой части популяции. Такую степень эксплуатации ракопродуктивных популяций можно считать оптимальной, позволяющей получать максимальный и в то же время устойчивый урожай.

Таким образом, для наиболее продуктивных популяций длиннопалого рака юга страны годовая продукция облавливаемой части популяции близка

к $8,5 \text{ г/м}^2$, для глубоководных озер северной и центральной части Беларуси годовая продукция составляет $3,3 \text{ г/м}^2$ полезной для рака площади водоема.

Отношение продукции к биомассе (P/B коэффициенты) популяций длиннопалого рака в мелководных озерах и водохранилищах на юге страны составило $0,53$.

Средние значения общей мгновенной смертности облавливаемой части популяции длиннопалого рака начиная с возраста 3 и более лет колеблются в пределах $0,391\text{--}0,806 \text{ год}^{-1}$, что соответствует $45\text{--}68\%$ -ной смертности особей каждого возрастного класса в течение года.

Для многочисленных процветающих популяций юга страны годовой вылов можно рекомендовать в количестве 45% промысловой части популяции. Этот общий допустимый вылов рассчитан по двум независимым методам – по определению продукции и оценке смертности промысловой части популяции. Используемые методы показали сопоставимые результаты, что дает основание считать вылов, равный 45% от промысловых запасов раков, оптимальным, позволяющим получать максимальный и в то же время устойчивый урожай.

УПРАВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЯМИ РЕЧНЫХ РАКОВ БЕЛАРУСИ

Речные раки Беларуси отмечаются практически повсеместно в реках, озерах, водохранилищах. В настоящее время они представлены тремя видами – широкопалым, длиннопалым и полосатым. Каждый из этих видов требует своих, принципиально не схожих подходов к управлению популяциями. Длиннопалый рак как промысловый вид имеет значительную рыночную стоимость, которая определяется изысканными деликатесными свойствами рачьего мяса и высокой рекреационной ценностью. Главная задача работы с этим видом – увеличение численности и рациональная эксплуатация запасов. Широкопалый рак – исчезающий вид, внесенный в Красную книгу Республики Беларусь, требует проведения комплексных мероприятий по его сохранению. Для инвазивного чужеродного вида – полосатого рака необходимо разработать комплекс мероприятий по сдерживанию его распространения.

8.1. Промысел раков в Беларуси

Популяции речных раков эксплуатируются человеком уже многие столетия. В Европе вплоть до XX в. они имели очень большое экономическое значение и сейчас оцениваются как деликатесный продукт питания. Рачья чума, появившаяся в конце XIX в. в Европе, нанесла невосполнимые потери популяциям аборигенных видов раков. Наряду с этим в XX в. в результате загрязнения водоемов промышленными и бытовыми отходами, сильного эксплуатационного пресса, вселения в водоемы чужеродных американских видов раков произошло дальнейшее снижение общих запасов раков в водоемах. В целом из-за рачьей чумы и деятельности человека по изменению местообитаний раков их уловы в Европе снизились на 95% в течение последних 150 лет (Skurdal, Garnas, Taugbøl, 2002; Skurda, Taugbøl, 2002). Современная добыча составляет меньше 5% по сравнению с добычей раков до появления рачьей чумы (1859–1860 гг.) на европейском континенте (Skurdal et al., 1999). Однако по причине большой стоимости и пищевой привлекательности вылов раков остается достаточно высоким. Сочетание этих особенностей приводит к тому, что раки становятся наиболее желаемым для эксплуатации ресурсом. Поэтому промысел раков традиционно строго регулируется в странах Европы.

В Беларуси так же, как и во всей Европе, происходит снижение численности раков в течение последних 150 лет.

Промысел раков в Беларуси насчитывает не одно столетие. В конце XIX – начале XX в. Северо-Западный край Российской империи, большую часть территории которого составляла Беларусь, являлся основным поставщиком рачьей продукции на рынки Европы. В последующем численность раков начинает снижаться. В 1930 г. БССР давала 202,5 ц рачьей продукции только на экспорт (соответственно 450 тыс. экз.), что составляло 33% от общего экспорта из СССР. В 1940 г. добыча раков составила 405 ц, или 900 тыс. экз. После войны улов сильно сократился: в 1950 г. было добыто 176 ц, или 440 тыс. экз., в 1952 г. – 258,5 ц, в 1953 г. – 216,0, в 1954 г. – 277,2, в 1958 г. – 358,0, в 1959 г. – 351,0, в 1960 г. – 290, в 1961 г. – 208,0 ц (рис. 8.1). Основной лов (50–60% от общей добычи) осуществлял Полоцкий рыбхоз в водоемах Белорусского Поозерья. В промысле преобладал длиннопалый рак – 80%. В середине 1970-х вылов речных раков составил 37–71 ц. При этом основную часть вылова составил широкопалый рак из Белорусского Поозерья (Штейнфельд, 1954, 1963; Штейнфельд, Прохорчик, 1975).

Уловы раков за 1956–1986 гг. характеризуются высокой изменчивостью и нестабильностью – даже при сравнении данных за смежные годы уловы могут различаться в 2,7 раза. Минимальный улов за этот период составил 12 кг (1985 г.), максимальный – 10 522 кг (1975 г.). Сглаженные методом наименьших квадратов данные позволяют выделить два периода, когда уловы раков были относительно большими, – это начало 1960-х и конец 1970-х годов (рис. 8.1). В после-

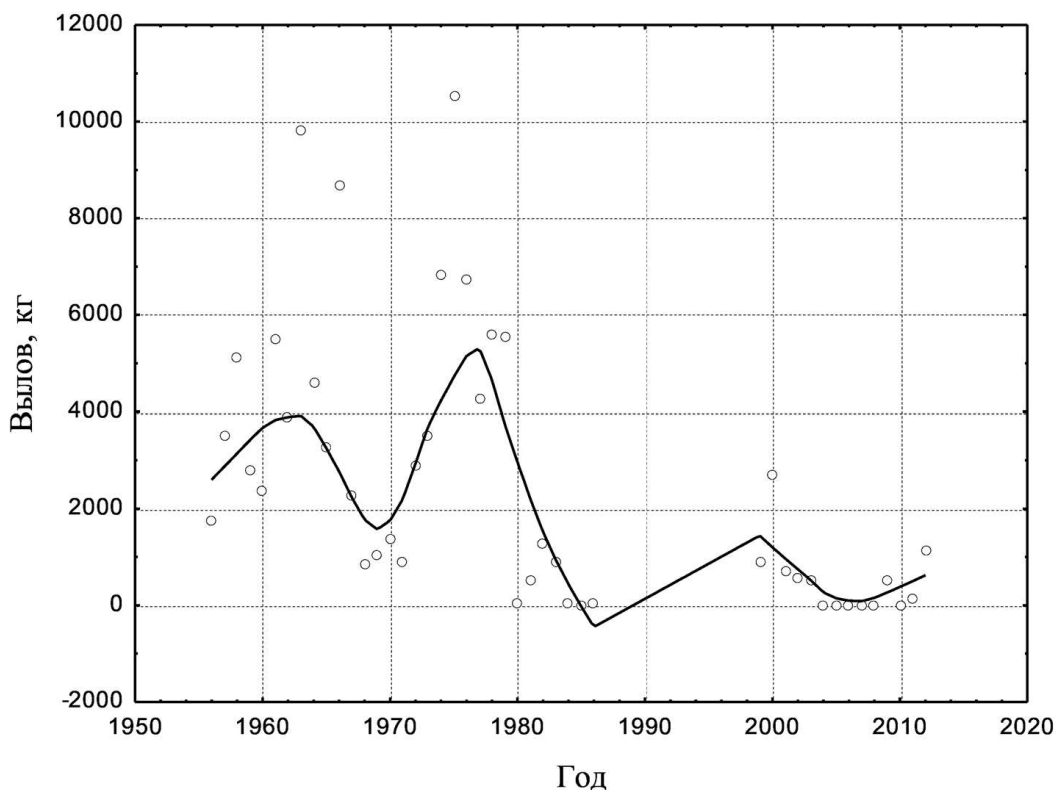


Рис. 8.1. Динамика добычи речных раков в Беларуси (по данным статистики)

дующем в 1990-е годы вылов раков не регистрируется. В начале нынешнего столетия вылов раков, по данным официальной статистики, был небольшим и колебался от нуля до 447 кг (2003 г.). Начиная с 2004 по 2008 г. раки снова не регистрируются в сведениях, представляемых промышленной статистикой. Максимальное количество раков – 1154 кг было выловлено в 2012 г. В связи с этим и в полном соответствии с рыночной экономикой цена на раков стала стремительно расти.

В конце 1940-х – середине 1960-х годов 79,6% озер севера Беларуси были заселены только длиннопалым или длиннопалым и широкопалым раками одновременно. В этот период из 600 обследованных озер Беларуси в 120 встречались речные раки. В Витебской обл. они населяли 84 озера, в Гомельской – 7, Брестской – 9 (Бонадысенко и др., 1970; Штейнфельд, 1957; Штейнфельд и др., 1968; Штейнфельд, Прохорчик, 1975). В 1950-х годах, по данным Белрыбвода, в Беларуси насчитывалось около 200 рачьих озер общей площадью порядка 80 тыс. га. Кадастровая оценка основана на встречаемости речных раков в ставных сетях во время промышленного лова рыб. Большинство из озер расположено в Белорусском Поозерье (Витебская обл., Полоцкий рыбхоз).

Основными промысловыми водоемами в период 1956–1986 гг. были, за малым исключением, озера Витебской обл. Так, с конца 1950-х годов и до 1970 г. одним из основных промысловых водоемов было оз. Новяты, которое находится в черте г. Браслав. В отдельные годы до 79% суммарного вылова за год приходилось на это озеро. Однако после 1970 г. оз. Новяты теряет свое промысловое значение и больше не отмечается в статистических данных. Среди других озер Витебской обл., вылов раков из которых в разные годы составлял более 20% от суммарного годового вылова, отметим Дривяты, Долгое, Ходцы, Бабиничи, Журавно, Рожево, Навлицкое, Плав, ряд озер Белых из разных районов области. Популяции раков этих озер иногда достигали высокой плотности, и в течение нескольких лет промысел раков базировался преимущественно на вышеперечисленных озерах. Но ни одно озеро не сохраняло своей значимости как промысловый водоем в течение всего периода наблюдений. Через определенные промежутки времени (максимальные порядка 25 лет) в ракопродуктивных озерах неизбежно происходила массовая гибель раков, и промысловое значение этих озер утрачивалось. Считаем, что основной причиной массовой гибели раков являлось инфекционное заболевание – рачья чума, но нельзя исключать и другие неблагоприятные факторы (попадание ядохимикатов, мелиорация, зимние заморы и т. д.).

Вклад озер юга Беларуси в суммарный годовой вылов в 1950–1980-е годы был небольшим. Отметим, что до 1960 г. оз. Червоное (Гомельская обл.) было высокопродуктивным, но после мелиорации как рачий водоем полностью утратило свое значение. С конца 1960-х годов относительно высоким был промысловый рейтинг оз. Споровское (в отдельные годы до 58% вылова раков приходилось на это озеро), но после 1980 г. оно его теряет. Отметим, что в настоящее время оз. Споровское снова можно рассматривать как перспективный

промысловый рачий водоем. Таким образом, на восстановление численности раков в этом озере ушло не менее 20 лет.

В конце прошлого столетия основными промысловыми водоемами стали водоемы юга страны, прежде всего оз. Олтуш Брестской обл. и водохранилище Светлогорское Гомельской обл. (Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004; Алехнович, Кулеш, 2005). В оз. Олтуш, по нашим оценкам, годовой вылов (учитываемый статистикой, а также не учитываемый ею) мог достигать до 10 т. До 2015 г. это озеро было самым продуктивным рачьим водоемом в Беларуси.

В Гомельской обл. в 1950–1960-е годы Пинским и Краснополесскими рыбзаводами проводился промысловый отлов длиннопалого рака преимущественно из р. Припять и оз. Червоного. Максимальное количество – 37 и 39 ц было отловлено в 1959 и 1960 гг. соответственно. В Гомельской обл. меньше озер и водохранилищ, но имеются такие мощные водные артерии, как реки Днепр, Сож, Припять, относящиеся к водосбору Черного моря. Эти реки являются местообитаниями длиннопалого рака. В р. Припять в 1960-х годах были сосредоточены основные запасы длиннопалого рака данного региона.

В Брестской и Гомельской областях в 1950–1960-е годы основные запасы раков были сосредоточены в р. Припять. В последующем численность раков в Припяти значительно снизилась, и в настоящее время длиннопалый рак встречается на всем протяжении реки, но нигде не создает промысловых скоплений. В Гомельской обл. перспективными ракопромысловыми водоемами могут быть старичные водоемы Днепра, Сожа.

В Минской обл. промысловый вылов речных раков из озер в последний раз отмечался в Нарочанском рыбхозе в 1964 г. Всего было выловлено 4 ц, что составило лишь 3% от общей добычи речных раков по стране. Этот факт свидетельствует о том, что состояние популяций речных раков в Минской обл. в 1960-х годах было не изучено, а промысловые запасы практически не использовались. В Минской обл. небольшое промысловое значение в 1960–1970-е годы имело оз. Большие Швакшты. В настоящее время в этом озере в непромысловом количестве встречается длиннопалый рак. В 1990-е годы высокая плотность длиннопалого рака отмечалась в оз. Волчин (Минская обл.). Однако в 1999 г. в озере наблюдалась массовая гибель раков. Исследования 2006 г. показывают, что раки начали восстанавливаться в данном озере, но более поздние обследования снова выявили практически полное исчезновение раков в оз. Волчин.

Уловы раков на одну ловушку в период промысла в 1960-е годы изменялись от 3 до 14 раков в сутки. Необходимо отметить, что к перспективным рачьим водоемам в то время относились водоемы с уловами более 7 раков на одну ловушку за сутки (Штейнфельд и др., 1968; Цукерзис, 1989).

В конце 1960-х – начале 1970-х годов промысел раков неуклонно снижался (Штейнфельд, Прохорчик, 1975) и уже в начале 1980-х прекратился, так как стал экономически не выгодным. Отчасти из-за того, что на внутреннем рынке рак в то время оценивался дешевле рыбы.

В конце 1970-х – начале 1980-х годов усиливался пресс антропогенного воздействия: устройство рекреационных зон, мелиорация и распашка водохранных территорий, химизация сельского хозяйства и, как следствие, попадание в рачьи водоемы сточных вод, минеральных удобрений, ядохимикатов и т. д., что привело к резкому уменьшению численности и исчезновению раков из ряда озер и рек.

К концу же 1980-х – началу 1990-х годов ситуация с речными раками в Беларуси качественно изменилась. По наблюдениям специалистов Института зоологии НАН Беларуси и территориальных органов охраны животного и растительного мира, начался процесс увеличения численности речных раков. Это связано со снижением поступления в водоемы удобрений, органических загрязнений, ядохимикатов и т. д., но рачья чума по-прежнему оставалась основным фактором уменьшения численности раков. Практически во всех водоемах Брестской обл. (реки, озера, водохранилища) встречались раки, но в большинстве водоемов их плотность достаточно низкая.

В настоящее время длиннопалый рак распространяется по территории Беларуси практически равномерно, за исключением северной части Витебской обл., где еще встречается и широкопалый рак, и бассейна р. Неман, где имеется инвазивный вид – полосатый рак. Численность длиннопалого рака в отдельных местообитаниях такова, что позволяет вести промысел этого вида.

Одновременно с улучшением экологических характеристик окружающей среды в 1990-е годы природоохранное законодательство приобретает целостную форму: принимаются Закон Республики Беларусь (от 10 июля 2007 г. № 257-3) «О животном мире» и Правила ведения рыболовного хозяйства и рыболовства (далее – Правила). Правила утверждены Указом Президента Республики Беларусь от 08.12.2005 г. № 580 «О некоторых мерах по повышению эффективности ведения охотничьего хозяйства и рыбохозяйственной деятельности, совершенствованию государственного управления ими». В соответствии с Правилами раки отнесены к объектам рыболовства, добыча которых должна осуществляться в арендованных или предоставленных в безвозмездное пользование рыболовных угодьях. Предписываемая Правилами добыча раков была малоэффективна, поскольку ограничивала деятельность раколовов только собственными или арендованными водоемами. В водоемах общего пользования был разрешен только любительский ограниченный лов. В рамках таких законодательных инициатив была невозможна организация сборных пунктов и установка накопительных рачьих садков, из которых живых раков отпускали бы заинтересованным организациям.

Промысел раков издавна организовывался путем создания ракарень, через которые происходило накопление и сбыт раков. Для ракарень были отработаны четкие правила и рекомендации по передержке, упаковке и транспортировке раков (Будников, Третьяков, 1952).

В наших водоемах, за редким исключением, плотность раков составляет меньше одной особи на квадратный метр. В данных условиях суточные уловы

также будут составлять в лучшем случае несколько сотен особей. При такой низкой интенсивности лова необходим, с одной стороны, широкий охват ловом всех рачьих водоемов, с другой – организация сборных накопительных пунктов – ракарень. Законодательные инициативы этого не предусматривали и не допускали, в результате чего рак практически исчез из официальной статистики вылова, а его цена на рынке подскочила до фантастических значений. Стало очевидно, что необходимо вернуться к организации ракарень. В настоящее время таковых на территории Беларуси нет, но известно (Штейнфельд, 1954), что до 1941 г. в Полоцке на р. Полота находилась старейшая ракарня, которая напряженно работала, пропуская в сутки 40 000 раков.

НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам в рамках выполняемого в 2011–2013 гг. задания 1.4.1. «Разработать мероприятия по сохранению и устойчивому использованию речных раков Республики Беларусь» ГНТП «Природные ресурсы и окружающая среда», подпрограмма 01 «Природные ресурсы и их комплексное использование» были подготовлены рекомендации по изменению правил лова раков. Предлагалось вывести раков из перечня рыбохозяйственных объектов и их промысел регулировать Правилами добычи, заготовки и/или закупки диких животных, не относящихся к объектам охоты и рыболовства. Данное предложение было учтено в разрабатываемой Министерством природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь новой редакции Правил и утверждено Постановлением Совета министров от 06.06.2014 № 555.

Для эксплуатации рачьих запасов в водоемах, где численность раков небольшая, предложено вернуться к практике организации сборных накопительных пунктов (ракарень). Для этой цели и были предусмотрены соответствующие поправки в действующее природоохранное законодательство.

8.2. Соотношение полов в уловах в течение вегетационного периода

В настоящее время единственным промысловым видом речных раков в Беларуси является длиннопалый.

Соотношение самцов и самок в популяциях длиннопалого рака близко 1:1, что подтверждается соотношением полов в уловах активными орудиями лова. Неводные уловы, проведенные в летний период, показывают примерно равные доли самцов и самок (на 1 самца приходится 1,08 самки) и, вероятно, адекватно отражают соотношение полов в популяции в исследуемый отрезок времени. Соотношение полов в уловах ловушками как пассивными орудиями лова отражает различия в особенностях поведения самцов и самок в течение периода роста и размножения. Активность самцов и самок в течение вегетационного периода не равноценна. В конце мая – начале июня у самок происходит выклев личинок, они характеризуются низкой активностью и, более того, прекращают питаться, в то время как у самцов отмечается линька и активное питание. В этот период в ловушки чаще попадают самцы. В июле самки линяют,

после чего активно питаются и, соответственно, в большем количестве попадают в ловушки. Активный лов длиннопалого рака в летний период (в основном в июне–июле) ночью с помощью фонаря показал, что в период после выклева личинок самки очень активны и ночью мигрируют на литораль озера. В среднем соотношение полов (M/F – самцы/самки) в ловушках в июне составило $1,46 \pm 0,78$, в июле – $0,88 \pm 0,40$. Следует обратить внимание на высокую дисперсию средних значений, что указывает на высокую вариабельность соотношения полов в уловах. Но тем не менее, если в июне в уловах доминировали самцы, то уже в июле – самки (рис. 8.2).

В октябре–ноябре у раков начинается период размножения, и активность самцов увеличивается многократно, что и отражается в соотношении полов в уловах. Динамика соотношения полов в уловах в течение мая–ноября показана на рис. 8.2 и удовлетворительно описывается полиномом:

$$M/F = 23275,1 - 452,1m + 2,2m^2, \quad r = 0,36, p = 0,009, \quad (8.1)$$

где M/F – отношения самцов к самкам в уловах, m – месяц года начиная с мая по ноябрь включительно. Для других видов раков соотношение полов в уловах в течение года также не остается постоянным и отражает разную активность самцов и самок в конкретные периоды года.

У широкопалого рака оз. Каравайно в мае активность как самцов, так и самок была примерно одинаковой (1,17:1), но в конце июня самки несли на плеоподах личинок первой стадии, не питались и были малоактивными, как следствие,

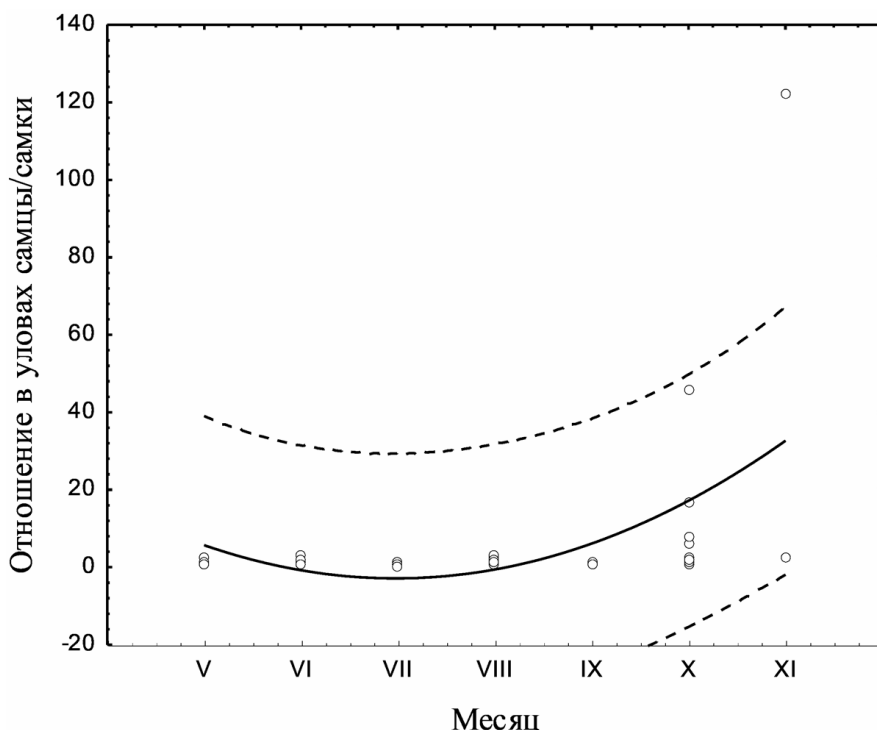


Рис. 8.2. Динамика соотношения полов длиннопалого рака в уловах в течение вегетационного периода с 0,95-вероятностным доверительным интервалом

самок в уловах было в 7 раз меньше, чем самцов. В октябре активность самцов увеличивалась в связи с наступлением периода спаривания. В уловах их было в 3,36 раза больше.

Таким образом, для аборигенных видов раков Беларуси прослеживается схожая динамика соотношения полов в уловах в течение вегетационного периода, что характерно и для других мест обитания речных раков. Тщательные исследования, проведенные на небольшом озере на острове Готланд (Швеция), показали, что самки широкопалого рака были активны с конца июня или начала июля до ноября. Самцы и самки без яиц на плеоподах были активны в течение всего года. Соотношение в уловах ловушек с декабря до июня было 6–16:1 в пользу самцов и близко к 1 в период июль–ноябрь (Ackefors, 1999). По другим данным (Faller, Maguire, Klobucar, 2006), соотношение полов в уловах в течение года было достаточно близким, но в мае и с октября по январь в уловах отмечается относительно большее количество самцов. Учитывая различия в активности самок и самцов в течение вегетационного периода и, как следствие, различия в количестве самцов и самок в уловах, соотношение полов в популяции следует оценивать как среднее по всей совокупности полученных за год данных. Сведения без учета времени сбора могут внести значительные неточности в выводы о соотношении полов в популяции. Так, Я. М. Цукерзис (Цукерзис, 1970, с. 117–118) пишет, что в популяциях длиннопалого рака с ростом плотности отношение самок к самцам в уловах увеличивается, т. е. отмечается связь половой структуры и плотности популяции. Однако по причинам, высказанным выше, этот вывод нельзя признать верным.

Если при определении разрешаемых сроков лова раков руководствоваться приведенными данными по динамике полов в уловах (рис. 8.2), следует рекомендовать разрешаемый лов с августа, когда постепенно начинают преобладать в уловах самцы, и продолжать его до декабря. В конце октября – начале ноября в уловах отмечаются практически одни самцы (на одну самку может приходиться до 122 самцов), и их отлов из популяции не скажется ощутимо отрицательно на величинах пополнения популяции. Таким образом, совершенно очевидно, что оптимальным временем лова длиннопалого рака является конец лета – осень – начало зимы и отлов целесообразнее производить пассивными орудиями лова. Кроме этого, интенсивный осенний лов позволит снимать значительно больший урожай. Раки в течение лета растут (у половозрелых особей пик линек отмечается в начале – середине июня и в конце августа – начале сентября), в то время как осенью рост прекращается.

8.3. Динамика суточных уловов в течение вегетационного периода

Одним из критериев оценки ракопродуктивности водоема является улов раков в единицу времени на одно орудие лова (улов на усилие). На рис. 8.3 представлено распределение суточных уловов длиннопалого рака во всем спектре исследованных нами водоемов. Средний суточный улов на одно уси-

лие составил $1,63 \pm 2,54$ экз./ловушка/сут. Диапазон изменчивости уловов 0,04–12,1 экз./ловушка/сут. Распределение уловов отличается от нормального ($\chi^2 = 188,3$; $p = 0,00000$) и согласуется с нормальным в том случае, если $\chi^2 > 0,05$, т. е. когда рассматриваемое и теоретическое нормальное распределение статистически не различаются. В данном примере распределение значений суточных уловов на одно орудие лова не согласуется с нормальным, и лучше пользоваться не средним арифметическим, а средним геометрическим (Рокицкий, 1973, с. 48). Среднее геометрическое уловов на одно усилие составит 0,64 экз./ловушка/сут (рис. 8.3).

В 1960-е годы в Беларуси перспективными ракопромысловыми считались водоемы, в которых улов на одно орудие лова составлял от 3 до 14 раков в сутки (Штейнфельд, Захаренков, Соболев, 1965). К сожалению, в наше время водоемов с уловами больше 10 экз./ловушка/сут стало гораздо меньше, поэтому к ракопродуктивным целесообразно отнести водоемы, где улов на одно усилие составляет больше одного рака в сутки. Суточные уловы одной ловушкой при этом будут незначительными, но при наличии большого их количества уловы могут быть вполне весомыми в ценовом выражении.

В течение вегетационного периода года уловы раков из одного и того же водоема не остаются постоянными. Динамика суточных уловов за вегетационный период характеризуется очень большой изменчивостью. Для модельных водоемов, в которых популяции раков характеризуются высокой численностью и где у нас имеется многолетний ряд наблюдений, были собраны все данные по уловам на одно усилие в зависимости от месяца, в котором проводились исследования (рис. 8.4).

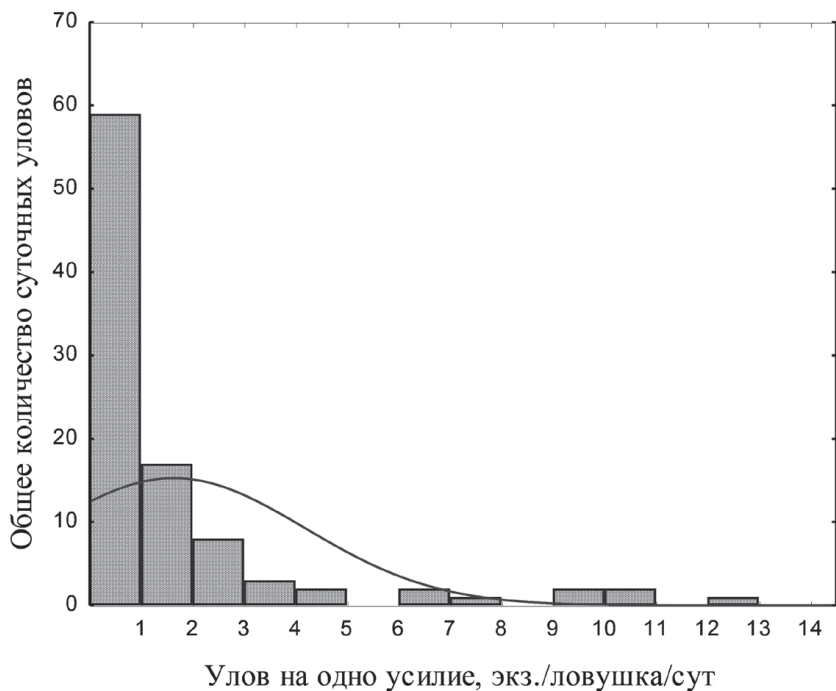


Рис. 8.3. Распределение суточных уловов длиннопалого рака в водоемах Беларуси

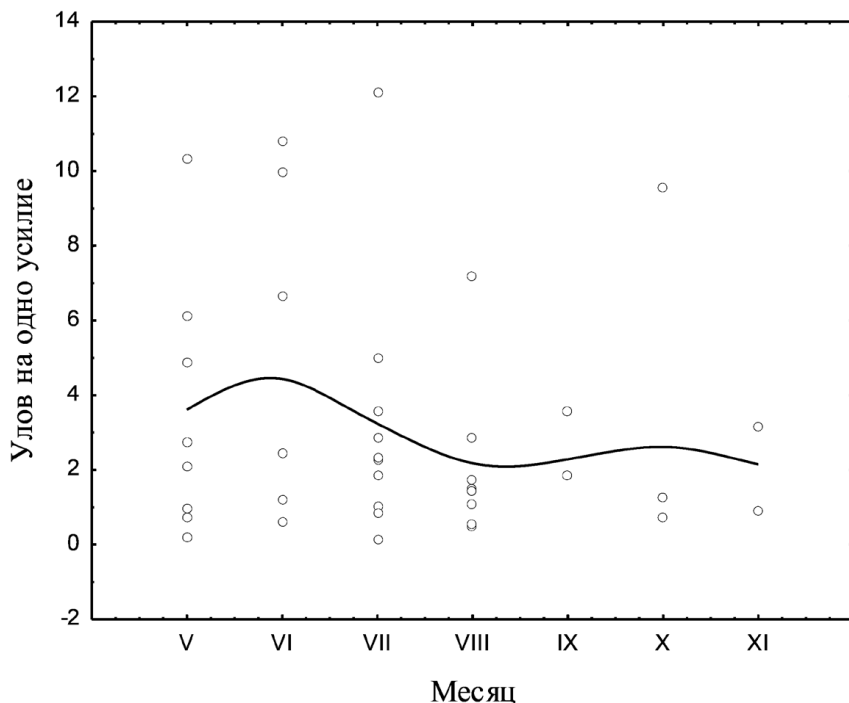


Рис. 8.4. Динамика суточных уловов длиннопалого рака в течение вегетационного периода в ракопродуктивных водоемах

Суточные уловы характеризуются очень высокой вариабельностью. Средние значения и дисперсия уловов на одно усилие для отдельных месяцев практически равны, что указывает на отсутствие каких-либо закономерностей в величинах уловов в течение вегетационного периода.

Таким образом, статистика промысла речных раков в водоемах Беларуси показывает значительное снижение величин вылова. Как правило, ракопромысловые водоемы не оставались постоянными и теряли свое значение через 15–25 лет. Сезонные особенности динамики уловов самцов и самок показывают, что осенью преимущественно ловятся самцы, в связи с чем целесообразно в осенние месяцы интенсифицировать лов раков.

8.4. Предложения по охране и увеличению численности раков

Популяции практически половины всех речных раков мира находятся в состоянии значительного снижения численности и угрозы исчезновения или вымирания. В Северной Америке из более 590 видов раков 390 находится под угрозой исчезновения.

Речные раки катастрофически быстро исчезают и из водоемов Европы. Например, в Польше в середине прошлого века было отмечено 342 популяции широкопалого рака, а в конце века только 21 (Struzynski, Krzywosz, 2002). В Эстонии раки отсутствовали в половине водоемов, которые по своим характеристикам подходили для их обитания (Medar et al., 2006). В Беларуси широкопалый рак уже не отмечается в водоемах бассейна Припяти.

Наиболее важными причинами исчезновения раков являются болезни; загрязнение водоемов; вселение чужеродных видов раков; исчезновение, деградация местообитаний; интенсивный нерациональный лов (Souty-Grosset, Grandjean, Gouin, 2004; International Union..., 2015).

Среди заболеваний рачьей чумы, вызываемая паразитическими оомицетами *Aphanomyces astaci*, – важнейшая причина снижения численности аборигенных видов раков.

Популяции всех аборигенных видов раков Европы в течение последних 150 лет заражаются рачьей чумой. Первая эпизоотия была в Италии в долине р. По в 1860 г. Наиболее ярко катастрофические последствия заболевания раков рачьей чумой проявились в Турции. Рачьей чумой была обнаружена в этой стране в 1985 г., и за два года во многих озерах рачий промысел был утерян. Так, в 1984 г. улов составил 5000 т, в 1991 г. – 200 т. К 2000 г. уловы постепенно увеличивались и достигли 750 т в 2007 г. (Harlioğlu, 2008). Но рачьей чумой до сих пор регистрируется в рачьих популяциях, и уловы составляют примерно 25% от тех, которые были в 1980-е годы (Harlioğlu, Harlioğlu, 2005).

Рачьей чумой для североамериканских раков не является острым инфекционным заболеванием, но она очень патогенна для аборигенных видов раков Европы (Alderman, Polglase, 1988). Рачьей чумой и несущие это заболевание чужеродные виды раков являются главной угрозой для аборигенных видов раков Европы (Taugbøl, Skurdal, 1999; Vogt, 1999; Taugbøl, 2004). Паразитические оомицеты используют раков как хозяев для своей жизнедеятельности. Для наших аборигенных видов заболевание рачьей чумой ведет к полной гибели, но не вызывает заметной смертности у американских видов. С исчезновением раков не обнаруживается и паразитический гриб, поскольку *A. astaci* паразитирует только на раках. Американские же виды раков являются постоянным хозяином для этого заболевания и могут распространять его. Поэтому чужеродные американские раки снижают численность аборигенных видов раков Европы не только через прямую конкуренцию, но и путем переноса и передачи аборигенным ракам патогенного заболевания – рачьей чумы.

В последние годы появились интересные работы, в которых приводятся доказательства совместной коэволюции европейских видов раков как хозяина и оомицетов рачьей чумы как паразита. Отмечено (Jussila et al., 2011), что даже у такого чувствительного к рачьей чуме вида, как широкопалый рак, возможно существование особей, несущих рачьей чуму без чрезвычайно высокой смертности. Исследования показывают, что со временем очень высокая смертность раков от рачьей чумы снижается. В популяциях длиннопалого рака в Турции методами молекулярно-генетического анализа выявлено совместное существование как раков, так и оомицетов рачьей чумы (Kokko et al., 2012). В работах (Schrimpf et al., 2012; Pârvulescu et al., 2012) показано, что в дельте Дуная патогенный агент *A. astaci*, вызывающий рачьей чумой, регистрируется у длиннопалого рака из исследуемых районов и одновременно отмечается наличие заболевания. Присутствие европейского аборигенного вида длинно-

палого рака и его достаточно длительное существование в местах, где регистрируется рачья чума, указывает на возможное совместное существование паразита и хозяина. Отмечается определенная коэволюция, повышающая резистентность хозяина и снижение вирулентности у паразита. Эволюция возможна либо в сторону снижения вирулентности *A. astaci*, либо в сторону увеличения устойчивости раков к рачьей чуме, либо то и другое одновременно.

Эти публикации позволяют по-новому взглянуть на проводимые работы по сохранению раков. Считается (Reynolds, Matthews, 1997; Dehus et al., 1999), что в настоящее время главным в управлении и сохранении популяций раков, т. е. пополнении запасов (restocking) или реинтродукции (reintroduction), является разработка и проведение мероприятий по их расселению. Следовательно, эти мероприятия требуют применения соответствующих исследований по оценке паразитарной ситуации в популяции-доноре. Если возможно совместное существование *A. astaci* и европейских раков, то, например, во время расселения раков можно распространить и рачью чуму, что совершенно недопустимо. Таким образом, последние исследования показывают, что присутствие в водоеме только европейских видов раков не является достаточной гарантией отсутствия в водоеме рачьей чумы.

Постоянно увеличивающееся загрязнение водоемов также является одним из основных факторов, снижающих численность речных раков. Загрязнения могут поступать с бытовыми стоками, в результате сельскохозяйственной или промышленной деятельности человека. Это и кислотные дожди, и ядохимикаты, используемые в сельском хозяйстве, и тяжелые металлы, химические токсичные вещества и множество других загрязнений. Речные раки относятся к одной из наиболее чувствительных к загрязнению групп водных беспозвоночных (Perry et al., 2001).

Следует отметить как одну из причин снижения численности раков деградацию, фрагментацию или даже потерю местообитаний в результате инженерных работ по изменению ландшафтов.

Нерациональный лов раков без учета продукционных свойств популяции и определения оптимальных величин вылова также ведет к снижению численности.

В совокупности названные причины ведут к постоянному и катастрофическому снижению численности раков во всем мире. Например, в Европе за последние 10 лет в результате прямой или опосредованной деятельности человека обилие аборигенных видов раков снизилось на 50–80% (Souty-Grosset, Reynolds, 2009). В 2010 г. специальная группа по пресноводным крабам и речным ракам из оцениваемых 569 видов речных раков около 25% классифицировала как находящиеся под угрозой исчезновения в Международной Красной книге, при этом четыре вида зафиксированы как исчезнувшие (Gherardi, 2011).

Перечисленные выше причины исчезновения речных раков из водоемов и сокращения их численности являются общими практически для всех стран Европы, в том числе и для Беларуси.

8.4.1. Охрана редких исчезающих видов раков

Быстрое исчезновение речных раков Европы порождает среди исследователей определенный пессимизм и опасения за их будущее существование. Так, ряд авторов (Kozak et al., 2011) пишут, что будущее аборигенных раков Европы (*A. astacus*, *A. pallipes* (комплекс) и *A. torrentium*) в Центральной и Западной Европе совершенно неопределенно, и это несмотря на серьезную законодательную защиту данных видов национальным законодательством. В сохранении видов раков, находящихся под угрозой исчезновения, ключевыми являются мероприятия по реинтродукции и расселению аборигенных видов раков в благоприятные места обитания, хотя эффективность этих мероприятий подчас низкая (Schulz, Stucki, Souty-Grosset, 2002; Souty-Grosset, Reynolds, 2009; Kozak et al., 2011).

Мероприятия по охране и управлению аборигенными видами раков Европы принципиально не отличаются и имеют много общего безотносительно к видовой принадлежности охраняемых видов. Обязательным условием является организация постоянного наблюдения за редкими исчезающими видами. Нет сомнений, что постоянный мониторинг популяций играет большую роль в деле охраны. Мониторинг позволяет оперировать рядом многолетних данных по динамике численности модельных популяций видов раков, находящихся под угрозой исчезновения, что дает возможность проследить влияние чужеродных видов, межвидовой конкуренции, распространения рачьей чумы, разрушения местообитаний.

Благодаря многолетним наблюдениям за популяцией широкопалого рака оз. Каравайно было установлено быстрое замещение краснокнижного вида широкопалого рака длиннопалым (Алехнович и др., 2011). Эти данные показывают, что межвидовая конкуренция – мощный фактор и его необходимо учитывать при сравнении не только аборигенных видов раков с чужеродными, но и аборигенных видов между собой. Эффект от межвидовой конкуренции может очень быстро проявиться.

Длительные наблюдения за популяциями видов раков, находящихся под угрозой исчезновения, позволяют выяснить тенденции в динамике видов, роль в этом процессе глобальных факторов (например, изменение климата). Ясно, что без постоянных наблюдений мы не можем планировать и осуществлять мероприятия по охране и увеличению численности. Однако частота наблюдений определяется не только биологической необходимостью, но и финансовыми возможностями, поэтому нужны разумные компромиссы.

На оз. Каравайно мы проводили ежегодные одноразовые исследования, преимущественно в летнее время, что позволяет неплохо ориентироваться в тенденциях изменения численности раков в озере (Алехнович и др., 2011). Такая частота наблюдений рекомендуется и в целом для европейских раков (Holdich, Reynolds, Edsman, 2002). Авторы цитируемой работы во время мониторинговых исследований рекомендуют оказывать как можно меньшее отрицательное воздействие на популяцию раков. В частности, не рекомендуется тревожить

раков во время линьки, в период спаривания, в течение всего зимнего периода вынашивания самками яиц, вылупления личинок.

Лов раков следует проводить ловушками, которые устанавливаются не позднее второй половины дня и поднимаются на следующее утро. Молодь раков рекомендуется ловить сачками, просматривать естественные убежища на мелководьях или же создавать искусственные укрытия, которые можно было бы закрыть и поднять для анализа пойманных раков.

Для оценки жизнеспособности популяции необходимо убедиться в том, что в популяции присутствуют особи всех стадий жизненного цикла – молодь, половозрелые особи, яйценосные самки.

Характер динамики численности популяции устанавливается путем сопоставления уловов на одно усилие в течение ряда лет. Отлов проводится стандартными орудиями лова в схожие периоды года.

Численность популяции оценивают методом мечения и повторного отлова, но необходимо учитывать очень большую погрешность метода.

Абсолютную численность можно установить только спустив весь водоем и подсчитав особей, если это возможно (Holdich, Reynolds, Edsman, 2002).

Мероприятия по сохранению и увеличению численности видов раков, находящихся под угрозой исчезновения, должны включать охрану и улучшение мест обитания, предотвращение доступа к ним большого количества людей, широкие генетические исследования (Garcia-Arberas, Rallo, 2000), устранение раздробленности популяций и потери генетического разнообразия. Основным же методом увеличения численности редких видов раков является создание новых популяций путем реинтродукции. Реинтродукция аборигенных исчезающих видов раков в благоприятные для их жизнедеятельности места обитания считается главной частью стратегии управления и охраны речных раков Европы (Souty-Grosset, Reynolda, 2009; Kozak et al., 2011). Наиболее значимым исчезающим аборигенным видом предлагается считать широкопалого рака, поскольку этот вид имеет высокую коммерческую стоимость. Раков рода *Austropotamobius* также относят к группе исчезающих видов, имеющих высокую экологическую и культурную значимость. К ракам, находящимся под угрозой исчезновения, предлагается причислить и длиннопалого рака – вид, который был вселен во многие страны Западной Европы из Восточной. В настоящее время во многих странах Западной Европы этот вид адаптировался и охраняется законом, как и редкие аборигенные виды раков.

Причины, по которым численность раков снижается, являются общими для всех аборигенных видов раков.

Среди причин, определяющих распространение и численность широкопалого рака в Беларуси, следует рассматривать и межвидовую конкуренцию наших аборигенных видов широкопалого и длиннопалого раков. После исчезновения раков из водоема при пассивном и случайном расселении преимущество получают те виды, которые характеризуются большей активностью, скоростью роста и плодовитостью, поэтому в наших водоемах постепенно происходит

вытеснение широкопалого рака длиннопалым. Постепенное замещение широкопалого рака длиннопалым мы смогли проследить на примере озер Россонского р-на Витебской обл.

Примеры быстрого замещения длиннопалым раком широкопалого при совместном их обитании в одном водоеме и более эффективного распространения обычного вида над краснокнижным показывают, что без помощи человека мы не сохраним широкопалого рака в наших водоемах. Для охраны и увеличения численности популяций широкопалого рака необходимо незамедлительно начать работы по его искусственному расселению (реинтродукции). Процессу исчезновения популяций широкопалого рака необходимо противопоставить продуманную систему мер по их реинтродукции в новые места обитания, где они когда-то были распространены, но по тем или иным причинам исчезли.

Особенную значимость для рыбохозяйственных водоемов, где встречается широкопалый рак, приобретают продуманные манипуляции с видовым составом и численностью отдельных видов рыб. Необдуманное вселение рыб изменяет всю экосистему и, как следствие, может приводить не только к улучшению, но и ухудшению условий обитания популяции раков.

Для улучшения условий существования представляется целесообразным рекомендовать вселение щуки. Щука могла бы в определенной степени контролировать численность окуня и тем самым снижать смертность молоди раков. Сама по себе щука редко потребляет раков, поскольку у нее засадный тип охоты и она реагирует на быстродвижущуюся жертву, в то время как окунь – рыба с пастбищным типом питания, которая выедает все съедобные объекты. Вселение же большого количества растительноядных рыб (белый амур) может приводить к полному исчезновению погруженной водной растительности, потере многих мест, используемых раками в качестве укрытий, и многим другим изменениям, меняющим кормовую базу. Однако, изменяя или реконструируя видовое разнообразие рыб в водоеме, следует учитывать возможность переноса рачьей чумы вместе с живой рыбой и с водой, как это случилось на эстонском острове Сааремаа. Считается (Paaver, Hurt, 2009), что вместе с живой рыбой на этот остров была случайно завезена рачья чума. Водоемы острова были свободны от данного инфекционного заболевания до 2006 г., более того, это было единственное место в Европе, где никогда ранее не регистрировалась рачья чума. Поскольку афаномицеты рачьей чумы не в состоянии существовать в водоемах, где нет раков, значит, и рыбу следует брать только из тех водных систем, где нет раков, чтобы исключить случайный завоз болезни.

У широкопалого рака повышенные требования к качеству воды, поэтому нельзя допускать попадание в водоем загрязненных бытовыми и промышленными отходами вод. Если водоем находится в достаточной близости от сельскохозяйственных угодий, то одной из значимых опасностей для популяции широкопалого рака может быть попадание в пруд ядохимикатов из полей. Гербициды, пестициды, инсектициды, используемые в сельском хозяйстве,

чрезвычайно токсичны для раков. Современные ядохимикаты достаточно быстро разрушаются, но, если сразу же после обработки полей пройдут дожди и смывы попадут в пруд, неизбежна гибель раков. В связи с этим массовую обработку полей вблизи пруда следует проводить в сухую погоду. Широкопалый рак также чувствителен к увеличению концентрации нитритов (Jensen, 1996), поэтому удобрения, применяемые в сельском хозяйстве, могут потенциально нанести большой урон популяциям широкопалого рака.

Ряд авторов (Medar et al., 2006) отмечают пагубное влияние на популяции широкопалого рака летнего спуска (забора) воды, равно как и зимних заморозов. Поэтому для предотвращения негативного влияния спуска воды на популяцию широкопалого рака представляется целесообразным запретить частичный спуск воды.

Если в этом есть необходимость, снизить кислую реакцию воды можно известкованием.

Фрагментацию популяций, их редкую встречаемость можно и нужно снижать путем проведения мероприятий по расселению раков (Алехнович, Кулеш, 1999; Алехнович, Кулеш, 2002).

В целом же следует отметить, что численность популяций широкопалого рака, скорее всего, определяется комплексом факторов и общим изменением экосистем.

К перечисленным мероприятиям по сохранению широкопалого рака необходимо добавить, что главной движущей силой в охране и увеличении численности аборигенных видов раков следует рассматривать местное население, которое должно знать, в чем ценность аборигенных раков и какова причина запретов на распространение чужеродных видов раков. Важно дать местному населению определенные знания и привить убежденность в необходимости охранять аборигенных видов раков и не проводить расселение чужеродных видов – в этом ключ к решению проблемы исчезновения раков (Taugbøl, 2004). Представляется целесообразным выпуск красочного плаката, в котором будут кратко охарактеризованы отличительные черты, значение и особенности жизненного цикла широкопалого рака. В качестве поощрения, возможно, следует разрешить *местному населению* кратковременный непродолжительный лов широкопалого рака. Рациональный вылов не уменьшит численность популяции и будет компенсирован через снижение смертности и увеличение пополнения (Алехнович, Кулеш, 2002). Такой подход к охране редких видов используется во многих странах. В Беларуси охрана редких видов построена на прямом запрете промыслового использования данных видов, поэтому разрешение о вылове широкопалого рака не осуществимо до корректировки существующих инструкций. Но предложение о вовлечении в охрану широкопалого рака местного населения представляется правильным.

Таким образом, наиболее важные мероприятия по сохранению популяции широкопалого рака должны включать:

1) постоянный контроль за состоянием популяции, регистрацию массовой гибели раков;

2) кооперацию с общественностью и общественными природоохранными организациями, разъяснение важности данного вида раков для местного населения;

3) недопущение расселения американских чужеродных видов раков;

4) проведение работ по расселению популяции широкопалого рака;

5) предотвращение деградации и загрязнения водоемов;

6) отказ от практики частичного спуска (забора) воды;

7) зарыбление водоемов только рыбой, полученной из водоемов (водных систем), свободных от раков, а следовательно, и от афаномицетов рачьей чумы.

Угрозы, приводящие к исчезновению популяций раков, могут классифицироваться как генетические, демографические факторы, характеризующие окружающую среду и катастрофы (Алехнович, Кулеш, 2004). Генетические угрозы связаны с оценкой уровня инбридинга или гетерозиготности, что может определять или влиять на особенности роста и развития особей, их смертность. Демографические характеристики включают оценку скорости пополнения и убыли популяций, возрастную специфику смертности и репродуктивные параметры и т. д., в том числе и оценку промысловой смертности. Оценка размаха колебаний факторов окружающей среды, выделение толерантных границ позволяют выделить основополагающие факторы и определить их влияние на популяции (в том числе и деградация мест обитания раков). Катастрофы рассматриваются как случайные неконтролируемые события, наносящие огромный ущерб популяциям.

Представленные данные показывают, что можно избежать исчезновения аборигенных видов раков, но необходимы неотложные меры по управлению популяциями. При этом охрана отдельных популяций не гарантирует их устойчивого сохранения, поскольку скорость исчезновения отдельных популяций может быть очень высокой. Лучшая стратегия – создание как можно большего количества новых популяций.

Такая стратегия сохранения раков лучше в силу того, что популяции раков исчезают в результате стохастического действия факторов, большинство из которых невозможно контролировать и предвидеть заранее. В то же время исчезнувшие популяции из подходящих для существования мест обитания достаточно легко восстановить путем реинтродукции. Таким образом, популяции исчезают с определенной годовой скоростью, которой можно противопоставить скорость создания новых популяций путем реинтродукции.

Общие принципы охраны и увеличения численности аборигенных видов раков Европы находятся под постоянным контролем научной общественности. Принципы и подходы по охране видов, достижения в этой области постоянно обсуждаются на конференциях. Общим согласованным выводом является то, что реинтродукция, как и дополнительное зарачивание водоемов, где

идет промысел раков, рассматривается как нужная и очень полезная стратегия охраны аборигенных видов раков и является основой устойчивого промысла раков там, где этот промысел ведется.

Необходимость сохранения генетического разнообразия не вызывает ни у кого возражений. Но нет установившегося согласия, как и что сохранять – максимально возможное разнообразие популяций или меньшее количество популяций, считая, что популяции крупных водных систем характеризуются схожим генетическим разнообразием.

Исследователи пришли к выводу, что в результате широкой торговли и расселения широкопалого рака из небольшого количества мест выращивания (Первая Баварская рачья ферма как типичный пример) филогенетические особенности отдельных популяций широкопалого рака Европы подверглись очень серьезным изменениям, которые стали причиной сходства популяций этого вида Центральной Европы (Kozak et al., 2011). Не вызывает сомнения, что следует сохранять локальные популяции, но определение «локальная популяция» понимается очень широко и многообразно. Общих правил, позволяющих подойти к решению данных проблем, пока еще нет (Kozak et al., 2011). В связи с этим отметим, что в Беларуси не проводились массовые работы по реинтродукции широкопалых раков и есть основание ожидать, что раки бассейна Днепра будут значительно отличаться от раков бассейна Западной Двины, тем самым белорусские популяции данного вида приобретают европейскую значимость и ценность. Однако это теоретические выводы, и нужны тщательные генетические исследования для подтверждения вышеперечисленных заключений.

8.4.2. Пути и способы реинтродукции раков как основного способа увеличения численности

Реинтродукцию (вселение раков в места, где они обитали в прошлом, но исчезли) или дополнительное вселение раков в популяции, где численность особей очень мала, предлагается рассматривать в Европе как основополагающую часть стратегии управления и охраны раков (Taugbøl, Skurdal, Hastein, 1992; Reynolds, Matthews, 1997; Dehus et al., 1999, Алехнович, Кулеш, 2011).

Мероприятия по увеличению численности раков можно и нужно проводить как с редкими, так и с промысловыми видами. При этом для редкого широкопалого рака целью этих мероприятий будет сохранение вида, для промыслового длиннопалого рака – увеличение объемов вылова.

Контроль за численностью необходим и для инвазивных чужеродных раков – для полосатого рака эти мероприятия направлены на снижение численности и контроль распространения.

Международный и отечественный природоохранный статус широкопалого рака уже отмечался. Охрана широкопалого рака основывается и обязательно должна включать реинтродукцию данного вида в новые места обитания.

Иногда это становится единственным методом сохранения вида. Например, в настоящее время широкопалого рака нет в бассейне р. Припять, но в первом издании Красной книги Белорусской ССР (1981 г.) он отмечается в бассейне р. Ясельда – левого притока р. Припять. Широкопалый рак мог исчезнуть по одной из перечисленных выше причин.

Однако необходимо отметить, что водоемы, в которых исчезли раки, со временем могут снова стать пригодными для жизнедеятельности этих животных. Такие водоемы потенциально пригодны к реинтродукции раков, но естественным путем она протекает очень медленно, а во многих случаях вообще невозможна. Применительно к водоемам бассейна р. Припять из всего многообразия методов сохранения биологического разнообразия для данного вида в данном месте остается только один – реинтродукция.

В любом регионе можно найти большое количество водоемов, пригодных для существования раков, но в которых по тем или иным причинам они отсутствуют. Реинтродукция не должна вестись хаотично и бессистемно. Для увеличения численности и расширения мест обитания раков необходимо разработать специальные мероприятия по их расселению (Алехнович, Кулеш, 1999; 2002; 2005а). Поскольку популяция или группа популяций из конкретных местообитаний наилучшим образом адаптирована к данным условиям существования, в идеальном случае в новый водоем необходимо вселять особей, которые по морфологии, физиологии и генетике были бы очень близки к исчезнувшим. Необходимо учитывать, что неоднородность пространственного распределения влияет на все генетические и демографические свойства популяций. Корреляция демографических свойств популяций с факторами среды показана нами в работе (Alekhnovich, Kulesh, 1996). Для сохранения генетических особенностей отдельных метапопуляций (группы близкородственных популяций) следует вначале провести работы по их выделению.

Для расселения и увеличения численности раков необходимо брать рекрутов из ближайших водоемов, входящих в одну водную систему. Но межбассейновое расселение раков может привести к полной разбалансировке генетических комплексов и потере приспособляемости популяций. Сохранение генетической однородности отдельных метапопуляций представляется нам главным условием реинтродукции. Тем самым мы не допускаем утраты генетической изменчивости речных раков в масштабе всей страны. Только этот подход может эффективно помочь сохранению биологического разнообразия, поскольку на современном этапе развития знаний по управлению популяциями основополагающее значение имеют вопросы, связанные с генетическим разнообразием изучаемых популяций. Если численность популяции уменьшается, теряется генетическое разнообразие и, соответственно, снижаются возможности популяции адаптироваться к меняющимся факторам окружающей среды. В малых популяциях из-за депрессии, которая может быть вызвана инбридингом, снижается генетическая разнокачественность, что создает проблемы выживания популяции при рассмотрении ее существования на долговременном

интервале. Однако следует учитывать, что особи из небольшой популяции с низким генетическим разнообразием могут быть прекрасно адаптированы к своим локальным факторам среды и иметь индивидуальную приспособленность значительно более высокую, чем это следует из теоретических предпосылок (McGowan, Wright, Hunt, 2007). Поэтому низкое популяционное генетическое разнообразие и/или малые размеры популяции не всегда отвечают низкой генетической значимости. Локальная малая популяция в этом отношении может рассматриваться не как субъединица метапопуляции, а как отдельная самостоятельная единица, ценность которой бесспорна.

Вопросы популяционной генетики нами не рассматриваются, но их важность для сохранения прежде всего редкого вида широкопалого рака не вызывает сомнений. Учет генетической разнокачественности предлагается проводить через отбор значительной численности переселяемых в новые места обитания особей, при этом брать рекрутов необходимо из наиболее многочисленных и процветающих донорских популяций. При реинтродукции переселяемая группа особей должна характеризоваться всем набором генетических особенностей, свойственных метапопуляции. Генетическая разнокачественность должна занимать центральное место в проектах по сохранению популяций в течение длительного времени, поскольку она является необходимой предпосылкой эволюции и, следовательно, той основой, которая позволяет организмам приспосабливаться к изменениям окружающей среды. Для поддержания высокого генетического разнообразия важно сохранять эффективную численность переселяемой группы особей. Считается, что в группе с несколькими сотнями особей может поддерживаться почти столь же высокий уровень генетической изменчивости по большинству количественных признаков, как и в бесконечно большой популяции (Ланде, Бэрроуклаф, 1989).

Расселение необходимо начинать после предварительного определения биотических и абиотических факторов среды в намеченном водоеме и оценки его пригодности для вселения раков.

Следует обратить внимание еще на одну особенность реинтродукции раков – положительные результаты достигаются там, где численность переселенцев исчисляется несколькими тысячами (Furst, 1987), т. е. малое количество переселяемых особей в гораздо большем количестве случаев приводит к отрицательным результатам. Как видим, большое количество особей – обязательное условие, необходимое как для сохранения генетического разнообразия, так и для успешной реинтродукции.

Однако такие вопросы, как зависимость численности переселяемой группы от размеров водоема, ее возрастной и половой состав, сроки вселения и т. д., еще очень мало изучены. Нет научно обоснованных расчетов по количеству рекрутов, необходимых для успешной реинтродукции раков в конкретный водоем. Приходится руководствоваться только общим правилом: чем больше вселяется особей, тем лучше. Можно планировать и проводить расселение раков не только редких исчезающих видов, но и видов широко распространенных,

популяции которых интенсивно эксплуатируются. В данном случае целью вселения является увеличение численности промысловой части популяции или создание новых популяций (Alekhovich, Kulesh, 2002; Karimporou et al., 2011).

Работы по реинтродукции включают следующие блоки:

1) оценка пригодности предполагаемых мест вселения для существования раков;

2) выбор популяции-донора;

3) определение объемов вылова;

4) перевозка и вселение рекрутов.

Вселение раков – конечный этап работ, ему предшествует подготовка обоснования по вселению, в котором освещаются перечисленные выше вопросы. В работы по реинтродукции рекомендуется включить также и мониторинг за вновь созданными популяциями (Souty-Grosset, Reynolds, 2009).

Применительно к водоемам Беларуси основные параметры зависимости жизнедеятельности особей широкопалого и длиннопалого раков от факторов окружающей среды изложены в данной работе и многочисленных публикациях, среди них (Цукерзис, 1989, с. 28–38; Souty-Grosset et al., 2006, р. 26–36; Cukerzisz, 1988; Алехнович, Кулеш, 2011). В обоснованиях на вселение количественно оцениваются макрофиты, зоопланктон, зообентос, видовой состав и относительная численность рыб. Оценивается зарастаемость водоема надводной и погруженной высшей водной растительностью, а также водорослями (харой).

Качество рачьего водоема помимо общих благоприятных условий определяется характером полезной для рака площади, т. е. теми участками прибрежной зоны, где раки находят убежища и хорошие пищевые условия. В первую очередь это неглубокие водоемы с извилистой береговой линией, многочисленными заливами и полуостровами. Большое значение имеют такие факторы, как хищничество со стороны рыб, каннибализм, обеспеченность пищей, наличие убежищ (Nyström et al., 2006). Лучше всего, если в водоеме имеется несколько типов укрытий: например, помимо удобного уклона и благоприятного строения грунта есть также разбросанные валуны, коряги, затонувшие деревья и др. Удобный уклон и благоприятный грунт могут сочетаться с разнообразием рельефа – уступами, ямами, обрывами (Цукерзис, 1989, с. 37).

Речные раки, имея некоторые различия, в целом относятся к биоиндикаторной группе, требующей высокого качества воды. Поэтому в намеченном для вселения раков водоеме экологическое качество воды должно быть не ниже хорошего по критериям Европейской рамочной водной директивы, включая и низкую вероятность попадания загрязнений в водоем. Современные подходы и методы оценки экологического качества воды речных и озерных экосистем изложены в монографии (Семенченко, Разлуцкий, 2010, с. 149–154).

Кроме анализа абиотических и биотических факторов среды в предполагаемом для интродукции раков водоеме необходимо определить маточный водоем, из которого будут браться рекруты. Принцип отбора маточного водоема

следующий: в нем должна обитать многочисленная популяция, при этом маточный и намечаемый для зарачивания водоемы должны относиться к одному и тому же водному бассейну (Алехнович, Кулеш, 2004). Из донорской популяции редких исчезающих видов рекомендуется изымать не больше 10% особей (Souty-Grosset, Reynolds, 2009). Донорская популяция должна быть свободна от рачьей чумы, характеризоваться низким процентом заражения микроспоридиями *Thelohania contejeani* (фарфоровая болезнь) и ржаво-пятнистой болезнью. Важной представляется и оценка генетической гетерогенности донорской популяции, в особенности если речь идет о редком исчезающем виде, в популяциях которого возможна потеря генетического разнообразия.

Вселение раков может проводиться не только с целью создания новых популяций промысловых (*A. leptodactylus*) или редких видов (*A. astacus*), но и для повышения продукционного потенциала интенсивно эксплуатируемых популяций. В последнем случае целесообразно получать личинки и подращивать сеголетков в контролируемых условиях аквакультуры, после чего вселять в водоемы, где интенсивно эксплуатируются популяции раков. В интенсивно эксплуатируемой популяции пополнение может быть недостаточным из-за малочисленности половозрелых особей или из-за высокой смертности молоди. Поэтому целесообразно проводить подращивание сеголетков в контролируемых условиях и далее вселять их в промысловый водоем. При создании же новых популяций нет четких рекомендаций по структуре и возрасту переселяемых раков.

Необходимо учесть еще одно обстоятельство: общеизвестно, что раки являются ключевыми видами водных бентосных сообществ и оказывают огромное влияние на водные экосистемы (Hart, 1992; Nyström et al., 1999). Поэтому очень важно быть уверенным, что вселение раков в водоем, в котором они длительное время не обитали, не приведет к гибели других редких и исчезающих видов гидробионтов. Следует комплексно оценить все угрозы, связанные с вселением раков.

В мировой практике используются следующие методы зарачивания (Furst, 1989):

- 1) личинками после второй линьки;
- 2) сеголетками раков после их выращивания в прудах в течение первого лета;
- 3) яйценосными самками;
- 4) взрослыми раками.

В литературе отсутствуют четко обоснованные предпочтения того или иного метода зарачивания. Вселяемые взрослые особи быстрее осваивают новые места обитания, характеризуются меньшим по сравнению с молодью уровнем смертности. Потенциальная активность к расселению усиливается во время роста и увеличения размеров тела раков, восприимчивость же к голоданию и вероятность стать жертвой снижаются с ростом и развитием (Eipum, Sundt-Hansen, Niclow, 2006). Но вселяемые взрослые особи в новых условиях обитания имеют меньшую продолжительность жизни, что является недостатком данного метода вселения.

По данным телеметрии установлено, что у взрослых особей после вселения в новые местообитания отмечается высокая двигательная активность. За ночь взрослые особи перемещались на сотни метров как вниз, так и вверх по течению (Taugbøl, 2004). Например, выпущенные в реку широкопалые раки через 106 часов после выпуска встречались в 380 м по течению реки и 240 м вверх против течения. Средняя миграционная скорость может составлять 3,6 м/ч (Skurdal, Taugbøl, 1995).

Основной проблемой при использовании для вселения личинок является их высокая смертность – 90–95% (Furst, 1989), поскольку они являются легкой добычей для многих видов рыб. Однако, когда личинок вселяют в пруды или озера без хищников, уровень выживаемости увеличивается и результаты вселения положительные. Поэтому личинки раков целесообразно подращивать в контролируемых условиях в прудах или бассейнах и в конце вегетационного периода сеголетков вселять в новые места обитания. Но примеров вселения в водоемы сеголетков возраста 0+ немного. В Финляндии этот метод тестировался и был сделан вывод, что вселение взрослых особей предпочтительнее (Furst, 1989). Отмечается (Brinck, 1977), что вселение в новые водоемы личинок на стадии II развития имеет свои неоспоримые преимущества. Поскольку личинок получают чаще всего в условиях аквакультуры, большое значение имеет то обстоятельство, что у личинок, недавно перешедших на внешнее питание, еще не развились предпочтения к лабораторной пище, поведенческие особенности личинок в отношении лабораторной пищи еще не установились, личинки характеризуются меньшей чувствительностью к плотностно-зависимому стрессу.

Необходимо также принимать во внимание, что развитие популяции, создаваемой путем вселения молоди, в новых условиях задерживается на 1–2 года по сравнению с таковым при вселении половозрелых особей. В то же время молодь быстрее адаптируется к существованию в новых местах обитания. Она не стремится к активным миграциям в новых местообитаниях, поэтому, если необходимо создать новую популяцию на локальном участке, реинтродукцию предпочтительней проводить молодью, с которой меньше миграционных проблем (Furst, 1989; Taugbøl, 2004). По эффективности получения положительного результата к методам зарачивания молодью тесно примыкают методы вселения в новые места обитания яйценосных самок, для которых также ожидается низкая миграционная активность.

В практике управления рачьими запасами могут использоваться многократное вселение раков в водоем или зарачивание только один раз. Для успешной интродукции рекомендуется проводить в течение ряда лет многократные вселения раков в одни и те же водоемы (Taugbøl, 2004; Souty-Grosset, Reynolds, 2009). Основываясь на собственном опыте, можно сделать вывод, что при большом количестве переселяемых взрослых особей повторное вселение можно и не проводить. Но одноразовое вселение будет успешным только в случае, когда факторы среды обитания в новых условиях обеспечивают реализацию репродуктивных способностей раков. В биологическом обосновании на вселение

в основном рассматриваются абиотические факторы среды, оценивается кормовая база и влияние хищников, что достаточно для вывода об успешном существовании вновь создаваемой популяции раков в новых местах обитания. При малой численности переселяемой группы и одновременно большой площади водоема теоретически возможен вариант, когда самец и самка в период размножения не могут встретиться, что и приводит к неуспеху размножения и дальнейшему неудачному вселению.

Таким образом, для успешного вселения требуется достаточно большое количество раков, хотя и нет теоретически обоснованного расчета количества особей, необходимых для успешной интродукции. Очень часто количество особей для интродукции определяется экономическими причинами, а не биологическими (Furst, 1989). В мировой практике отсутствуют рекомендации по нормативным плотностям вселения. Так, Ю. Коссаковский (Kossakowski, 1966, цит. по: Furst, 1989) рекомендовал при вселении брать 2500 особей на 1 км береговой линии реки или 500 особей на 1 га площади озера. Для крупных водных экосистем такие рекомендации просто не выполнимы. И даже в Польше, где работал Ю. Коссаковский, в настоящее время в период вселения счет идет на сотни особей. По данным В. Стружинского, при проведении интродукции количество вселяемых раков составляло от 8 до 51 кг на одну речку, т. е. от 200 до 1275 раков на одну речку (Struzynski, 2000). В работе (Schulz, Stucki, Souty-Grosset, 2002) проанализированы данные по интродукции раков. Отмечается, что успешное вселение возможно при очень широком колебании численности переселяемой группы – от 2,5 до 230 экз./га. В Германии в земле Северный Рейн-Вестфалия программой сохранения исчезающих видов раков предусмотрена реинтродукция сеголетками раков в количестве 1000 экз./га поверхности озера (Schulz, Stucki, Souty-Grosset, 2002). Интересные данные приводятся в работе (Karimpour et al., 2011): с 1988 г. в Иране ведутся работы по расселению длиннопалого рака. Создано 18 новых популяций. Средняя плотность вселения – 60–90 экз./га. В Беларуси в водохранилище Гута плотность переселяемых раков составила 4,7 экз./га, в оз. Песчаное – 14 экз./га.

В некоторых условиях интродукция оказывается неуспешной. В Литве с 1952 по 1964 г. в 51 озеро было выпущено около 1,5 млн особей широкопалого рака. Раки прижились в 60% этих озер, а в промысловых количествах они были выявлены лишь в 23% (Цукерзис, 1989, с. 119). В Польше широкопалый рак был успешно вселен в 6 из 9 рек (Struzynski, 2000). В работе (Struzynski, Krzywosz, 2002) анализируется недалекое прошлое и обсуждается будущее популяций широкопалого рака Польши и, в частности, отмечается, что из 47 случаев реинтродукции широкопалого рака через 1–2 года в 41 водоеме были найдены раки. В целом же численность этого вида в водоемах Польши снижается катастрофически: в середине прошлого века было отмечено 342 популяции, а в конце века – только 21.

В Эстонии интродукция широкопалого рака считается более или менее успешной в 10 озерах и реках, но в трех местах была неудачной (Medar et al., 2006). Для более успешного результата авторы рекомендуют проводить вселения несколько раз в течение определенного времени. В работе (Paaver, Hurt, 2009) обобщены результаты реинтродукции широкопалого рака в Эстонии в течение 1996–2008 гг. За этот период больше 250 000 раков различного возраста были переселены в больше чем 100 естественных водоемов. Большинство из переселяемых особей были сеголетками (2–3 см *TL*). Эффект от реинтродукции считается более или менее положительным в половине мест вселения. Хороший результат получен для оз. Ноуни (Nouni), куда в течение 2003–2007 гг. были вселены 11 000 тыс. раков преимущественно длиной 6–10 см. За это время в озере создана многочисленная промысловая популяция широкопалого рака. Менее успешная эффективность реинтродукции отмечается для водоемов Австрии – 15% (Pöckl, 1999). В Европе (Франция, Испания, Ирландия, Англия) из 59 случаев интродукции *Austropotamobius pallipes* в 26 реинтродукция была удачной и в 33 – неудачной (Souty-Grosset, Reynolds, 2009). При наличии в водоемах одного из американских инвазивных видов реинтродукция аборигенных европейских видов будет отрицательной. В северной Португалии из 24 случаев реинтродукции *A. pallipes* в 91,6% она была неудачной по причине присутствия в водоемах американского вида *P. clarkii* (Gil-Sanchez, Alba-Tercedor, 2006). В Финляндии существуют региональные программы управления популяциями раков, которыми предусмотрено в каждом из 14 регионов ежегодно создавать одну новую популяцию широкопалого рака. За 1995–2000 гг. реинтродукция рака была проведена в 150 новых местобитаниях. Половина этих вселений была успешной (Kirjavainen, Sipponen, 2004). В работе (Erkamo et al., 2010) оцениваются результаты реинтродукции широкопалого и сигнального раков в Финляндии. За период 1974–2005 гг. треть случаев реинтродукции широкопалого рака была положительной, другая треть неудачной, в оставшихся случаях были отмечены чрезвычайно малочисленные популяции. Реинтродукция сигнального рака в 80% случаев была эффективной. Следует отметить, что при успешном вселении популяции широкопалого рака достигают промысловых запасов через 8 лет, сигнального – через 5. Промысловыми считаются популяции с уловом 1 экз./ловушка/сут. Для водоемов Польши в период 1999–2001 гг. реинтродукция длиннопалого рака была успешной в 75% случаев, широкопалого – в 52% (Smietana et al., 2004). Авторы отмечают, что относительно высокий успех реинтродукции показывает, что предполагаемая численность группы, достаточная для образования «начальной популяции», составляет 10–50 экз./га.

Обобщая результаты реинтродукции, С. Пиэи (Peay, 2003, цит. по: Souty-Grosset, Reynolds, 2009) рекомендует осуществлять работы по вселению с августа по октябрь в течение 3 лет, что существенно удорожает проводимые вселения. Многократное вселение обеспечивает не только большую вероятность положительной реинтродукции, но и большую скорость роста численности

вновь создаваемой популяции. Так, в Швеции во время вселения инвазивного американского рака *Pacifastacus leniusculus* в 1970-е годы отмечена четкая зависимость между количеством вселений и последующим уловом раков на одну ловушку в сутки (Brinck, 1977).

В Иране (Karimpour et al., 2011) интродукция осуществлялась: 1) ювенильными особями (сеголетками) массой 1–2 г; 2) самками с яйцами на плеоподах; 3) особями массой 15–20 г (возраст 1+ – 2+). Практика показала, что при переселении сеголетков очень высок уровень смертности во время транспортировки, а получение сеголетков – достаточно затратное мероприятие. Переселение яйценосных самок имеет свои недостатки: яйца очень чувствительны к недостатку кислорода в воде, часто отрываются, поэтому необходимо постоянное обеспечение яйценосных самок водой, богатой кислородом. Сделан вывод, что использование особей в возрасте 1+ – 2+ наиболее экономически выгодно и целесообразно. Они имеют низкую стоимость и невысокий уровень смертности при перевозке. Авторы, основываясь на экономических оценках процесса интродукции, рекомендуют использовать для переселения особей в возрасте 1+ – 2+.

Таким образом, реинтродукция раков в большинстве случаев эффективна больше, чем на половину, и может достигать практически 100%, что дает основание считать реинтродукцию эффективным мероприятием по увеличению численности раков. Однако в статьях детально не обсуждается структура переселяемой группы, в лучшем случае указывается, какие размерные или возрастные группы раков переселялись. Создается впечатление, что исследователи не придают значения структуре группы переселяемых раков или же не просматриваются научно обоснованные подходы к анализу структуры переселяемой группы особей. В ходе наших исследований в переселяемой группе особей присутствовали раки начиная с возраста, близкого к половому созреванию, а также всех возрастов половозрелых особей. Из-за селективности орудий лова молодь и неполовозрелые особи практически не облавливались. Все три случая реинтродукции – озеро, водохранилище, река были успешными (Алехнович, Кулеш, 2011).

Речные раки, как и креветки, относятся к отряду Decapoda. Поэтому можно предположить у них сходство в особенностях регуляции размерной структуры популяции.

Ранее (Алехнович, 1996) было установлено, что в обычных условиях обитания популяции креветок свойственна относительное постоянство размерной структуры. Было показано, что значительная изменчивость линейных размеров креветок в процессе личиночного развития и послеличиночного роста отмечается только в период морфологических и/или физиологических перестроек организма. Для популяции креветок наиболее действенным механизмом регуляции величин изменчивости следует считать способность популяции к структурной перестройке, основой которой являются территориальные особенности в распределении особей в зависимости от пола и возраста. Структурные перестройки начинаются тогда, когда изменчивость линейных разме-

ров особей внутри групп значительно повышается, т. е. происходит авторегуляция изменчивости особей и поддержание ее на определенном уровне (Алехнович, 1996). На определенном этапе роста численности креветки в популяции распределяются следующим образом: на мелководе – молодь, на средних глубинах – самцы, на наибольших глубинах – яйценосные самки. Структурные перестройки отчетливо отмечались в первую очередь в условиях большой плотности.

Отмеченные особенности в структуре популяций креветок вполне можно ожидать и в популяциях раков. Если предположить, что размерная структура популяции имеет значение и при низкой плотности особей, то большая численность особей в переселяемой группе обеспечивает высокую изменчивость размеров и является необходимым условием формирования структуры. Исследования, проведенные на популяциях длиннопалого рака, показывают, что в распределении раков в водоеме имеет место агрегированность по основному критерию – близость размеров (Алехнович, 2001), т. е. структура популяции раков меняется в зависимости от плотности. Данное исследование позволяет утверждать, что в группе особей длиннопалого рака создаются условия для формирования определенной размерной структуры. Если это так, то есть основание утверждать, что при интродукции раков переселяемая группа должна характеризоваться большой численностью и иметь максимально возможное размерно-возрастное разнообразие. На данном этапе исследований остается открытым вопрос о численности переселяемой группы, которая должна оцениваться уже не только с позиций сохранения максимального генетического разнообразия, но и с точки зрения создания условий для формирования размерной структуры будущей популяции.

Для вселения следует брать безвыборочно все размерные группы. Отбирая взрослых особей всех размерных классов, можно воспроизвести во вновь создаваемой популяции структурно-функциональные взаимоотношения, которые были присущи донорской популяции. Но для такой реинтродукции необходимо большое количество раков.

В целом же базовыми обобщающими критериями выбора водоемов, пригодных для реинтродукции раков, являются следующие (Pöckl, 1999; Struzynski, 2000; Struzynski, Krzywosz, 2002; Souty-Grosset, Grandjean, Gouin, 2004; Souty-Grosset, Reynolds, 2009; Алехнович, Кулеш, 2011 и др.).

1. Отсутствие чужеродных видов раков в водоеме, намечаемом для реинтродукции. Если это не изолированный водоем, а система сообщающихся, то инвазивные виды раков должны отсутствовать во всей системе. Для Беларуси – это полосатый рак *O. limosus*. Предлагается даже выделять такие водоемы для вселения, в радиусе до 50 км от которых нет чужеродных видов.

2. Отсутствие в значительных количествах таких эффективных потребителей раков, как выдра, норка, угорь, европейский сом.

3. Постоянное присутствие в водоеме групп беспозвоночных, которые относятся к индикаторам чистой воды, – личинок ручейников, веснянок, поденок.

Достаточное количество разнообразных местообитаний с каменистым, гравийным, песочным дном, обилие у берега мелких погруженных корней наземных деревьев, развитость погруженной водной растительности и водорослей.

4. Вхождение в толерантный диапазон физико-химических параметров воды, обеспечивающих существование раков. Экологические требования к местообитаниям и качество воды соответствуют европейской рамочной директиве 2000/60/ЕС.

5. Отсутствие потенциальных источников загрязнения водоема (интенсивное сельское хозяйство или индустриальные центры).

6. Отсутствие в водоемах или системе водоемов рачьей чумы.

7. Проведение реинтродукции в естественные изолированные водоемы или водоемы, специально изолируемые человеком путем строительства дамб, что предотвращает перенос рачьей чумы по системе водоемов.

8. Переселение группы раков, характеризующейся высоким размерно-возрастным разнообразием.

Если есть подозрения на наличие в водоеме рачьей чумы (что особенно актуально для речных систем), то следует провести соответствующую проверку. Разработанные современные методы молекулярной диагностики с использованием видоспецифичных PCR праймеров дают хорошую возможность быстрого обнаружения рачьей чумы (Souty-Grosset, Grandjean, Gouin, 2004; Paaver, Hurt, 2009).

Поскольку повторное вселение – это дополнительные материальные расходы, есть основание считать, что одноразовое вселение нескольких тысяч разновозрастных раков позволяет отказаться от последующих вселений, как это имело место при реинтродукции раков в водохранилище Гута, оз. Песчаное и р. Лесная.

Может осуществляться реинтродукция как широко распространенных (в Беларуси это длиннопалый рак), так и редких исчезающих видов (у нас широкопалый рак), поэтому не всегда будут возможности отловить большую партию переселяемых раков. При незначительном количестве переселяемой группы следует признать целесообразным повторные вселения.

Реинтродукцию редкого широкопалого рака целесообразно проводить одним из двух путей:

1) расселять половозрелых особей из сохранившихся естественных популяций (лучше это делать в весенние месяцы и перевозить яйценосных самок, выклев личинок у которых произойдет уже в новых условиях);

2) получать личинки в контролируемых условиях аквариальной установки или в прудах, подращивать молодь и затем вселять в намеченные водоемы.

Второй путь получения посадочного материала для реинтродукции более предпочтителен, поскольку существенно снижает уровень смертности особей на начальных этапах онтогенеза, и, следовательно, можно обойтись меньшим количеством яйценосных самок, что важно для редких видов. Поэтому наиболее рационально мероприятия по увеличению численности широкопалого рака

начинать с получения и выращивания личинок раков в контролируемых условиях аквакультуры с последующим расселением в естественные водоемы.

Биотехника выращивания широкопалого рака отработана и используется во многих странах Европы. Она не имеет принципиальных отличий от биотехники выращивания других видов европейских раков и была апробирована на длиннопалом раке. Нами получен патент на изобретения № 11302 «Способ получения посадочного материала длиннопалого рака *Astacus leptodactylus Esch.*». Изобретение может применяться для получения посадочного материала длиннопалого рака в искусственных условиях во время проведения весенней инкубации икры карпа и растительноядных рыб в инкубаторах рыбхозов, которые используют сбросную подогретую воду тепловых электростанций.

Предложенную технологию получения и выращивания молоди раков можно было бы с успехом применить и для широкопалого рака. Подращивание личинок широкопалого рака на теплой воде позволит сократить сроки личиночного развития, повысить выживаемость, увеличить размерно-весовые показатели посадочного материала.

Интродукция, проводимая подрощенной молодью, позволяет ожидать более эффективную адаптацию раков к новым местам обитания (молодь адаптируется лучше половозрелых особей), ювенильные особи менее подвижны и остаются на местах выпуска, но у них выше уровень смертности от хищников. Взрослые раки характеризуются большей подвижностью, и у них ниже уровень смертности от потенциальных хищников. Все эти замечания указывают на то, что реинтродукция взрослыми или молодью требует учета конкретных условий (например, для участка реки лучше рекомендовать вселение молоди).

Охранные мероприятия для широкопалого рака должны быть направлены не только на сохранение вида, но и на организацию промысла вновь создаваемых популяций. Если увязать мероприятия по сохранению и увеличению численности раков с правом на эксплуатацию вновь создаваемых популяций, можно было бы относительно легко найти необходимые материальные ресурсы для проведения работ по увеличению численности широкопалого рака.

Для интенсивно эксплуатируемых высокопродуктивных популяций промысловых видов раков целесообразно проводить мероприятия по дополнительному вселению раков. Раки в таких популяциях характеризуются быстрым ростом, ракопродуктивность составляет больше 50 кг/га. Данные популяции целесообразно интенсивно эксплуатировать, но при этом пополнение запасов раков за счет естественного воспроизводства может быть недостаточным. Поэтому следует рекомендовать интенсивную эксплуатацию ракопромысловых водоемов с одновременным вселением в них подрощенной молоди, предотвращая тем самым угрозу перелова и катастрофического снижения промысловой численности популяций этих хозяйственно-ценных видов беспозвоночных (Алехнович, 1999; Алехнович, Кулеш, 1999; Алехнович, Кулеш, 2009). Интенсивная эксплуатация естественных запасов обеспечивается за счет организации искусственного разведения посадочного материала (сеголетков)

и пополнения запасов ракопродуктивных водоемов (Алехнович, 1999; Алехнович, Кулеш, 2004; Черкашина, 2002, с. 202–211). Так, по данным Н. Я. Черкашиной (Черкашина, 2002, с. 202–211), после освоения полной мощности комплекса по получению и подращиванию личинок (500 тыс. экз. жизнестойкой молоди) и выпуска в водоемы на юге России уже на четвертый год возможно дополнительно получить 10–12 т раков. Все затраты на получение молоди раков окупятся практически в первый год после достижения промышленного размера в естественных водоемах.

Для нашей страны такой полунинтенсивный путь получения товарной продукции раков представляется экономически выгодным и позволяет интенсивно эксплуатировать естественные промысловые запасы раков (Алехнович, 1999; Кулеш, Алехнович, 2004; Кулеш, Алехнович, 2008).

Еще одним источником пополнения запасов естественных водоемов могут стать рачьи фермы при товарном выращивании раков. В силу высокой разноразмерности роста выращивание товарного рака в искусственных условиях показывает, что около 30% особей отстают в росте и за три года не достигают товарной массы. Оставляя их на четвертый год выращивания в прудах нерентабельно. Поэтому рекомендуется всех трехлеток, не достигших товарной навески, выпускать в естественные водоемы, где они в кратчайший срок достигнут товарной массы (Рыболовство и раководство..., 2006).

8.5. Мероприятия по управлению численностью чужеродных инвазивных видов раков

Проблемы, которые создают чужеродные виды раков, уже отмечались. Американские чужеродные виды раков характеризуются высокой приспособляемостью и успешно натурализуются в водоемах Европы, становятся при этом доминирующими видами в сообществах. Некоторые из них имеют коммерческую ценность – сигнальный рак *Pacifastacus leniusculus* в северных районах Европы и болотный рак *Procambarus clarkii* в Испании, Португалии. Но широко распространенный по всей Европе, в том числе встречающийся и в Беларуси, полосатый рак *Orconectes limosus* не рассматривается как промысловый вид и может иметь только локальное рекреационное значение. Его низкая коммерческая ценность и ярко выраженное отрицательное воздействие на аборигенные виды раков бесспорны (Holdich, 1999). Аборигенные виды раков, являясь наиболее крупными беспозвоночными пресных вод, играют важнейшую роль в экосистемах, и в этом отношении чужеродные виды раков становятся совсем нежелательными видами.

Для предотвращения дальнейшего распространения чужеродных видов раков астакологами Европы разрабатываются и предлагаются общие правила (Peay, 2009):

запретить в будущем всем странам Европы вселение новых видов раков;

наладить действенный контроль за продажей и потреблением раков, включая запрет на экспорт живых раков, а также торговлю живыми раками внутри страны;

учитывать риск трансграничного переноса или перехода чужеродных видов раков и вместе с ними распространение рачьей чумы и принимать меры по предотвращению таких случаев;

выделить в каждой стране приоритетные территории для сохранения аборигенных видов раков с включением планов по охране таких мест обитания, где проводится контроль за ловом и минимизируется риск попадания рачьей чумы;

проводить обмен научными экспериментальными результатами и достижениями в области управления популяциями как внутри стран ЕС, так и между пограничными странами;

вести активную работу по просвещению людей о нежелательности разведения чужеродных видов раков, предотвращению распространения рачьей чумы;

включить в исследовательские программы задания по разработке методов предотвращения распространения нежелательных видов.

В настоящее время основными путями продолжающегося распространения чужеродных раков является торговля аквариумными животными, в том числе и раками, а также транспорт и продажа живых раков для потребления человеком (Peay, 2009). Использование раков в экспериментальных работах по разведению в условиях аквакультуры не считается значительной угрозой распространения нежелательных видов.

Чужеродные раки, и прежде всего американские, широко распространены в водоемах Европы (Holdich et al., 2006), и рассчитывать на эффективный контроль за ростом численности популяций не приходится (Sibley, Noel, 2002). Но определенные методы контроля за распространением чужеродных видов существуют и используются (Holdich, Gydemo, Rogers, 1999; Sibley, Noel, 2002).

Каждый в отдельности из предлагаемых методов контроля либо малоэффективен, либо не рассматривается как подходящий для борьбы с распространением чужеродных видов. В целом следует признать, что радикальных методов нет. Ниже перечислены возможные методы борьбы.

Биологический контроль (хищники, болезни). Такой хищник, как угорь, может эффективно регулировать численность раков, в том числе и чужеродных. Во Франции получен хороший эффект по снижению численности полосатого рака после вселения в реку европейского сома (Arrignon et al., 1999). Рачья чума, вызываемая *A. Astaci*, не является эффективным регулятором численности американских раков. Гибель раков от рачьей чумы возможна только в крайне неблагоприятных условиях существования популяции. Однако остается возможность путем генетической модификации других патогенных грибов или поиска в естественной среде (например, *Bacillus thuringiensis*) найти потенциально полезные для целей регуляции организмы (Sibley, Noel, 2002).

Химический контроль (пестициды, естественные ядовитые компоненты). Исследованиями (Holdich et al., 1999) определена токсичность многих ядохимикатов для чужеродных раков. Но использование ядохимикатов в общем неприемлемо, поскольку у ядов широкий спектр действия и от их воздействия погибает большое количество сопутствующих видов. Яды можно применять только в небольших замкнутых водоемах с низким биологическим разнообразием биоты. Использование природных веществ, таких как семена чайного дерева, требует дальнейшего исследования (Sibley, Noel, 2002).

Химические загрязнения. Низкое качество воды препятствует распространению американских видов раков, но в меньшей степени, чем аборигенных, поскольку чужеродные виды более эврибионтны. Однако использовать загрязнения для ограничения распространения раков совершенно неприемлемо.

Раколовство. Простой и достаточно эффективный метод контроля численности американских раков в водоемах. Необходимо четко идентифицировать виды и разрешать ловить без ограничения по времени, численности и орудиям лова только чужеродные виды.

Полный спуск водоемов. Метод эффективный, но одновременно уничтожается много других видов. Кроме того, раки могут длительное время переживать неблагоприятное сухое время в норах.

Электролов. Метод дорог и практически не реализуется в больших водоемах.

Феромоны. Потенциальное использование химических сигналов для контроля раков возможно. Можно использовать аттрактанты в качестве наживки в ловушки.

Создание дамб. Создание барьеров в виде дамб может сдерживать распространение раков, но есть виды, которые могут преодолевать такие барьеры по суше (*Procambarus clarkii*).

Манипуляция соотношением полов в популяции. Селективное удаление самок или молодых способно сдерживать рост популяции. Нужно учитывать, что большие самцы могут потреблять молодь раков своего вида (Momot, 1993), т. е. отчасти можно задействовать внутривидовую регуляцию. Но снижение плотности в популяции неизбежно ведет к увеличению пополнения в будущем.

Стерилизация. Стерилизация самцов в большом количестве потенциально может быть причиной снижения плодовитости.

Законотворчество. Наиболее важный блок мероприятий по контролю за распространением чужеродных видов. Следует законодательно снять всякие ограничения на лов чужеродных раков.

В отличие от аборигенных видов, которые строго охраняются, к чужеродным ракам подход должен быть совершенно иной. Чужеродные виды охраняются только изредка и в отдельных административных районах европейских стран. Так, во Франции существует запрет на лов чужеродного, но хозяйственно-ценного, коммерческого вида *P. clarkii*. В целом работы с чужеродными видами требуют специального разрешения уполномоченных на то ве-

домств, которое выдается только после консультации со специалистами (Финляндия, Ирландия, Норвегия, Швеция). Отлов и реализация чужеродных видов без специального разрешения строго наказывается. В Австрии, Англии и Германии есть закон, который запрещает вселение чужеродных раков в природную среду.

В большинстве европейских стран в правилах рыболовства инвазивные виды раков не имеют обычных или научных названий (например, в правилах земель Австрии) и законодательных ограничений, сезонов запрета на лов и лимитов по промысловой мере (Англия, Финляндия, Венгрия, Португалия, Испания, Швеция) (Алехнович, Кулеш, 2005). Запрета на отлов чужеродных видов раков почти не существует. Так, в Германии, на землях Берлина особой длиннопалого рака (*A. leptodactylus*) разрешается ловить размером больше 8 см, а на землях Мекленбург-Форпомерна – больше 11 см. Во многих регионах регуляция вылова осуществляется отдельно по самкам и самцам. В правилах земли Рейнланд-Пфальц отмечается, что лов самцов *O. limosus* и *P. leniusculus* запрещен с 1 ноября по 31 мая. Четыре федеральные земли дают ограничения по промысловой мере у *O. limosus*, которая колеблется от 60 до 80 мм общей длины. И только один регион дает ограничения по промысловой мере для самцов *P. leniusculus* – 100 мм (Lukowicz, 1999).

Однако в большинстве случаев нет четких критериев в определении ущерба от вселения чужеродных видов, отрицательный эффект от которого в законодательстве отдельных региональных земель и районов оценивается по-разному (Röckl, 1999a).

Просвещение. Через средства массовой информации необходимо постоянно работать с местным населением, разъясняя вред, который приносят чужеродные виды раков. Это позволит предотвратить несанкционированное стихийное распространение человеком чужеродных раков.

Совершенно неожиданным регулятором численности инвазивных видов раков может оказаться рачья чума. В Испании популяции австралийского рака *Cherax destructor* были истреблены рачьей чумой, к которой австралийские раки, так же как и европейские, очень чувствительны. Но американские раки не восприимчивы к данному заболеванию, и этот метод регуляции численности к ним не приемлем (Peay, 2009).

Методы борьбы с инвазивными видами раков должны характеризоваться следующими особенностями: мягкое воздействие на окружающую среду; высокая вероятность успеха; невысокая стоимость; безопасность для здоровья людей; понятность общественности (Holdich et al., 1999). Комплекс этих требований можно свести к утверждению, что необходимо учитывать экологические, экономические и этические требования. Следовательно, неизбежны компромиссы, а значит, необходимо действовать в соответствии с обстоятельствами (Chiesa, Scalici, Gibertini, 2006). Авторы отмечают, что в отдельных изолированных озерах инвазивный рак может иметь достаточно большое социальное значение и использоваться местным населением, не нанося значительного

экономического вреда. Но в целом необходимы незамедлительные меры по предотвращению инвазии чужеродных видов раков.

Большинство стратегий по контролю за инвазивными раками использует удаление особей путем отлова раколовками, метод достаточно хорош для снижения численности крупных особей, но молодь, как правило, не облавливается раколовками (Moorhouse, Macdonald, 2011).

Действия по предотвращению распространения чужеродных раков могут только отсрочить нежелательный рост их популяции, но полностью предотвратить этот процесс невозможно.

В результате хозяйственной деятельности человека речные раки очень быстро исчезают, поэтому требуются незамедлительные действия по их охране. Основным мероприятием по увеличению численности раков следует признать реинтродукцию. Принципы и способы расселения раков достаточно хорошо разработаны и при интенсивной работе дают хороший результат.

Промысел раков следует увязывать с созданием новых популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Речные раки Беларуси, несмотря на наличие только трех видов, удивительно многоплановая группа. В проблеме сохранения и устойчивого использования раков Беларуси есть несколько аспектов: 1) охрана редких и находящихся под угрозой исчезновения видов; 2) организация рационального неистощимого использования промысловых видов раков; 3) борьба с чужеродными, интродуцированными видами речных раков.

Не вызывает сомнений, что речные раки являются важнейшей группой коммерческих беспозвоночных в Беларуси. Изменения в правилах лова раков, которые появились в последнее время, должны и будут содействовать возрождению рачьего промысла. Ведь Беларусь обладает значительным водным фондом и в конце XIX – начале XX в. являлась основным поставщиком рачьей продукции на рынки Европы, хотя сейчас импортирует раков из Армении. Однако несомненно, что возрождение рачьего промысла в Беларуси осуществимо лишь на основе рационального использования естественных запасов в водоемах и организации широкомасштабного выращивания раков в аквакультуре.

Решение важнейших хозяйственных задач в области рациональной эксплуатации естественных запасов раков возможно только при использовании методов продукционной биологии и популяционной экологии. Основные проблемы в данном отношении будут связаны с определением численности, продукции и смертности промысловой части популяции. Это базовые знания, необходимые для оценки норм вылова раков, организации неистощимого рационального промысла. Оптимальным будет такой объем изъятия, который бы стимулировал активный рост оставшихся особей за счет снижения плотности и не приводил к снижению общего вылова в будущем, т. е. не вел к перелову. В обеспечении рационального промысла много нерешенных проблем. Проводить оценку смертности особей промысловой части популяции путем многолетних наблюдений сложно. В случае охвата промыслом многих озер такой подход из-за нехватки времени и специалистов не осуществим. Оценивать смертность, сопоставляя численность смежных годовых классов раков, можно только в случае стабильных, из года в год однотипно повторяющихся условий. В ряде случаев такие предположения оказываются неверными. Оценка квоты вылова через определение продукции популяции предполагает

вычленение доли элиминированных особей, что также сопряжено с большими трудностями и возможными ошибками. Все эти проблемы еще ждут своего решения.

Наряду с рациональным промыслом популяций длиннопалого рака необходимо предложить проведение мероприятий по сохранению и увеличению численности широкопалого рака – вида, занесенного в Красную книгу Республики Беларусь, а также перечень мер по сдерживанию распространения инвазивного чужеродного вида – полосатого рака.

Все вопросы, связанные с управлением популяциями (рациональный промысел, охрана и увеличение численности, разработка мер сдерживания распространения), требуют знаний о среде обитания, образе жизни, росте, размножении, межвидовых отношениях раков. Так или иначе эти проблемы освещались в книге, но еще требуют дальнейшего исследования.

Отметим, что методы и способы сдерживания распространения инвазивного чужеродного вида – полосатого рака не приводят к радикальному сокращению его численности. Проблема остается, и следует продолжить поиски ее решения.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров, 1968.* – Александров, Б. М. О раках Карелии / Б. М. Александров // Тр. Карел. отд-ния ГосНИИОРХ. – 1968. – Т. 4, вып. 3. – С. 188–209.
- Алехнович, 1996.* – Алехнович, А. В. Закономерности изменчивости количественных признаков у креветок / А. В. Алехнович // Докл. Акад. наук Беларуси. – 1996. – Т. 40, № 6. – С. 84–87.
- Алехнович, 1999.* – Алехнович, А. В. Культивирование раков – реальный путь развития аквакультуры ракообразных в Беларуси / А. В. Алехнович // Современное состояние и перспективы развития аквакультуры: материалы Междунар. науч.-практ. конф., Горки, 7–9 дек. 1999 г. / Белорус. сельхоз. акад.; редкол.: И. С. Серяков (отв. ред.) [и др.]. – Горки, 1999. – С. 32–34.
- Алехнович, 2000.* – Алехнович, А. В. Современное экологическое состояние длиннопалого рака в бассейне реки Припять / А. В. Алехнович // Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий: материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Гомель, окт. 2000 г. / Гомел. гос. ун-т; редкол.: Б. П. Савицкий (отв. ред.) [и др.]. – Гомель, 2000. – С. 6–7.
- Алехнович, 2001.* – Алехнович, А. В. Формирование размерной структуры в популяциях длиннопалого рака / А. В. Алехнович // Докл. НАН Беларуси. – 2001. – Т. 45, № 5. – С. 81–83.
- Алехнович, 2006.* – Алехнович, А. В. Продукция популяций длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) водоемов Белорусского Полесья / А. В. Алехнович // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным, Мурманск, 9–13 окт. 2006 г. – М., 2006. – С. 173–175.
- Алехнович, 2009.* – Алехнович, А. В. Особенности питания и значение растительной и животной пищи в рационе речных раков / А. В. Алехнович // Природные ресурсы. – 2009. – № 1. – С. 62–75.
- Алехнович, 2009а.* – Алехнович, А. В. Современное распространение полосатого рака *Orconectes limosus* в Беларуси и особенности его жизненного цикла / А. В. Алехнович // Вес. НАН Беларуси. Сер. біял. навук. – 2009а. – № 4. – С. 102–110.
- Алехнович, 2012.* – Алехнович, А. В. Оценка выживаемости промысловой части популяции длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (Esch.) / А. В. Алехнович // Докл. НАН Беларуси. – 2012. – № 5. – С. 82–86.
- Алехнович, 2014.* – Алехнович, А. В. Продолжительность жизни, рост и размножение длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* в озере Соминское / А. В. Алехнович // Вес. НАН Беларуси. Сер. біял. навук. – 2014. – № 3. – С. 80–88.
- Алехнович, 2015.* – Алехнович, А. В. Широкопалый рак / А. В. Алехнович // Красная книга Республики Беларусь. Животные: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / редкол.: И. М. Качановский [и др.]. – Минск: БелЭн, 2015. – С. 259–260.
- Алехнович, 2015а.* – Алехнович, А. В. Частота линек и межлиночный рост у длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* / А. В. Алехнович // Вес. НАН Беларуси. Сер. біял. навук. – 2015а. – № 1. – С. 89–94.
- Алехнович, 2015б.* – Алехнович, А. В. Эффективность ловли раков с использованием легководолазного снаряжения и раколовков / А. В. Алехнович // Природные ресурсы. – 2015б. – № 1. – С. 78–85.

Алехнович, Гукасян, 2013. – Алехнович, А. В. Размерная структура, динамика полового созревания и плодовитость длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* водоемов Беларуси и Армении / А. В. Алехнович, Э. Х. Гукасян // Гидробиол. журн. – 2013. – Т. 49, № 5. – С. 54–66.

Алехнович, Кулеш, 1997. – Алехнович, А. В. Состояние популяции длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* Esch. оз. Олтуш (Брестская обл.) / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Вес. АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1997. – № 2. – С. 94–99.

Алехнович, Кулеш, 1999. – Алехнович, А. В. Биологические основы расселения популяций широкопалого рака в водоемах Белорусского Поозерья / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Озера Белорусского Поозерья: современное состояние, проблемы использования и охраны: материалы Междунар. науч. конф., Витебск, 23–25 нояб. 1999 г. / Витеб. гос. ун-т им. П. М. Машерова; редкол.: А. М. Дорофеев (гл. ред.) [и др.]. – Витебск, 1999. – С. 46–48.

Алехнович, Кулеш, 2000. – Алехнович, А. В. Ракопродуктивность озера Олтуш (Брестская область) / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Фауна и флора Прибужья и сопредельных территорий на рубеже XXI столетия: материалы Междунар. науч.-практ. конф., Брест, 20–21 дек. 2000 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина. – Брест, 2000. – С. 74–77.

Алехнович, Кулеш, 2002. – Алехнович, А. В. Научные рекомендации по охране и увеличению числа популяций широкопалого рака в Беларуси / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Красная Книга Республики Беларусь: состояние, проблемы и перспективы: материалы Респ. науч. конф., Витебск, 12–13 дек. 2002 г. / Витеб. гос. ун-т им. П. М. Машерова; редкол.: В. Я. Кузьменко (отв. ред.) [и др.]. – Витебск, 2002. – С. 35–37.

Алехнович, Кулеш, 2004. – Алехнович, А. В. Рабочая плодовитость популяций длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus* Esch.) Беларуси / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Динамика биологического разнообразия фауны, проблемы, перспективы устойчивого использования и охраны животного мира Беларуси: тез. докл. IX зоол. науч. конф., Минск, 2004 г. / редкол.: М. Е. Никифоров (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 2004. – С. 183–184.

Алехнович, Кулеш, 2004а. – Алехнович, А. В. Новые подходы к эксплуатации и охране популяций речных раков / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Экология. – 2004а. – № 1. – С. 51–55.

Алехнович, Кулеш, 2004б. – Алехнович, А. В. Широкопалый рак / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / редкол.: Л. И. Хоружик [и др.]. – Минск: БелЭн, 2004б. – С. 286–287.

Алехнович, Кулеш, 2005. – Алехнович, А. В. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Природные ресурсы. – 2005. – № 3. – С. 29–37.

Алехнович, Кулеш, 2005а. – Алехнович, А. В. Совершенствование управления ресурсами речных раков / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Природные ресурсы. – 2005а. – № 1. – С. 34–43.

Алехнович, Кулеш, 2008. – Алехнович, А. В. Десятиногие раки Национального парка «Нарочанский» / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Природные ресурсы. – 2008. – № 2. – С. 44–50.

Алехнович, Кулеш, 2011. – Алехнович, А. В. Высокая численность переселяемой группы как основа успешной реинтродукции длиннопалого рака / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш // Сахаровские чтения 2011 года: экологические проблемы XXI века: материалы 11-й Междунар. науч. конф., Минск, 19–20 мая 2011 г. / МГЭУ им. А. Д. Сахарова; редкол.: С. П. Кундас, С. С. Позняк. – Минск, 2011. – С. 224.

Алехнович, Молотков, 2013. – Алехнович, А. В. Характеристика популяции широкопалого рака *Astacus astacus*, вида, занесенного в Красную книгу Республики Беларусь, в карьерах старого кирпичного завода / А. В. Алехнович, Д. В. Молотков // Зоологические чтения: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. И. К. Лопатина, Гродно, 14–16 марта 2013 г. / ГрГУ им. Я. Купалы; редкол.: О. В. Янчуревич (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2013. – С. 26–29.

Алехнович, Молотков, 2013а. – Алехнович, А. В. Малые реки бассейна Днепра как рефугиумы редкого исчезающего вида широкопалого рака *Astacus astacus* / А. В. Алехнович, Д. В. Молотков // Актуальные проблемы естественных наук и их преподавания: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию МГУ им. А. А. Кулешова, Могилев, 20–22 февр. 2013 г. /

МГУ им. А. А. Кулешова; под общ. ред. Т. Ю. Герасимовой, Д. В. Киселёвой. – Могилев, 2013а. – С. 477–479.

Алехнович, Молотков, 2014. – Алехнович, А. В. Экологические проблемы сохранения широкопалого рака на особо охраняемой природной территории «Аугшдаугава – Браславские озера» / А. В. Алехнович, Д. В. Молотков // Трансграничное сотрудничество в области экологической безопасности и охраны окружающей среды: материалы III Междунар. науч.-практ. конф., 12 сент. 2014 г. / отв. ред. В. В. Валетов. – Гомель, 2014. – С. 218–222.

Алехнович, Никифоров, 2012. – Алехнович, А. В. Выращивание молоди длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus*) в прудах с естественным температурным режимом / А. В. Алехнович, А. А. Никифоров // Экол. вестн. – 2012. – № 4 (22). – С. 104–111.

Алехнович, Никифоров, 2013. – Алехнович, А. В. Рост длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* в искусственном водоеме в течение первых трех вегетационных сезонов / А. В. Алехнович, М. Е. Никифоров // Вес. НАН Беларуси. Сер. біял. навук. – 2013. – № 4. – С. 99–103.

Алехнович, Байчоров, Кулеш, 2011. – Алехнович, А. В. Мониторинг популяции широкопалого рака *Astacus astacus* (L.) в озере Каравайно, Беларусь / А. В. Алехнович, В. М. Байчоров, В. Ф. Кулеш // Вес. БДПУ. Сер. 3. – 2011. – № 1. – С. 17–25.

Алехнович, Кулеш, Бакулин, 2004. – Алехнович, А. В. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus* Esch.) озера Олтуш / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш, А. М. Бакулин // Вес. НАН Беларуси. Сер. біял. навук. – 2004. – № 4. – С. 22–31.

Алехнович, Кулеш, Роцин, 2007. – Алехнович, А. В. Оценка влияния параметров среды на обилие популяций длиннопалого рака в озерах Беларуси / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш, В. Е. Роцин // Материалы VI конф. зоологов Респ. Молдовы. – Кишинев, 2007. – С. 146–147.

Алехнович, Кулеш, Сидорович, 1995. – Алехнович, А. В. Оценка современного распространения широкопалого рака в Беларуси с применением экспресс-метода учета / А. В. Алехнович, В. Ф. Кулеш, В. Е. Сидорович // Экология. – 1995. – № 6. – С. 334–336.

Алехнович, Максименков, Молотков, 2011. – Алехнович, А. В. Современное распространение широкопалого рака *Astacus astacus* в водоемах Россонского района Витебской области Беларуси / А. В. Алехнович, М. В. Максименков, Д. В. Молотков // Красная книга Республики Беларусь: состояние, проблемы, перспективы: материалы Междунар. науч. конф., Витебск, 13–15 дек. 2011 г. / Витеб. гос. ун-т; редкол.: В. Я. Кузьменко (гл. ред.) [и др.]. – Витебск, 2011. – С. 3–5.

Алехнович, Максименков, Молотков, 2012. – Алехнович, А. В. Инвентаризация речных раков Глубокского района как инструмент для принятия управленческих решений / А. В. Алехнович, М. В. Максименков, Д. В. Молотков // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Минск, 22–26 окт. 2012 г. / ред. В. И. Парфенов. – Минск, 2012. – С. 417–420.

Алехнович, Максименков, Максименков, 2013. – Алехнович, А. В. К вопросу охраны и устойчивому использованию речных раков в водоемах и водотоках бассейна Западной Двины / А. В. Алехнович, М. В. Максименков, Д. В. Максименков // Природные ресурсы. – 2013. – № 2. – С. 64–68.

Алехнович, Максименков, Молотков, 2013а. – Алехнович, А. В. Речные раки бассейна реки Неман: первостепенные задачи их исследования / А. В. Алехнович, М. В. Максименков, Д. В. Молотков // Зоологические чтения: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. И. К. Лопатина, Гродно, 14–16 марта 2013 г. / ГрГУ им. Я. Купалы; редкол.: О. В. Янчуревич (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2013а. – С. 22–25.

Алимов, 1989. – Алимов, А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию / А. Ф. Алимов. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 151 с.

Бадалян, 2012. – Бадалян, Н. С. Характеристика длиннопалого рака (*Pontastacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) озера Севан в условиях повышения его уровня: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н. С. Бадалян. – Ереван, 2012. – 25 с.

Бивертон, Холт, 1969. – Бивертон, Р. Динамика численности промысловых рыб / Р. Бивертон, С. Холт / ред. А. В. Засосов. – М.: Пищевая промышленность, 1969. – 247 с.

Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989. – Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. М. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.

Бирштейн, Виноградов, 1934. – Бирштейн, Я. А. Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение / Я. А. Бирштейн, Л. Г. Виноградов // Зоол. журн. – 1934. – Т. 13, вып. 1. – С. 39–70.

Блакітная кніга..., 1994. – Блакітная кніга Беларусі: энцыкл. / Беларус. энцыкл.; рэдкал.: Дзіско [і інш.]. – Мінск: БелЭн, 1994. – 415 с.

Бонадысенко, 1973. – Бонадысенко, А. П. Линька и рост длиннопалого рака / А. П. Бонадысенко // Лимнология северо-запада СССР. – Таллинн, 1973. – Ч. I. – С. 71–72.

Бонадысенко, Козловская, Портнова, 1970. – Бонадысенко, А. П. К вопросу изучения экологии речных раков Белорусского Поозерья / А. П. Бонадысенко, Н. Н. Козловская, Г. А. Портнова // Животный мир Белорусского Поозерья. – Минск: Изд-во БГУ. – 1970. – Вып. 1. – С. 147–153.

Борисов, 1998. – Борисов, Р. Р. К вопросу о питании длиннопалого рака / Р. Р. Борисов // Проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах в условиях перехода к рыночным отношениям: материалы Междунар. науч.-практ. конф., Минск, 15–16 окт. 1998 г. – С. 265–268.

Борисов, 2001. – Борисов, Р. Р. Морфо-функциональная организация, постэмбриональное развитие *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (Decapoda, Astacidae) и его трофические связи в бассейнах Верхней Волги и Мсты: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Р. Р. Борисов. – М., 2001. – 24 с.

Бродский, 1954. – Бродский, С. Я. Речные раки (Astacidae) Украинской ССР, их биология и промысел: автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. Я. Бродский. – Киев, 1954. – 25 с.

Бродский, 1981. – Бродский, С. Я. Высшие раки / С. Я. Бродский // Фауна Украины. Речные раки. – Киев: Наук. думка, 1981. – Т. 26, вып. 3. – 209 с.

Будников, Третьяков, 1952. – Будников, К. Н. Речные раки и их промысел / К. Н. Будников, Ф. Ф. Третьяков. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 96 с.

Бюллетень..., 2003. – Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2000 год) / под общ. ред. А. П. Остапени. – Минск: Изд-во БГУ, 2003. – 63 с.

Винберг, 1968. – Винберг, Г. Г. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды / Г. Г. Винберг // Методы определения продукции водных животных: сб. ст. / ред. Г. Г. Винберг. – Минск: Высш. шк., 1968. – С. 45–77.

Власов и др., 2004. – Озера Беларуси: справ. / Б. П. Власов [и др.]. – Минск: БГУ, 2004. – 284 с.

Гадинов, 2011. – Гадинов, А. Н. Распределение рака речного в водоемах Енисейского рыбохозяйственного района / А. Н. Гадинов // Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса: материалы II науч.-практ. конф. молодых ученых / ВНИРО; ред.: А. Н. Макоедов [и др.]. – М., 2011. – С. 158–161.

География Беларуси, 1977. – География Беларуси / ред.: Дементьева [и др.]. – Минск: Вышэйш. шк., 1977. – 320 с.

Гигиняк, Власов, Генералова, 2000. – Гигиняк, Ю. Г. Экологические условия обитания речных раков (Decapoda) в озерах Беларуси / Ю. Г. Гигиняк, Б. П. Власов, Ю. И. Генералова // Вес. НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2000. – № 5. – С. 117–121.

Голубев, 1999. – Голубев, А. П. Влияние емкости среды на характер внутривидовой конкуренции у моллюска *Physella integra* (Gastropoda, Pulmonata) / А. П. Голубев // Докл. Акад. наук. – 1999. – Т. 369, № 1. – С. 135–137.

Голубев, Алехнович, Бакулин, 2015. – Голубев, А. П. Опыт получения и подращивания личинок длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* в замкнутой рециркуляционной системе / А. П. Голубев, А. В. Алехнович, А. М. Бакулин // Сахаровские чтения 2015 года: экол. проблемы XXI века. – Минск, 2015. – С. 169–170.

Гукасян, Бадалян, Саакян, 2010. – Гукасян, Э. Х. Экологические особенности длиннопалого рака в озере Севан и динамика его промысловых запасов. Экология озера Севан в период повышения его уровня / Э. Х. Гукасян, Н. С. Бадалян, Д. Л. Саакян // Результаты исследований

Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). – Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. – С. 224–228.

Егерева, Изосимов, 1933. – Егерева, И. В. Длиннопалый рак (*Potamobius leptodactylus* Esch.) в Татарской республике / И. В. Егерева, В. В. Изосимов // Тр. Татар. науч. рыбохоз. станции. – Казань, 1933. – Вып. 1. – С. 35–76.

Ермолин, 2006. – Ермолин, В. П. Определение общего допустимого улова речного рака при разной периодичности лова / В. П. Ермолин // VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова): тез. докл., Мурманск, 9–13 окт. 2006 г. / ВНИРО; редкол.: Д. О. Алексеев (отв. ред.) [и др.]. – М., 2006. – С. 175–177.

Кипятков, Лопатина, 2010. – Кипятков, В. Е. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы / В. Е. Кипятков, Е. Б. Лопатина // Энтомологическое обозрение. – 2010. – Т. 89, вып. 1. – С. 33–61.

Коли, 1979. – Коли, Г. Анализ популяций позвоночных / Г. Коли. – М.: Мир, 1979. – 362 с.

Колмыков, 2001. – Колмыков, Е. В. Биологические основы регулирования численности речных раков (*Pontastacus*) дельты Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. В. Колмыков; КаспНИРХ. – Астрахань, 2001. – 24 с.

Костаусов и др., 1997. – Система рационального рыбохозяйственного использования водоемов Беларуси, предусматривающая оптимальное промышленное и любительское рыболовство: справ. пособие / В. Г. Костаусов [и др.]. – Минск, 1997. – 122 с.

Крылов, 2005. – Крылов, А. В. Зоопланктон равнинных малых рек / А. В. Крылов; отв. ред. В. Е. Комов. – М.: Наука, 2005. – 263 с.

Кулеш, Алехнович, 1994. – Кулеш, В. Ф. Распространение и размерная структура широкопалого рака *Astacus astacus* (L.) в водоемах Белорусского Поозерья / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович // Проблемы изучения сохранения и использования биологического разнообразия животного мира: тез. докл. VII зоол. конф., Минск, 27–29 сент. 1994 г. / редкол.: М. М. Пикулик (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 1994. – С. 78–80.

Кулеш, Алехнович, 1997. – Кулеш, В. Ф. Состояние популяции длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* Esh. оз. Олтуш (Брестская обл.) / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович // Вес. АН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1997. – № 2. – С. 94–99.

Кулеш, Алехнович, 1999. – Кулеш, В. Ф. Получение и выращивание сеголетка длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* в условиях Беларуси / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович // Междунар. совещ. астакологов: материалы совещ., Астрахань, 2–6 авг. 1999 г. / КаспНИРХ; редкол.: В. П. Иванов (отв. ред.) [и др.]. – Астрахань, 1999. – С. 10–11.

Кулеш, Алехнович, 2004. – Кулеш, В. Ф. Получение сеголетка длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus* Esch.) в поликультуре с использованием сбросной подогретой воды теплоэлектростанции / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович // Докл. НАН Беларуси. – 2004. – Т. 48, № 3. – С. 68–72.

Кулеш, Алехнович, 2008. – Кулеш, В. Ф. Перспективные направления менеджмента ресурсами речных раков Беларуси / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович // География в XXI веке: проблемы и перспективы развития: материалы Междунар. науч.-практ. конф., Брест, 17–18 апр. 2008 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина; редкол.: К. К. Красовский (гл. ред.) [и др.]. – Брест, 2008. – С. 135–137.

Кулеш, Алехнович, 2010. – Кулеш, В. Ф. Выращивание молоди длиннопалого рака (*Astacus leptodactylus*) в садках и прудах в поликультуре с рыбой на подогретых сбросных водах теплоэлектростанции / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович // Гидробиол. журн. – 2010. – Т. 46, № 1. – С. 47–61.

Кулеш, Алехнович, Аблов, 1996. – Кулеш, В. Ф. Распространение речных раков в водных системах Поозерья / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович, С. Е. Аблов // Сохранение биологического разнообразия Белорусского Поозерья: тез. докл. регион. науч.-практ. конф., Витебск, 25–26 апр. 1996 г. / Витеб. гос. ун-т. – Витебск, 1996. – С. 62–63.

Кулеш, Алехнович, Прищепов, 1998. – Кулеш, В. Ф. Речные раки как ценнейший ресурсный компонент фауны Беларуси / В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович, Г. П. Прищепов // Природные ресурсы. – 1998. – № 1. – С. 39–49.

- Ланде, Бэрроуклаф, 1989. – Ланде, Р. Эффективная численность популяции, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями / Р. Ланде, Д. Ф. Бэрроуклаф // Жизнеспособность популяций / ред. М. Сулей. – М.: Мир, 1989. – С. 117–154.
- Манушин, Анисимова, 2006. – Манушин, И. Е. Адаптация интродуцированного в Баренцево море камчатского краба к трофической емкости среды / И. Е. Манушин, Н. А. Анисимова // Тез. докл. VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным, Мурманск, 9–13 окт. 2006 г. / ВНИРО. – М., 2006. – С. 91–93.
- Медников, 1977. – Медников, Б. М. Температура как фактор развития / Б. М. Медников // Внешняя среда и развивающийся организм. – М., 1977. – С. 7–52.
- Методы определения..., 1968. – Методы определения продукции водных животных: метод. рук. и материалы / ред. Г. Г. Винберг. – Минск: Вышэйш. шк., 1968. – 240 с.
- Мина, Клевезаль, 1976. – Мина, М. В. Рост животных / М. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
- Мицкевич, 1989. – Мицкевич, О. И. Особенности роста молоди широкопалого рака при искусственном воспроизводстве / О. И. Мицкевич // Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ. – Л., 1989. – Вып. 300. – С. 74–79.
- Монаков, 1998. – Монаков, А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / А. В. Монаков; ред. А. А. Стрелков. – М., 1998. – 319 с.
- Нефедов, 1974. – Нефедов, В. Н. Размножение длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* Esch. в водоемах Волго-Ахтубинской поймы / В. Н. Нефедов // Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ. – Волгоград, 1974. – Т. VIII. – С. 68–78.
- Нефедов, 1982. – Нефедов, В. Н. Особенности роста молоди длиннопалого рака в прудах / В. Н. Нефедов // Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ. – Л., 1982. – Вып. 184. – С. 105–113.
- Нефедов, 1989. – Нефедов, В. Н. Результаты опытно-производственной проверки методических рекомендаций по биотехнологии получения молоди длиннопалого рака / В. Н. Нефедов // Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ. – Л., 1989. – Вып. 300: Состояние естественных запасов, воспроизводство и товарное выращивание речных раков. – С. 56–73.
- Нефедов, Колесникова, 1984. – Нефедов, В. Н. Особенности роста и методы определения возраста у речных раков / В. Н. Нефедов, Г. В. Колесникова // Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ. – Л., 1984. – Вып. 215. – С. 76–104.
- Нефедов и др., 1975. – Методы учета и плотность популяции речных раков в водоемах Волго-Ахтубинской поймы / В. Н. Нефедов [и др.] // Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ. – Волгоград, 1975. – Т. IX. – С. 259–275.
- Носов, 1990. – Носов, В. Н. Метод главных компонент и факторный анализ / В. Н. Носов // Компьютерная биометрика. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. – С. 162–187.
- Одум, 1986. – Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум; пер. с англ.; ред. Е. В. Соколов – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 373 с.
- Пикулик и др., 1999. – Экологические последствия появления американского полосатого рака (*Orconectes limosus* Raf.) в водных экосистемах Беларуси / М. М. Пикулик [и др.] // Вес. НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 3. – С. 110–112.
- Полищук, 1986. – Полищук, Л. В. Динамические характеристики популяций планктонных животных / Л. В. Полищук; под ред. Г. Г. Винберга. – М.: Наука, 1986. – 126 с.
- Правила ведения..., 2010. – Правила ведения охотничьего хозяйства и охоты. Правила ведения рыболовного хозяйства и рыболовства. – Минск, 2010. – 208 с.
- Рыболовство и раководство..., 2006. – Рыболовство и раководство на водоемах европейской части России: справ. / О. И. Мицкевич (общ. ред.) [и др.]. – СПб.: ГосНИОРХ, 2006. – 207 с.
- Рокицкий, 1973. – Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйш. шк., 1973. – 319 с.
- Роцин, 1980. – Роцин, В. Е. Эколого-энергетическая характеристика эмбрионального развития некоторых видов пресноводных ракообразных: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. Е. Роцин. – Минск, 1980. – 23 с.

- Руденко, 1985. – Руденко, Г. П. Методы определения ихтиомассы, прироста рыб и рыбопродуктивности / Г. П. Руденко // Продукция популяций и сообществ водных организмов и методы ее изучения: сб. ст. / ред.: Г. Г. Винберг, М. И. Ярушина. – Свердловск, 1985. – С. 111–138.
- Румянцев, 1974. – Румянцев, В. Д. Речные раки Волго-Каспия (биология и промысел) / В. Д. Румянцев. – М., 1974. – С. 34–36.
- Семенченко, Разлуцкий, 2010. – Семенченко, В. П. Экологическое качество поверхностных вод / В. П. Семенченко, В. И. Разлуцкий. – Минск: Беларус. навука, 2010. – 328 с.
- Слуквин, 2008. – Слуквин, А. М. Длиннопалый рак (*Astacus leptodactylus* Esch.) – перспективный объект аквакультуры / А. М. Слуквин // Природнае асяроддзе Палесся: асаблівасці і перспектывы развіцця: сб. ст. – Брест: Альтернатива, 2008. – Т. 2, вып. 1. – С. 129–132.
- Состояние природной среды..., 2009. – Состояние природной среды Беларуси: экол. бюл. / ред. В. Ф. Логинов. – Минск, 2009. – 406 с.
- Сушня, Семенченко, Вежновец, 1986. – Сушня, Л. М. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных / Л. М. Сушня, В. П. Семенченко, В. В. Вежновец. – Минск, 1986. – 159 с.
- Тамкявичене, 1979. – Тамкявичене, Е. А. Некоторые количественные закономерности питания широкопалого рака / Е. А. Тамкявичене // Биология речных раков водоемов Литвы: сб. ст. / ред. Г. И. Мацкявичене. – Вильнюс: Мокслас, 1979. – С. 67–77.
- Тюльпанов, Борисов, Благутин, 1984. – Тюльпанов, А. И. Краткий справочник рек и водоемов БССР / А. И. Тюльпанов, И. А. Борисов, В. И. Благутин; ред. А. И. Тюльпанов. – Минск: Гос. изд-во БССР, 1948. – 626 с.
- Умнов, 1976. – Умнов, А. А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного / А. А. Умнов // Журн. общ. биол. – 1976. – Т. 37, № 1. – С. 71–86.
- Федоров, Гильманов, 1980. – Федоров, В. Д. Экология / В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 462 с.
- Хмелева, 1988. – Хмелева, Н. Н. Закономерности размножения ракообразных / Н. Н. Хмелева; под. ред. И. И. Дедю. – Минск: Наука и техника, 1988. – 208 с.
- Хмелева, Голубев, 1984. – Хмелева, Н. Н. Продукция кормовых и промысловых ракообразных / Н. Н. Хмелева, А. П. Голубев; ред. А. Ф. Карпевич. – Минск: Наука и техника, 1984. – 216 с.
- Холодкевич и др., 2005. – Влияние популяции *Astacus astacus* L. на биомассу макрофитов в пресноводном водоеме / Холодкевич [и др.] // Экология. – 2005. – № 4. – С. 300–305.
- Цукерзис, 1964. – Цукерзис, Я. М. О межвидовых отношениях широкопалого (*Astacus astacus* L.) и длиннопалого (*Astacus leptodactylus* Esch.) раков в озерах Восточной Литвы / Я. М. Цукерзис // Зоол. журн. – 1964. – Т. XLIII, вып. 2. – С. 172–177.
- Цукерзис, 1970. – Цукерзис, Я. М. Биология широкопалого рака / Я. М. Цукерзис. – Вильнюс: Минтис, 1970. – 203 с.
- Цукерзис, 1989. – Цукерзис, Я. М. Речные раки / Я. М. Цукерзис; ред. В. Л. Контримавичюс. – Вильнюс: Мокслас, 1989. – 142 с.
- Цукерзис, Шяштокас, 1977. – Цукерзис, Я. М. Эмбриональная диапауза у широкопалого рака (*Astacus astacus* L.) / Я. М. Цукерзис, И. А. Шяштокас // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38, № 6. – С. 929–933.
- Черкашина, 1970. – Черкашина, Н. Я. О размножении раков (Astacidae) юго-восточного побережья Каспия / Н. Я. Черкашина // Гидробиол. журн. – 1970. – Т. VI, № 4. – С. 104–106.
- Черкашина, 1977. – Черкашина, Н. Я. Рост и питание молоди длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (Decapoda, Astacidae) / Н. Я. Черкашина // Зоол. журн. – 1977. – Т. LVI, вып. 5. – С. 704–708.
- Черкашина, 1985. – Черкашина, Н. Я. Питание раков семейства Astacidae в Азовском бассейне / Н. Я. Черкашина // Гидробиол. журн. – 1985. – Т. 21, № 6. – С. 34–39.
- Черкашина, 2002. – Черкашина, Н. Я. Динамика популяций раков родов *Pontastacus* и *Casparastacus* (Crustacea, Decapoda, Astacidae) и пути их увеличения / Н. Я. Черкашина; ред. Ю. Е. Тютина. – М.: Нацрыбресурс, 2002. – 257 с.

Черкашина, 2007. – Черкашина, Н. Я. Сборник инструкций по культивированию раков и динамике их популяций / Н. Я. Черкашина. – Ростов н/Д: АзНИИРХ, 2007. – 117 с.

Шварц и др., 1976. – Эффект группы в популяциях животных и химическая экология / С. С. Шварц [и др.]. – М.: Наука, 1976. – 152 с.

Шилов, 1985. – Шилов, И. А. Физиологическая экология животных: учеб. пособие / И. А. Шилов; ред.: Н. А. Соколова [и др.]. – М.: Высш. шк., 1985. – 328 с.

Шполянская, 1975. – Шполянская, Н. А. Плодовитость кубанского длиннопалого рака в водоемах Ростовской области / Н. А. Шполянская // Гидробиол. журн. – 1975. – Т. 11, № 3. – С. 65–69.

Шполянская, 1980. – Шполянская, Н. А. Некоторые вопросы размножения кубанского длиннопалого рака *Astacus leptodactylus cubanicus* Birshtein and Vinogradov в водах Ростовской области / Н. А. Шполянская // Биология внутренних вод: информ. бюл. – Л., 1980. – № 4. – С. 28–33.

Штейнфельд, 1954. – Штейнфельд, А. Л. Отчет по теме «Запасы раков в северо-западных областях СССР и пути их увеличения» / А. Л. Штейнфельд // Изучение биологии и промысла раков БССР / Бел. отд-ние ВНИОРХ. – Минск, 1954. – 70 с.

Штейнфельд, 1957. – Штейнфельд, А. Л. Биология и промысел речных раков БССР / А. Л. Штейнфельд // Тр. Бел. отд-ния ВНИОРХ. – 1957. – № 1. – С. 118–137.

Штейнфельд, 1963. – Штейнфельд, А. Л. Промысел и запасы раков в некоторых озерах БССР / А. Л. Штейнфельд // Совещание по воспроизводству запасов речных раков. – Вильнюс, 1963. – С. 64–76.

Штейнфельд, 1981. – Штейнфельд, А. Л. Широкопалый рак / А. Л. Штейнфельд // Чырвоная кніга Беларускай ССР: рэдкія і тыя, што знаходзяцца пад пагрозай знікнення, віды жывёл і раслін / рэдкал.: П. Г. Казло [і інш.]. – Мінск: БелСЭ, 1981. – С. 143–144.

Штейнфельд, Вежновец, 1993. – Штейнфельд, А. Л. Широкопалый рак / А. Л. Штейнфельд, В. В. Вежновец // Чырвоная кніга Рэспублікі Беларусь: рэдкія і тыя, што знаходзяцца пад пагрозай знікнення, віды жывёл і раслін / рэдкал.: А. М. Дарафееў [і інш.]. – Мінск: БелЭн, 1993. – С. 265–266.

Штейнфельд, Прохорчик, 1975. – Штейнфельд, А. Л. К вопросу о численности и промысле речных раков в Белоруссии / А. Л. Штейнфельд, Г. А. Прохорчик // Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики: материалы XVIII науч. конф. по изучению водоемов Прибалтики, Вильнюс, 11–13 сент. 1975 г. / редкол.: И. Л. Манюкас (отв. ред.) [и др.]. – Вильнюс, 1975. – С. 343–345.

Штейнфельд, Захаренков, Соболев, 1968. – Штейнфельд, А. Л. Состояние промысла и материала по биологии речных раков Белоруссии / А. Л. Штейнфельд, И. С. Захаренков, Т. Г. Соболев // Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики: тр. XII науч. конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики, Вильнюс, 22–24 сент. 1965 г. – Вильнюс, 1968. – С. 150–157.

Яблонская, Бекман, Винберг, 1968. – Яблонская, Е. А. Методы расчета продукции видовых популяций без постоянного пополнения / Е. А. Яблонская, М. Ю. Бекман, Г. Г. Винберг // Методы определения продукции водных животных. – Минск: Высш. шк., 1968. – С. 78–99.

Якушко, 1981. – Якушко, О. Ф. Озероведение / О. Ф. Якушко. – Минск: Вышэйш. шк., 1981. – 223 с.

Якушко и др., 1988. – Озера Белоруссии / О. Ф. Якушко [и др.]. – Минск: Ураджай, 1988. – 215 с.

Ярвекюльг, 1958. – Ярвекюльг, А. А. Широкопалый рак в Эстонии / А. А. Ярвекюльг. – Тарту, 1958. – 186 с.

Abrahamsson, 1966. – Abrahamsson, S. A. Dynamics of an isolated population of the crayfish *Astacus astacus* Linne / S. A. Abrahamsson // Oikos. – 1966. – № 17. – P. 96–107.

Abrahamsson, 1971. – Abrahamsson, S. A. Density, growth and reproduction in population of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond / S. A. Abrahamsson // Oikos. – 1971. – № 22 (3). – P. 373–380.

Ackefors, 1996. – Ackefors, H. The development of crayfish culture in Sweden during last decada / H. Ackefors // Freshwater Crayfish. – 1996. – Vol. 11. – P. 627–654.

Ackefors, 1999. – Ackefors, H. Observations on the Yearly Life Cycle of *Astacus astacus* in a Small Lake in Sweden / H. Ackefors // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 413–429.

Ackefors, 2000. – Ackefors, H. Freshwater crayfish farming technology in the 1990s: a European and global perspective / H. Ackefors // Fish and Fisheries. – 2000. – Vol. 1, is. 4. – P. 337–359.

Ackefors, Gydemo, Keyser, 1995. – Ackefors, H. Growth and moulting in confined juvenile noble crayfish *Astacus astacus* (L.) (Decapoda, Astacidae) / H. Ackefors, R. Gydemo, P. Keyser // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 396–409.

Acosta Charles, Perry Sue, 2000. – Acosta Charles, A. Differential growth of crayfish *Procambarus alleni* in relation to hydrological conditions in marl prairie wetlands of Everglades National Park, USA / A. Acosta Charles, A. Perry Sue // Aquatic Ecology. – 2000. – Vol. 34. – P. 389–395.

Adams, Schuster, Taylor, 2015. – Adams, S. *Orconectes limosus* / S. Adams, G. A. Schuster, C. A. Taylor // The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3 [Electronic resource]. – Mode of access: www.iucnredlist.org. – Date of access: 10.01.2015.

Airaksinen, Valkama, Lindqvist, 1977. – Airaksinen, M. Distribution of DDT in the crayfish *Astacus astacus* L. in acute test / M. Airaksinen, E. Valkama, O. V. Lindqvist // Freshwater Crayfish. – 1977. – № 3. – P. 349–356.

Alderman, Palglase, 1988. – Alderman, D. J. Pathogenes, parasites and commensals / D. J. Alderman, J. I. Palglase // Freshwater crayfish: biology, management and exploitation / ed.: D. M. Holdich, R. S. Lowery. – London: Croom Helm, 1988. – P. 167–212.

Alekhovich, 1997. – Alekhovich, A. V. Modern distribution and state of *Astacus leptodactylus* in Belarus / A. V. Alekhovich // The introduction of alien species of crayfish in Europe: an international workshop, Florence, 24–27 sept. 1997 / Consiglio Nazionale delle Ricerche; ed.: D. Holdich, M. Vannini. – Florence, 1997. – P. 21–22.

Alekhovich, 2008. – Alekhovich, A. V. What Determines the Percentage of Animal Material in Crayfish Diets / A. V. Alekhovich // Crayfish News. – 2008. – Vol. 30, is. 1. – P. 11–12.

Alekhovich, Kulesh, 1997. – Alekhovich, A. V. Comparative analysis of reproduction of narrow clawed crayfish *Astacus leptodactylus* Esch. (Crustacea, Decapoda, Astacidae) in its eastern area / A. V. Alekhovich, V. F. Kulesh // Freshwater Crayfish. – 1997. – № 11. – P. 339–347.

Alekhovich, Kulesh, 2002. – Alekhovich, A. V. New Approaches to Exploitation and Conservation of Crayfish Populations / A. V. Alekhovich, V. F. Kulesh // Russia J. of Ecology. – 2002. – Vol. 35, № 1. – P. 41–45.

Alekhovich, Razlutskiy, 2013. – Alekhovich, A. Distribution and rate of spread of spinycheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in BELARUS / A. Alekhovich, V. Razlutskiy // Bioinvasions Records. – 2013. – Vol. 2, is. 3. – P. 221–225.

Alekhovich, Kulesh, Ablov, 1999. – Alekhovich, A. Growth and size structure of narrowclawed crayfish *Astacus leptodactylus* Esch. in its eastern area / A. Alekhovich, V. Kulesh, S. Ablov // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 550–554.

Alekhovich et al. – The American spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* in the fauna of Belarus / A. V. Alekhovich [et al.] // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 237–242.

Appelberg, 1985. – Appelberg, M. Changes in haemolymphion concentrations of *Astacus astacus* L. and *Pacifastacus leniusculus* (Dana) after exposure to low pH and aluminium / M. Appelberg // Hydrobiologia. – 1985. – Vol. 121. – P. 19–25.

Arbačiauskas, Visinskien, Smilgeviien, 2011. – Arbačiauskas, K. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian freshwaters. Part. 2: Macroinvertebrate assemblage deviation from naturalness in lotic systems and the consequent potential impacts on ecological quality assessment / K. Arbačiauskas, G. Visinskien, S. Smilgeviien // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2011. – Vol. 402.

Arrignon et al., 1999. – Case studies of alien crayfish in Europe. The situation in Belgium, France and Luxemburg / J. C. V. Arrignon [et al.] // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best

of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 129–140.

Aydin, 2010. – Aydin, H. The growth of the Crayfish (*Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) Juveniles Until the First Sexual Maturity Age in Concrete Fish Ponds / H. Aydin // J. Anim. Vet. Adv. – 2010. – Vol. 9 (12). – P. 1720–1723.

Aydin, Dilek, 2004. – Aydin, H. Effects of Different Water Temperatures on the Hatching Time and Survival Rates of the Freshwater Crayfish *Astacus leptodactylus* (Esch., 1823) Eggs / H. Aydin, K. Dilek // Turkish J. of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2004. – № 4. – P. 75–79.

Baitchorov, Giginiak, 2009. – Baitchorov, V. M. Spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in National park “Belavezhskiaya pushcha” (Belarus) / V. M. Baitchorov, U. G. Giginiak // Crayfish News. – 2009. – Vol. 31, is. 2. – P. 7–8.

Balik et al., 2005. – Some Biological Characteristics of Crayfish (*Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)) in Lake Egirdir / I. Balik [et al.] // Turk. J. Zool. – 2005. – Vol. 29. – P. 295–300.

Barki, Karplus, 2004. – Size rank and growth potential in redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*): are stunted juveniles suitable for grow-out / A. Barki, I. Karplus // Aquaculture Research. – 2004. – Vol. 35. – P. 559–567.

Barki et al., 2006. – Growth of redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) in a three-dimensional compartments system: Does a neighbor matter / A. Barki [et al.] // Aquaculture. – 2006. – Vol. 252. – P. 348–355.

Beatty, 2006. – Beatty, S. J. The diet and trophic positions of translocated, sympatric populations of *Cherax destructor* and *Cherax cainii* in the Hutt River, Western Australia: evidence of resource overlap / S. J. Beatty // Marine and Freshwater Research. – 2006. – Vol. 57. – P. 825–835.

Benabid, Bouzidi, Ramdani, 2003. – Benabid, M. A. Population dynamics and growth of the noble crayfish *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) in Zerouka 2 reservoir (Middle-Atlas, Morocco) / M. A. Benabid, A. Bouzidi, M. Ramdani // Bulletin de la Soc. Zool. le France. – 2003. – Vol. 128, № 3. – P. 185–200.

Berber, Mazlum, 2009. – Berber, S. Reproductive efficiency of the narrow-clawed crayfish, *Astacus leptodactylus*, in several populations in Turkey / S. Berber, Y. Mazlum // Crustaceana. – 2009. – Vol. 82, № 5. – P. 531–542.

Berber et al., 2012. – Structure, growth, mortality and size at sexual maturity of various populations *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 Crustacea: Decapoda in Turkey / S. Berber [et al.] // Mar. Sci. Tech. Bull. – 2012. – № 1. – P. 21–27.

Bij de Vaate et al., 2002. – Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe / A. Bij de Vaate [et al.] // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2002. – Vol. 59. – P. 1159–1174.

Blake, Hart, 1995. – Blake, M. A. The vulnerability of Juvenile signal crayfish to perch and eel predation / M. A. Blake, P. J. B. Hart // Freshwater Biology. – 1995. – Vol. 33. – P. 233–244.

Bolat et al., 2011. – Estimating the population size of *Astacus leptodactylus* (Decapoda: Astacidae) by mark-recapture technique in Eirdir Lake, Turkey / Y. Bolat [et al.] // Afr. J. Biotechnol. – 2011. – Vol. 10 (55). – P. 11778–11783.

Brinck, 1977. – Brinck, P. Developing crayfish population / P. Brinck // Freshwater Crayfish. – 1977. – Vol. 3. – P. 211–228.

Brown, Cassuto, Loos, 1979. – Brown, S. C. Biomechanics of chelipeds on some decapod crustaceans / S. C. Brown, S. R. Cassuto, R. W. Loos // J. of Zoology. – 1979. – Vol. 188. – P. 143–159.

Budd, Lewis, Tracey, 1978. – Budd, T. W. The filter feeding apparatus in crayfish / T. V. Budd, J. C. Lewis, M. L. Tracey // Canadian J. of Zoology. – 1978. – Vol. 56. – P. 685–707.

Burba, 2010. – Burba, A. The Dispersal of the Spinycheek Crayfish, *Orconectes limosus*, Throughout Lithuanian Waters / A. Burba // Freshwater Crayfish. – 2010. – Vol. 17. – P. 67–72.

Buric, Kozak, Kouba, 2009. – Buric, M. Movement patterns and ranging behavior of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir tributary / M. Buric, P. Kozak, A. Kouba // Fundamental and Applied Limnology Archiv fur Hydrobiologie. – 2009. – Vol. 174/4. – P. 329–337.

- Buric, Kozak, Vich, 2008. – Buric, M. Evaluation of different marking methods for spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) / M. Buric, P. Kozak, P. Vich // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2008. – Vol. 389.
- Cerenius et al., 1988. – The crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci* – diagnosis, isolation and pathobiology / L. Cerenius [et al.] // Freshwater Crayfish. – 1988. – Vol. 7. – P. 131–144.
- Cherkashina, 1977. – Cherkashina, N. J. Survival, growth and feeding dynamics of juveniles crayfish (*Astacus leptodactylus cubanicus*) in ponds and River Don / N. J. Cherkashina // Freshwater Crayfish. – 1977. – № 3. – P. 95–100.
- Cherkashina, 1995. – Cherkashina, N. J. Obtaining and rearing of crayfish larvae *Astacus leptodactylus cubanicus* in an installation with controlled conditions / N. J. Cherkashina // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. VIII. – P. 307–310.
- Chiesa, Scalici, Gibertini, 2006. – Chiesa, S. Occurrence of allochthonous freshwater crayfishes in Latium (Central Italy) / S. Chiesa, M. Scalici, G. Gibertini // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – P. 883–902.
- Chucholl, 2011. – Chucholl, C. Population ecology of an alien ‘warm water’ crayfish (*Procambarus clarkia*) in a new cold habitat / C. Chucholl // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2011. – Vol. 401.
- Chucholl, 2012. – Chucholl, C. Understanding invasion success: life-history traits and feeding habitats of the alien crayfish *Orconectes immunis* (Decapoda, Astacida, Cambaridae) / C. Chucholl // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2012. – Vol. 404.
- Chybowski, 2007. – Chybowski, L. Morphometrics, fecundity, density, and feeding intensity of the spinycheek crayfish, *Orconectes limosus* (Raf.) in natural conditions / L. Chybowski // Arch. Polo. Fis. – 2007. – Vol. 15, fasc. 3. – P. 175–241.
- Corkum, Cronin, 2004. – Corkum, L. D. Habitat complexity reduces aggression and consumption in crayfish / L. D. Corkum, D. J. Cronin // J. of Ethology. – 2004. – Vol. 22. – P. 23–27.
- Cossette, Rodriguez, 2004. – Cossette, C. Summer use of a small stream by fish and crayfish and exchanges with adjacent lentic macrohabitats / C. Cossette, M. A. Rodriguez // Freshwater Biology. – 2004. – Vol. 49. – P. 931–944.
- Crandall, 2006. – Crandall, K. A. Applications of phylogenetics to issues in freshwater crayfish biology / K. A. Crandall // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 953–964.
- Crandall, Buhay, 2008. – Crandall, K. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae – Decapoda) in freshwater / K. Crandall, J. Buhay // Hydrobiologia. – 2008. – Vol. 595. – P. 295–301.
- Crandall, Harris, Fetzner, 2000. – Crandall, K. A. The monophyletic origin of freshwater crayfish estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences / K. A. Crandall, J. Harris, W. Fetzner // Proceedings of the Royal Society of London, Series B. – 2000. – Vol. 267. – P. 1679–1686.
- Crehuet et al., 2007. – Assessing the trophic ecology of crayfish: a case study of the invasive *Procambarus clarkii* / M. Crehuet [et al.] // Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats / ed. F. Gherardi. – 2007. – P. 559–576.
- Cukerzis, 1973. – Cukerzis, J. Biologische Grundlagen der Methode der kunstlichen Aufzucht der Brut *Astacus astacus* L. / J. Cukerzis // Freshwater Crayfish. – 1973. – № 1. – P. 187–202.
- Cukerzis, 1975. – Cukerzis, J. Die zahl Struktur und Produktivitat der Isolerten Population von *Astacus astacus* L. / J. Cukerzis // Freshwater Crayfish. – 1975. – № 2. – P. 513–527.
- Cukerzis, 1988. – Cukerzis, J. *Astacus astacus* in Europe / J. Cukerzis // Freshwater crayfish: biology, management and exploitation / ed.: D. M. Holdich, R. S. Lowery. – New York: Chapman and Haal, 1988. – P. 309–340.
- Dehus et al., 1999. – German conservation strategies for native crayfish species with regard to alien species / P. Dehus [et al.] // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 149–159.
- Deval et al., 2007. – Length-based estimates of growth parameters, mortality rates and recruitment of *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (Decapoda, Astacidae) in unexploited inland waters of the northern Marmara region, European Turkey / M. C. Deval [et al.] // Crustaceana. – 2007. – Vol. 80, part. 6. – P. 655–666.

Dixon, Ahyong, Schram, 2004. – Dixon, C. J. T. A new hypothesis of decapods phylogeny / C. J. T. Dixon, S. T. Ahyong, F. R. Schram // *Crustaceana*. – 2003. – Vol. 76. – P. 935–975.

Dorn, Wojdak, 2004. – Dorn, N. J. The role of omnivorous crayfish in littoral communities / N. J. Dorn, J. M. Wojdak // *Oecologia*. – 2004. – Vol. 140, № 1. – P. 150–159.

Edgerton et al., 2004. – Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish / B. F. Edgerton [et al.] // *Conservation Biology*. – 2004. – Vol. 18. – P. 1466–1474.

Edsman, 1996. – Edsman, L. The relative influence of age and body size on the instantaneous growth rate in signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* / L. Edsman // *Freshwater Crayfish*. – 1996. – Vol. 11. – P. 395–402.

Edsman et al., 2011. – *Astacus astacus* / L. Edsman [et al.] // IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. [Electronic resource]. – Mode of access: www.iucnredlist.org. – Date of access: 10.01.2011.

Edsman et al., 2015. – *Astacus astacus* / L. Edsman [et al.] // The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3 [Electronic resource]. – Mode of access: www.iucnredlist.org. – Date of access: 17.01.2015.

Einum, Sundt-Hansen, Niclow, 2006. – Einum, S. The partitioning of density-dependent dispersal growth and survival throughout ontogeny in highly fecund organism / S. Einum, L. Sundt-Hansen, K. H. Niclow // *Oikos*. – 2006. – Vol. 113. – P. 489–496.

Englund, Krupa, 2000. – Englund, G. Habitat use by crayfish in stream pools: influence of predators, depth and body size / G. Englund, J. J. Krupa // *Freshwater Biology*. – 2000. – Vol. 43. – P. 75–83.

Erkamo et al., 2010. – Evaluation of Crayfish Stocking Success in Finland / E. Erkamo [et al.] // *Freshwater Crayfish*. – 2010. – Vol. 17. – P. 77–83.

Evanas-White et al., 2001. – A comparison of the trophic ecology of the crayfish (*Orconectes nais* (Faxon) and *Orconectes neglectus* (Faxon) and central stoneroller minnow *Camptostoma anomalum* (Rafinesque)): omnivory in a tallgrass prairie stream / M. Evanas-White [et al.] // *Hydrobiologia*. – 2001. – Vol. 462. – P. 131–144.

Evans, Edgerton, 2002. – Evans, L. H. Pathogens, parasites and commensals / L. H. Evans, B. F. Edgerton // *Biology of Freshwater Crayfish* / ed.: D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 377–438.

Faller, Maguire, Klobucar, 2006. – Faller, M. Annual activity of the noble crayfish (*Astacus astacus*) in the Orłjava River (Croatia) / M. Faller, I. Maguire, G. Klobucar // *Bull. Fr. Peche Piscic.* – 2006. – Vol. 383. – P. 23–40.

Fedotov, Fedotov, Bykadorova, 1999. – Fedotov, V. P. Restoration of Native Crayfish (*Astacus astacus*) Stocks in the Waterbodies of North-West Russia / V. P. Fedotov, M. V. Fedotov, S. A. Bykadorova // *Freshwater Crayfish*. – 1999. – Vol. 12. – P. 555–562.

Foster, 1993. – Foster, J. The relation between refuge size and body size in the crayfish *Austriopotamobius pallipes* (Lereboullet) / J. Foster // *Freshwater Crayfish*. – 1993. – Vol. 9. – P. 344–345.

Franke, Wessels, Horstgen-Schwark, 2013. – Franke, R. Enhancement of survival and growth in crowded groups: the road towards an intensive production of the noble crayfish *Astacus astacus* L. in indoor recirculation systems / R. Franke, S. Wessels, G. Horstgen-Schwark // *Aquacult. Res.* – 2013. – Vol. 44. – P. 451–461.

Füreder et al., 2006. – Indigenous crayfish habitat and threats / L. Füreder [et al.] // *Atlas of Crayfish in Europe* / ed.: C. Souty-Grosset [et al.]; *Museum national d'Histoire naturelle*. – Paris: Patrimoines naturels, 2006. – P. 25–47.

Furst, 1989. – Furst, M. Methods of stocking and management of freshwater crayfish / M. Furst // *Crayfish culture in Europe* / ed.: J. Scudal, K. Wesman, P. Bergan. – Trondheim, 1989. – P. 152–163.

Gherardi, 2007. – Gherardi, F. Understanding the impact of invasive crayfish / F. Gherardi // *Biological invaders in inland waters: Profiles, Distribution and Threats* / ed. Francesca Gherardi. – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 507–542.

Gherardi, 2007a. – Gherardi, F. Measuring the impact of freshwater NIS: what are we missing? / F. Gherardi // *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats* / ed. Francesca Gherardi. – Dordrecht: Springer, 2007a. – P. 437–462.

- Gherardi, 2011. – Gherardi, F. Review. Towards a sustainable human use freshwater crayfish (Crustacea, Decapoda, Astacidea) / F. Gherardi // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2011. – P. 401.
- Gherardi, Souty-Grosset, 2011. – Gherardi, F. *Astacus leptodactylus* / F. Gherardi, C. Souty-Grosset // IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4 [Electronic resource]. – Mode of access: www.iucnredlist.org. – Date of access: 03.02.2011.
- Gherardi et al., 1999. – The situation in Italy / F. Gherardi [et al.] // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 107–128.
- Gil-Sanchez, Alba-Tercedor, 2006. – Gil-Sanchez, J. M. The decline of the endangered populations of the native freshwater crayfish (*Austropotamobius pallipes*) in southern Spain: it is possible to avoid extinction? / J. M. Gil-Sanchez, J. Alba-Tercedor // Hydrobiologia. – 2006. – Vol. 559. – P. 113–122.
- Goddard, 1988. – Goddard, J. S. Food and Feeding / J. S. Goddard // Freshwater Crayfish. Biology, Management and Exploitation / ed.: D. M. Holdich, R. S. Lowery. – London: Croom Held, 1988. – P. 145–166.
- Goessmann, Hemelrijk, Huber, 2000. – Goessmann, C. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties / C. Goessmann, C. Hemelrijk, R. Huber // Bahav. Ecol. Sociobiol. – 2000. – Vol. 48. – P. 418–428.
- Grandjean et al., 2006. – Systematics and Phylogeny of freshwater crayfish, with particular reference to historical biogeography of Europe / F. Grandjean [et al.] // Atlas of Crayfish in Europe / ed.: C. Souty-Grosset [et al.] / Museum national d'Histoire naturelle. – Paris: Patrimoines naturels, 2006. – P. 11–23.
- Grozev, Zaikov, 2000. – Grozev, D. Influence of density on growth and survival of narrow-clawed crayfish when reared in aquaria up to the age of a month / D. Grozev, A. Zaikov // Agricultural Science. – 2000. – № 1. – P. 40–46.
- Guan, 2000. – Guan, R. Z. Abundance and production of the introduced signal crayfish in a British lowland river / R. Z. Guan // Aquaculture International. – 2000. – Vol. 8. – P. 59–76.
- Guan, Wiles, 1996. – Guan, R. Z. Growth, density and biomass of crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a British lowland river / R. Z. Guan, P. R. Wiles // Aquatic Living Resources. – 1996. – Vol. 9. – P. 265–272.
- Haertel-Borer et al., 2005. – Population Density of the Crayfish, *Orconectes limosus*, in Relation to Fish and Macroinvertebrate Densities in a small Mesotrophic Lake – Implication for the Lake's Food Web / S. Haertel-Borer [et al.] // Internat. Rev. Hydrobiol. – 2005. – Vol. 90, № 5–6. – P. 523–533.
- Hamr, 2002. – Hamr, P. *Orconectes* / P. Hamr // Biology of freshwater Crayfish / ed. D. M. Holdich. – London: Blackwell Science Ltd., 2002. – P. 585–608.
- Hamrin, 1987. – Hamrin, S. Seasonal crayfish activity as influenced by fluctuating water levels and presence of a fish predator / S. Hamrin // Holarctic Ecology. – 1987. – Vol. 10. – P. 45–51.
- Harlioğlu, 2004. – Harlioğlu, M. M. A comparison of the growth and survival of two freshwater crayfish species, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz and *Pacifastacus leniusculus* (Dana), under different temperature and density regimes / M. M. Harlioğlu // Aquacult. Int. – 2009. – Vol. 17, № 1. – P. 31–43.
- Harlioğlu, 2004a. – Harlioğlu, M. M. The present situation of freshwater crayfish, *Asatacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), in Turkey / M. M. Harlioğlu // Aquaculture. – 2004a. – Vol. 230. – P. 181–187.
- Harlioğlu, 2008. – Harlioğlu, M. M. The harvest of the freshwater crayfish *Astacus leptodactylus* Eschscholtz in Turkey: harvest history, impact of crayfish plague, and present distribution of harvested populations / M. M. Harlioğlu // Aquacult. Int. – 2008. – Vol. 16. – P. 351–360.
- Harlioğlu, Duran, 2009. – Harlioğlu, M. M. The effect of darkness on mating and pleopodal egg production time in a freshwater crayfish, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz / M. M. Harlioğlu, T. C. Duran // Aquacult. Int. – 2009.
- Harlioğlu, Harlioğlu, 2005. – Harlioğlu, M. M. The harvest of freshwater crayfish, *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) in Turkey / M. M. Harlioğlu, A. G. Harlioğlu // Rev. Fish Biol. Fisharis. – 2005. – Vol. 14. – P. 415–419.

- Harlioğlu *et al.*, 2004. – Potential fecundity of an introduced population, Keban Dam Lake, Elazığ, Turkey, of freshwater crayfish, *Astacus leptodactylus* (Esch., 1823) / M. M. Harlioğlu [et al.] // Aquaculture. – 2004. – Vol. 230. – P. 189–195.
- Hart, 1992. – Hart, D. D. Community organization in streams: The importance of species interactions, physical factors and chance / D. D. Hart // Oecologia. – 1992. – Vol. 91. – P. 220–228.
- Henttonen, Huner, 1999. – Henttonen, P. The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction / P. Henttonen, J. V. Huner // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 13–22.
- Henttonen *et al.*, 1993. – Moulting, growth, survival and color of crayfish *Astacus astacus* (L.) juveniles fed diets with and without green plant material and maintained in individual cages and communal tanks / P. Henttonen [et al.] // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 426–441.
- Hesni *et al.*, 2008. – Influence of Eyestalk Ablation and Temperature on Molting and Mortality of Narrow-clawed Crayfish (*Astacus leptodactylus*) / M. A. Hesni [et al.] // Turkish J. of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2008. – Vol. 8. – P. 219–223.
- Hesni *et al.*, 2009. – Effects of temperature and salinity on the narrow-clawed crayfish, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 (Decapoda, Astacidea) / M. A. Hesni [et al.] // Crustaceana. – 2009. – Vol. 82 (12). – P. 1495–1507.
- Hessen, Skurdal, 1986. – Hessen, D. O. Analysis of food utilized by the crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden / D. O. Hessen, J. Skurdal // Freshwater Crayfish. – 1986. – Vol. 6. – P. 187–193.
- Hessen, Skurdal, 1989. – Hessen, D. O. Food consumption, turnover rates and assimilation in the noble crayfish (*Astacus astacus*) / D. O. Hessen, J. Skurdal // Freshwater Crayfish. – 1989. – Vol. 7. – P. 309–317.
- Hessen, Kristiansen, Skurdal, 1993. – Hessen, D. O. Nutrient release from crayfish, and its potential impact on primary production in lakes / D. O. Hessen, G. Kristiansen, J. Skurdal // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 311–317.
- Hessen *et al.*, 1989. – Food, Nutrition, Growth, Reproduction and Genetics / D. O. Hessen [et al.] // Crayfish culture in Europe. Report from the workshop on crayfish culture, 16–19 Nov. 1987 / ed.: J. Skurdal, K. Westman, P. I. Bergan. – Trondheim, 1989. – P. 39–48.
- Hogger, 1988. – Hogger, J. B. Ecology, population biology and behaviour / J. B. Hogger // Freshwater Crayfish Biology, Management and Exploitation / ed.: D. M. Holdich, R. S. Lowery. – London: Croom Helm, 1988. – P. 114–144.
- Holdich, 1999. – Holdich, D. M. The negative effects of established crayfish introduction / D. M. Holdich // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 31–47.
- Holdich, 2002. – Holdich, D. M. Background and Functional Morphology / D. M. Holdich // Biology of freshwater Crayfish / ed. D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. – P. 3–29.
- Holdich, 2002a. – Holdich, D. M. Present distribution of crayfish in Europe and some adjoining countries / D. M. Holdich // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2002a. – Vol. 367. – P. 611–650.
- Holdich, 2002b. – Holdich, D. M. The biology of Freshwater crayfish / D. M. Holdich; ed. D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002b. – 702 p.
- Holdich, Black, 2007. – Holdich, D. M. The spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae), digs into the UK / D. M. Holdich, J. Black // Aquatic Invasions. – 2007. – Vol. 2, is. 1. – P. 1–15.
- Holdich, Pockl, 2007. – Holdich, D. M. Invasive crustaceans in European waters / D. M. Holdich, M. Pockl // Biological invaders in inland waters: profiles, distribution and threats / ed. Francesca Gherardi. – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 29–75.
- Holdich, Gydemo, Rogers, 1999. – Holdich, D. M. A review of possible method for controlling alien crayfish populations / D. M. Holdich, R. Gydemo, W. D. Rogers // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 245–270.

Holdich, Reynolds, Edsman, 2002. – Holdich, D. M. Monitoring in conservation and management of indigenous crayfish populations / D. M. Holdich, J. Reynolds, L. Edsman // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2002. – Vol. 367. – P. 875–879.

Holdich et al., 1999. – Native and alien crayfish in Europe: Some conclusions / D. M. Holdich [et al.] // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 281–292.

Holdich et al., 2006. – Studies on the white-clawed crayfish (*Austropotamebius palpeles*) associated with muddy habitats / D. M. Holdich [et al.] // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 1055–1078.

Holdich et al., 2006a. – Species files / D. M. Holdich [et al.] // Atlas of Crayfish in Europe / ed.: C. Souty-Grosset [et al.] / Publication Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Patrimoines naturels, 64). – 2006a. – P. 49–130.

Horwitz, 1994. – Horwitz, P. Distribution and conservation status of the Tasmanian giant freshwater lobster *Astacopsis gouldi* (Decapoda: Parastacidae) / P. Horwitz // Biological Conservation. – 1994. – Vol. 69. – P. 199–206.

Hovhannisyan, Ghukasyan, 1996. – Hovhannisyan, R. Some ecological peculiarities of lake Sevan Higher Crustacea, *Pontastacus leptodactylus* Esch. / R. Hovhannisyan, E. Ghukasyan // Lake Sevan: problems and strategies of action: Proc. of the Intern. Conf., 13–16 Oct. 1996. – Sevan, 1996. – P. 99–101.

Hubenova, Vasileva, Zaikov, 2009. – Hubenova, T. A. Histological analysis of ovary development in narrow-clawed crayfish *Astacus leptodactylus* Esch. 1823 (Crustaceae, Decapoda, Astacidae), reared in ponds in South Bulgaria, Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation / T. A. Hubenova, P. L. Vasileva, A. N. Zaikov // International J. of the Bioflux Society. – 2009. – № 2. – P. 261–270.

Hudina, Maguire, Klobucar, 2008. – Hudina, S. Spatial dynamics of the noble crayfish (*Astacus astacus*) in the Paklenica National Park / S. Hudina, L. Maguire, G. I. V. Klobucar // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2008. – Vol. 388.

Huner, 1999. – Huner, J. V. The relationship Between Pond Size and Crayfish (*Procambarus spp.*) Production / J. V. Huner // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 573–583.

Huryn, Wallace, 1987. – Huryn, A. D. Production and litter processing by crayfish in an Appalachian mountain stream / A. D. Huryn, J. B. Wallace // Freshwater Biology. – 1987. – Vol. 18. – P. 277–286.

Ilheu, Bernardo, 1995. – Ilheu, M. Trophic ecology of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) – Preferences and digestibility of plant foods / M. Ilheu, J. M. Bernardo // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 132–139.

International Union..., 2015. – International Union for Conservation of Nature (IUCN) [Electronic resource]. – Mode of access: <http://www.iucn.org>.

Järvekuul, 1958. – Järvekuul, A. Der Edelkrebs *Astacus astacus* in Estland / A. Järvekuul // Trükitud Eesti NSV Teaduste Akadeemia. – Tartu, 1958. – 185 p.

Jensen, 1996. – Jensen, F. B. Uptake, elimination and effects of nitrite and nitrate in freshwater crayfish (*Astacus astacus*) / F. B. Jensen // Aquat. Toxicol. – 1996. – Vol. 34. – P. 95–104.

Jones, Ruscoe, 2000. – Jones, C. M. Assessment of stocking size and density in the production of redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens) (Decapoda: Parastacidae), cultured under earthen pond conditions / C. M. Jones, I. M. Ruscoe // Aquaculture. – 2000. – Vol. 189. – P. 63–71.

Jussila et al., 2011. – Latent crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) infection in a robust wild noble crayfish (*Astacus astacus*) population / J. Jussila [et al.] // Aquaculture. – 2011. – Vol. 321. – P. 17–20.

Karatayev et al. – Past, current and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus / A. V. Karatayev [et al.] // Biol Invasions. – 2008. – Vol. 10. – P. 215–232.

Karimpour, Harlioglu, Aksu, 2011. – Karimpour, M. Status of freshwater crayfish (*Astacus leptodactylus*) in Iran / M. Karimpour, M. M. Harlioglu, O. Aksu // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2011. – Vol. 401. – 18 p.

Keller, Keller, 1995. – Keller, M. M. Yield experiments with freshwater crayfish *Astacus astacus* (L.) in aquaculture / M. M. Keller, M. Keller // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 506–511.

Kirjavainen, Sipponen, 2004. – Kirjavainen, J. Environmental benefit of different crayfish management strategies in Finland / J. Kirjavainen, M. Sipponen // Fisheries Management and Ecology. – 2004. – Vol. 11. – P. 213–218.

Koca, Yengin, Eralp, 2013. – Koca, S. B. Embryonic and Postembryonic Development of freshwater Crayfish *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) / S. B. Koca, N. O. Yengin, H. Eralp // Egir-dir Su Urunleri Fakultesi Dergisi. – 2013. – Vol. 9. – P. 21–30.

Kokko et al., 2012. – Recovering Turkish narrow clawed crayfish (*Astacus leptodactylus*) populations carry *Aphanomyces astaci* / H. Kokko [et al.] // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2012. – Vol. 404. – P. 12.

Koksal, 1988. – Koksals, G. *Astacus leptodactylus* in Europe / G. Koksals // Freshwater Crayfish: biology, management and exploitation / ed.: D. M. Holdich, R. S. Lowery. – London: Chapman and Hall, 1988. – P. 365–400.

Kossacowski, 1974. – Kossacowski, J. Crayfish *Orconectes limosus* in Poland / J. Kossacowski // Freshwater Crayfish. – 1974. – Vol. 2. – P. 31–47.

Kossacowski, Orzechowski, 1974. – Kossacowski, J. Crayfish *Orconectes limosus* in Poland / J. Kossacowski, B. Orzechowski // Freshwater Crayfish. Papers from The second International Symposium on Freshwater Crayfish / ed.: W. James, Jr. Avault. – Baton Rouge, 1974.

Kostyuk, Garbar, Mezhzherin, 2013. – Kostyuk, V. S. Karyotypes and morphological variability of crayfish *Pontastacus leptodactylus* and *P. angulosus* (Malacostraca, Decapoda) / V. S. Kostyuk, A. V. Garbar, S. V. Mezhzherin // Vestn. zoologii. – 2013. – Vol. 47 (3). – P. 11.

Kouba et al., 2010. – The Effect Temperature on the Number of Moults and Growth of Juvenile Noble Crayfish, *Astacus astacus* (Linnaeus) / A. Kouba [et al.] // Freshwater Crayfish. – 2010. – Vol. 17. – P. 37–41.

Kozak et al., 2007. – The effect of inter- and intra-specific competition on survival and growth rate of native juvenile noble crayfish *Astacus astacus* and alien spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* / P. Kozak [et al.] // Hydrobiologia. – 2007. – Vol. 590. – P. 85–94.

Kozak et al., 2009. – The effect of water temperature on the number of moults and growth of uvenile signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana / P. Kozak [et al.] // Czech J. Anim. Sci. – 2009. – Vol. 54. – P. 286–292.

Kozak et al., 2011. – Current conservation strategies for European crayfish / P. Kozak [et al.] // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2011. – Vol. 401.

Kozubíková et al., 2011. – Reexamination of the prevalence of *Aphanomyces astaci* in North American crayfish populations in Central Europe by TaqMan MGB real-time PCR / E. Kozubíková [et al.] // Diseases of Aquatic Organisms. – 2011. – Vol. 97. – P. 113–125.

Laurent, Nicolas, Paris, 1993. – Laurent, P. J. Five years of action in Lorraine and Morvan (France) to restore the noble crayfish *Astacus astacus* / P. J. Laurent, J. Nicolas, L. Paris // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 380–389.

Lewis, Horton, 1997. – Lewis, S. D. Life history and population dynamics of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Billy Chinook, Oregon / S. D. Lewis, H. F. Horton // Freshwater Crayfish. – 1997. – Vol. 11. – P. 34–53.

Lindqvist, Huner, 1999. – Lindqvist, O. V. Life history characteristics of crayfish: what makes some of them good colonizers? / O. V. Lindqvist, J. V. Huner // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 23–30.

Lindroth, 1950. – Lindroth, A. Reaction of crayfish on low oxygen pressure / A. Lindroth // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. – 1950. – Vol. 31. – P. 110–112.

Lodge, Hill, 1994. – Lodge, D. M. Factors governing species composition, population size and productivity of cool-water crayfish / D. M. Lodge, A. M. Hill // Nord. J. Freshw. Res. – 1994. – Vol. 69. – P. 111–136.

Lodge *et al.*, 2000. – Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lesson from Europe / D. M. Lodge [et al.] // Fisheries. – 2000. – Vol. 25. – P. 7–20.

Longshaw, 2011. – Longshaw, M. Diseases of crayfish: A review / M. Longshaw // J. of Invertebrate Pathology. – 2011. – Vol. 106. – P. 54–70.

Lowery, 1988. – Lowery, R. S. Growth, Moulting and Reproduction. Freshwater crayfish: biology, management and exploitation / R. S. Lowery; ed.: D. M. Holdich, R. S. Lowery. – London: Chapman and Hall, 1988. – P. 83–113.

Lozan, 2000. – Lozan, J. L. On the Threat to the European Crayfish: A Contribution with the Study of the Activity Behaviour of Four Crayfish Species (Decapoda: Astacidae) / J. L. Lozan // Limnologia. – 2000. – Vol. 30. – P. 156–161.

Lukowicz, 1999. – Lukowicz, M. Freshwater Crayfish in the Fishery Legislation of the Federal States (Bundeslander) of Germany / M. Lukowicz // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 890–898.

Lundlam, Magoulick, 2010. – Lundlam, J. P. Environmental conditions and biotic interactions influence ecosystem structure and function in a drying stream / J. P. Lundlam, D. D. Magoulick // Hydrobiologia. – 2010. – Vol. 644. – P. 127–137.

Machino, Holdich, 2006. – Machino, Y. Distribution of Crayfish in Europe and Adjacent Countries: Updates and Comments / Y. Machino, D. M. Holdich // Freshwater Crayfish. – 2006. – Vol. 15. – P. 292–323.

Mackeviciene *et al.*, 1999. – Reproduction of Noble Crayfish *Astacus astacus* in Semi-Intensive Culture / G. Mackeviciene [et al.] // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 462–470.

Malev *et al.*, 2010. – Genotoxic, physiological and immunological effect caused by temperature increase, air exposure or food deprivation in freshwater crayfish *Astacus leptodactylus* / O. Malev [et al.] // Comparative Biochemistry and Physiology, Part C. – 2010. – Vol. 152. – P. 433–443.

Mason, 1974. – Mason, J. C. Crayfish production in small woodland stream / J. C. Mason // Freshwater Crayfish. – 1974. – Vol. 2. – P. 449–479.

Matthews, Reynolds, Keating, 1993. – Matthews, M. A. Macrophyte reduction and benthic community alteration by the crayfish *Austrapotamobius pallipes* (Lereboullet) / M. A. Matthews, J. D. Reynolds, M. J. Keating // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 289–299.

Mazlum, 2007. – Mazlum, Y. Stocking density affects the growth, survival and cheliped injuries of third instars of narrow-clawed crayfish, *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) juveniles / Y. Mazlum // Crustaceana. – 2007. – Vol. 80. – P. 803–815.

McCarthy *et al.*, 2006. – Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities / J. M. McCarthy [et al.] // Freshwater Biology. – 2006. – Vol. 51. – P. 224–235.

McMahon, 1986. – McMahon, B. R. The adaptable crayfish: mechanisms of physiological adaptation / B. R. McMahon // Freshwater Crayfish. – 1986. – Vol. 6. – P. 59–74.

Meakin, Qin, Mair, 2008. – Meakin, C. A. Feeding behaviour, efficiency and food preference in jabbies *Cherax destructor* / C. A. Meakin, J. G. Qin, G. C. Mair // Hydrobiologia. – 2008. – Vol. 605. – P. 29–35.

Medar *et al.*, 2006. – Recent Trends in the Status of the Stock of the Noble Crayfish (*Astacus astacus*) in Estonia / K. Medar [et al.] // Freshwater Crayfish. – 2006. – Vol. 15. – P. 332–339.

Meyer, Gimpel, Brandl, 2007. – Meyer, K. M. Viability analysis of endangered crayfish populations / K. M. Meyer, K. Gimpel, R. Brandl // J. of Zoology. – 2007. – Vol. 273, is. 4. – P. 364–371.

Mirheydari *et al.*, 2013. – Egg Characteristics of the Narrow-Clawed Crayfish *Astacus leptodactylus* under Natural Conditions in Iran / S-M. Mirheydari [et al.] // World J. of Fish and Marine Sciences. – 2013. – Vol. 5 (3). – P. 296–301.

Momot, 1978. – Momot, W. T. Annual production and production biomass ratios of the crayfish *Orconectes virilis* in two northern Ontario lakes / W. T. Momot // Trans. Am. Fish. Soc. – 1978. – Vol. 107, № 6. – P. 776–784.

Momot, 1988. – Momot, W. T. *Orconectes* in North America and elsewhere / W. T. Momot // Freshwater crayfish: biology, management and exploitation / ed.: D. M. Holdich, R. S. Lowery. – London: Chapman and Hall, 1988. – P. 262–282.

Momot, 1991. – Momot, W. T. Potential for Exploitation of Freshwater Crayfish in Coolwater Systems: Management Guidelines and Issues / W. T. Momot // Fisheries. – 1991. – Vol. 16, № 5. – P. 14–21.

Momot, 1993. – Momot, W. T. The role of exploitation in altering the processes regulation crayfish populations / W. T. Momot // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 101–117.

Momot, 1995. – Momot, W. T. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems / W. T. Momot // Reviews in Fisheries Science. – 1995. – Vol. 3 (1). – P. 33–63.

Momot, Gowing, 1977. – Momot, W. T. Response of the Crayfish *Orconectes virilis* to Exploitation / W. T. Momot, H. Gowing // J. of the Fisheries Research Board of Canada. – 1977. – Vol. 34, № 8. – P. 1212–1219.

Momot, Hauta, 1990. – Momot, W. T. Effects of growth and mortality phenology on the cohort P/B of the crayfish, *Orconectes virilis* / W. T. Momot, P. L. Hauta // Freshwater Crayfish. – 1990. – № 8. – P. 265–275.

Momot, Romaine, 1983. – Momot, W. T. Use of a seine to detect stunted crayfish populations in ponds, a preliminary report / W. T. Momot, R. Romaine // Proceedings of the World Mariculture Society. – 1983. – № 13. – P. 384–390.

Moorhouse, Macdonald, 2011. – Moorhouse, T. P. Immigration rates of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in response to manual control measures / T. P. Moorhouse, D. W. Macdonald // Freshwater Biology. – 2011. – Vol. 56, is. 5. – P. 993–1001.

Morrissy, 1980. – Morrissy, N. M. Production of marron in Western Australian Wheatbelt farm dams. Western Australian Marine Research Laboratory / N. M. Morrissy // Fisheries Research Bulletin. – 1980. – Vol. 24. – P. 1–79.

Neveu, 1997. – Neveu, A. Compararaiso de la croissance des differentes especes d'ecrevisses presentes en France en region Bretagne / A. Neveu // L'Astaciculteur de France. – 1997. – № 5. – P. 71–80.

Nowicki et al., 2008. – Monitoring crayfish using a mark-recapture method: potentials, recommendations, and limitations / P. Nowicki [et al.] // Biodivers. Conserv. – 2008. – Vol. 17. – P. 3513–3530.

Nyström, 2002. – Nyström, P. Ecology / P. Nyström // Biology of Freshwater Crayfish / ed.: D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. – P. 192–235.

Nyström, 2005. – Nyström, P. Non-lethal predator effects on the performance of a native and an exotic crayfish species / P. Nyström // Freshwater Biology. – 2005. – Vol. 50. – P. 1938–1940.

Nyström, Perez, 1998. – Nyström, P. Crayfish predation on the common pond snail (*Lymnaea stagnalis*): the effect of habitat complexity and snail size on foraging efficiency / P. Nyström, R. Perez // Hydrobiologia. – 1998. – Vol. 368. – P. 201–208.

Nyström, Brönmark, Graneli, 1996. – Nyström, P. Patterns in benthic food webs: a role for omnivorous crayfish? / P. Nyström, Ch. Brönmark, W. Graneli // Freshwater Biology. – 1996. – Vol. 36, is. 3. – P. 631–646.

Nyström, Brönmark, Graneli, 1999. – Nyström, P. Influence of an exotic and a native crayfish species on a littoral benthic community / P. Nyström, Ch. Brönmark, W. Graneli // Oikos. – 1999. – Vol. 85. – P. 545–553.

Nyström et al., 2006. – Crayfish in lakes and streams: individual and population responses to predation, productivity and substratum availability / P. Nyström [et al.] // Freshwater Biology. – 2006. – Vol. 51. – P. 2096–2113.

O'Brien, 1995. – O'Brien, B. G. The natural diet of the freshwater crayfish *Cherax tenuimanus* (Smith, 1912) (Decapoda: Parastacidae) as determined by gut content analysis / B. G. O'Brien // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 140–150.

Oidtmann et al., 1999. – An Improved Isolation Method for the Cultivation of the Crayfish Plague Fungus, *Aphanomyces astaci* / B. Oidtmann [et al.] // Freshwater Crayfish. – 1999. – № 12. – P. 303–312.

Olsson, 2008. – Olsson, K. Dynamics of omnivorous crayfish in freshwater ecosystem / K. Olsson // Academic Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy. – Lund, 2008. – 30 p.

Olsson et al., 2008. – The influence of food quality and availability on trophic position, carbon signature, and growth rate of an omnivorous crayfish / K. Olsson [et al.] // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 2008. – Vol. 65. – P. 2293–2304.

Paaver, Hurt, 2009. – Paaver, T. Status and management of noble crayfish *Astacus astacus* in Estonia / T. Paaver, M. Hurt // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2009. – Vol. 394–395.

Paglianti, Gherardi, 2004. – Paglianti, A. Combined effects of temperature and diet on growth and survival of young-of-year crayfish: a comparison between indigenous and invasive species / A. Paglianti, F. Gherardi // J. of Crustacean Biology. – 2004. – Vol. 24, № 1. – P. 140–148.

Parkyn, Collier, 2002. – Parkyn, S. M. Differentiating the effects of diet and temperature on juvenile crayfish (*Paranephrops planifrons*) growth: Leaf detritus versus invertebrate food sources at two diurnally varying temperatures / S. M. Parkyn, K. J. Collier // Freshwater Crayfish. – 2002. – Vol. 13. – P. 371–382.

Parkyn, Collier, Hicks, 2001. – Parkyn, S. M. New Zealand stream crayfish: functional omnivores but trophic predators? / S. M. Parkyn, K. J. Collier, B. J. Hicks // Freshwater Biology. – 2001. – Vol. 46. – P. 641–652.

Pârvulescu et al., 2012. – Invasive crayfish and crayfish plague on the move: first detection of the plague agent *Aphanomyces astaci* in the Romanian Danube / L. Pârvulescu [et al.] // Diseases of Aquatic Organisms. – 2012. – Vol. 98. – P. 85–94.

Patullo, Baird, Macmillan, 2009. – Patullo, B. W. Altered aggression in different size groups of crayfish support a dynamic social behaviour model / B. W. Patullo, H. P. Baird, D. L. Macmillan // Applied Animal Behaviour Science. – 2009. – Vol. 120. – P. 231–237.

Peay, 2009. – Peay, S. Invasive non-indigenous crayfish species in Europe: Recommendations on managing them / S. Peay // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. – 2009. – Vol. 394–395.

Peay, Proud, Ward, 2006. – Peay, S. White-clawed crayfish in muddy habitats: monitoring the population in the River Ivel, Bedfordshire, UK. / S. Peay, A. Proud, D. Ward // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 1079–1094.

Perry, Feder, Lodge, 2001. – Perry, W. L. Implication of hybridization between introduced and resident *Orconectes* crayfish / W. L. Perry, J. L. Feder, D. M. Lodge // Conservation Biology. – 2001. – Vol. 15. – P. 1656–1666.

Perry, Lodge, Lamberti, 1997. – Perry, W. L. Impact of crayfish predation on exotic zebra mussels and native invertebrates in a lake-outlet stream / W. L. Perry, D. M. Lodge, G. A. Lamberti // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1997. – Vol. 54. – P. 120–125.

Petrusek et al., 2006. – Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Czech Republic. Past and present / A. Petrusek [et al.] // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 903–918.

Piwernetz, Balg, 1999. – Piwernetz, D. Growth experiments with *Astacus astacus* in a 6,000 m² pond previously used for extensive farming of carp / D. Piwernetz, J. Balg // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 535–539.

Pöckl, 1999. – Pöckl, M. Distribution of Crayfish Species in Austria with Special Reference to Introduced Species / M. Pöckl // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 733–750.

Pöckl, 1999a. – Pöckl, M. Freshwater Crayfish in the Legislation of Austria: Federal, National and International Laws / M. Pöckl // Freshwater Crayfish. – 1999a. – Vol. 12. – P. 899–914.

Policar, Simon, Kozak, 2004. – Policar, T. Egg incubation in the noble crayfish (*Astacus astacus* L.): the effect of controlled laboratory and outdoor ambient condition on hatching success, growth and survival rate of juveniles / T. Policar, V. Simon, P. Kozak // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2004. – Vol. 372–373. – P. 411–423.

Puky, Schad, 2006. – Puky, M. *Orconectes limosus* colonises new areas fast along the Danube in Hungary / M. Puky, P. Schad // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 919–926.

Puky, Reynolds, Schad, 2005. – Puky, M. Native and alien decapoda species in Hungary: distribution, status, conservation importance / M. Puky, J. D. Reynolds, P. Schad // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2005. – Vol. 376–377. – P. 553–568.

Rabeni, Gossett, McClendon, 1995. – Rabeni, C. F. Contribution of crayfish to benthic invertebrate production and trophic ecology of an Ozark stream / C. F. Rabeni, M. Gossett, D. D. McClendon // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 163–173.

- Rakauskas, Ruginis, Arbačiauskas, 2010. – Rakauskas, V. Expansion of the Spinycheek Crayfish, *Orconexntes limosus* (Rafinesque 1817), in the Nemunas River Basin, Lithuania / V. Rakauskas, T. Ruginis, K. Arbačiauskas // Freshwater Crayfish. – 2010. – Vol. 17. – P. 73–76.
- Ramalho, Correia, Anastacio, 2008. – Ramalho, R. O. Effects of density on growth and survival of juvenile red swamp crayfish, *Procambarus clarkia* (Girard), reared under laboratory conditions / R. O. Ramalho, A. M. Correia, P. M. Anastacio // Aquaculture Research. – 2008. – Vol. 39. – P. 577–586.
- Renai, Gherardi, D'Agaro, 2007. – Renai, B. Effects of ration size and temperature on moult increment and metabolic parameters of juvenile noble crayfish, *Astacus astacus* / B. Renai, F. Gherardi, E. D'Agaro // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2007. – Vol. 386. – P. 39–54.
- Renai et al., 2006. – Ecological characterization of stream in Tuscany (Italy) for the management of the threatened crayfish *Austropotamobius pallipes* complex / B. Renai [et al.] // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 1095–1114.
- Reynolds, 2002. – Reynolds, J. D. Growth and reproduction / J. D. Reynolds // Biology of Freshwater Crayfish / ed. D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. – P. 152–191.
- Reynolds, 2011. – Reynolds, J. D. A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced / J. D. Reynolds // Knowl. Managt. Aquatic Ecosist. – 2011. – Vol. 401.
- Reynolds, Matthews, 1997. – Reynolds, J. D. Successful reintroduction of crayfish to Irish lake / J. D. Reynolds, M. A. Matthews // Crayfish News. – 1997. – № 19. – P. 4–5.
- Reynolds, O'Keeffe, 2005. – Reynolds, J. D. Dietary patterns in stream- and Lake-dwelling populations of *Austropotamobius pallipes* / J. D. Reynolds, C. O'Keeffe // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2005. – Vol. 337–376. – P. 715–730.
- Rodriguez et al., 2005. – Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish / C. F. Rodriguez [et al.] // Biological Invasions. – 2005. – Vol. 7, № 1. – P. 75–85.
- Rognerud et al., 1989. – Water quality and effluents. Report from the workshop on crayfish culture 16–19 November 1987 / S. Rognerud [et al.]. – Trondheim, 1989. – P. 18–28.
- Sadykova et al., 2009. – Modelling crayfish population dynamics using catch data: A size-structured model / D. Sadykova [et al.] // Ecological Modelling. – 2009. – Vol. 220. – P. 2727–2733.
- Saez-Royuela et al., 2001. – Effects of shelter type and food supply frequency on survival and growth of stage-2 juvenile white-clawd crayfish (*Austropotamobius pallipes* Lereboullet) under laboratory conditions / M. Saez-Royuela [et al.] // Aquaculture International. – 2001. – Vol. 9. – P. 489–497.
- Saffran, Barton, 1993. – Saffran, K. A. Trophic ecology of *Orconectes propinquus* (Gerard) in Georgian Bay (Ontario, Canada) / K. A. Saffran, D. R. Barton // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 350–358.
- Savolainen, Westman, Pursiainen, 1996. – Savolainen, R. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture / R. Savolainen, K. Westman, M. Pursiainen // Freshwater Crayfish. – 1996. – Vol. 11. – P. 319–338.
- Scalici, Gherardi, 2007. – Scalici, M. Structure and dynamics of an invasive population of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkia*) in a Mediterranean wetland / M. Scalici, F. Gherardi // Hydrobiologia. – 2007. – Vol. 583. – P. 309–319.
- Scalici, Belluscio, Gibertini, 2008. – Scalici, M. Understanding population structure and dynamics in threatened crayfish / M. Scalici, A. Belluscio, G. Gibertini // J. of Zoology. – 2008. – Vol. 275. – P. 160–171.
- Scholtz, 2002. – Scholtz, G. Phylogeny and Evolution / G. Scholtz // Biology of Freshwater Crayfish / ed. D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. – P. 30–52.
- Schrimpf et al., 2012. – Crayfish plague pathogen detected in the Danube Delta – a potential threat to freshwater biodiversity in southeastern Europe / A. Schrimpf [et al.] // Aquatic Invasions. – 2012. – Vol. 7, is. 4. – P. 503–510.
- Schrimpf et al., 2014. – Phylogeography of noble crayfish (*Astacus astacus*) reveals multiple refugia / A. Schrimpf [et al.] // Freshwater Biology. – 2014. – Vol. 59. – P. 761–776.
- Schulz, Smietana, 2001. – Schulz, R. Occurrence of native and introduced crayfish in Northeastern Germany and Northwestern Poland / R. Schulz, P. Smietana // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2001. – Vol. 361. – P. 629–641.

- Schulz, Sypke, 1999. – Schulz, R. Freshwater Crayfish Populations *Asatcus astacus* L. in North-east Branderburg (Germany): Analysis of Genetic Structure Using RAPD- PCR / R. Schulz, J. Sypke // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 387–395.
- Schulz, Stucki, Souty-Grosset, 2002. – Schulz, R. Management: reintroductions and restocking / R. Schulz, T. Stucki, C. Souty-Grosset // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2002. – Vol. 367. – P. 917–922.
- Schulz et al., 2006. – Case Studies on the Co-occurrence of *Astacus astacus* (L.) and *Orconectes limosus* (Raf.): snapshots of a slow displacement / H. K. Schulz [et al.] // Freshwater Crayfish. – 2006. – Vol. 15. – P. 212–219.
- Schweng, 1973. – Schweng, E. *Orconectes limosus* in Deutschland. Insbesondere im Rheingebiet / E. Schweng // Freshwater Crayfish / ed. S. Abrahamsson. – Lund, 1973. – P. 79–87.
- Seiler, Turner, 2004. – Seiler, S. M. Growth and population size of crayfish in headwater streams: individual- and higher level consequence of acidification / S. M. Seiler, A. W. Turner // Freshwater Biology. – 2004. – Vol. 49. – P. 870–881.
- Sibley, Noel, 2002. – Sibley, P. Control and management of alien crayfish / P. Sibley, P. Noel // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2002. – Vol. 367. – P. 881–886.
- Skurdal, Qvenild, 1986. – Skurdal, J. Growth, maturity and fecundity of *Astacus astacus* in Lake Steinsgjorden, S. E. Norway / J. Skurdal, T. Qvenild // Freshwater Crayfish. – 1986. – Vol. 6. – P. 182–186.
- Skurdal, Taugbøl, 1994. – Skurdal, J. Do we need regulations for catching crayfish? / J. Skurdal, T. Taugbøl // Reviews in Fish Biology and Fisheries. – 1994. – Vol. 4. – P. 461–485.
- Skurdal, Taugbøl, 1994a. – Skurdal, J. Biology, culture and management of the noble crayfish *Astacus astacus* L. / J. Skurdal, T. Taugbøl // Dr. Philos. Thesis. – University of Oslo, 1994a. – 300 p.
- Skurdal, Taugbøl, 1995. – Skurdal, J. Riverine post-stocking movements of noble crayfish *Astacus astacus* / J. Skurdal, T. Taugbøl // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 183–193.
- Skurdal, Taugbøl, 2002. – Skurdal, J. *Astacus* / J. Skurdal, T. Taugbøl // Biology of Freshwater Crayfish / ed. D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. – P. 467–510.
- Skurdal, Garnas, Taugbøl, 2002. – Skurdal, J. Management strategies, yield and population development of the noble crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden / J. Skurdal, E. Garnas, T. Taugbøl // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2002. – Vol. 367. – P. 845–860.
- Skurdal, Qvenild, Taugbøl, 1992. – Skurdal, J. Mark-recapture experiments with noble crayfish (*Astacus astacus*) in Norwegian lake / J. Skurdal, T. Qvenild, T. Taugbøl // Aquaculture and Fisheries Management. – 1992. – Vol. 23. – P. 187–193.
- Skurdal et al., 1988. – Depth distribution, habitat segregation and feeding of the crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden, S. E. Norway / J. Skurdal [et al.] // Nordic J. of Freshwater Research. – 1988. – Vol. 64. – P. 113–119.
- Skurdal et al., 1993. – Long term study of exploitation, yield and stock structure of noble crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinfjorden, S. E. Norway / J. Skurdal [et al.] // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 118–133.
- Skurdal et al., 1999. – Crayfish introductions in the Nordic and Baltic countries / J. Skurdal [et al.] // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 193–219.
- Skurdal et al., 2011. – Fluctuating fecundity parameters and reproductive investment in crayfish: driven by climate or chaos? / J. Skurdal [et al.] // Freshwater Biology. – 2011. – Vol. 56. – P. 335–341.
- Smietana, Krzymosz, 2006. – Smietana, P. Determination of the rate of growth of *Pacifastacus leniusculus* in Lake Pobledzie, using polymodal length-frequency distribution analysis / P. Smietana, T. Krzymosz // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 1229–1243.
- Smietana, Krzymosz, Sruzynski, 2004. – Smietana, P. Review of the national restocking programme: Active protection of native crayfish in Poland 1999–2001 / P. Smietana, T. Krzymosz, W. Sruzynski // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2004. – Vol. 372–373. – P. 289–299.
- Smith, 1981. – Smith, D. Life history parameters of the crayfish *Orcoectes limosus* (Raf.) in southern New England / D. Smith // Ohio J. of Science. – 1981. – Vol. 81. – P. 169–172.
- Sokolsky et al., 1999. – Influence of sea level fluctuations on wild crayfish populations in the Caspian Sea / A. Sokolsky [et al.] // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 655–664.

Souty-Grosset, Reynolds, 2009. – Souty-Grosset, C. Current ideas on methodological approaches in Europe crayfish conservation and restocking procedures / C. Souty-Grosset, J. D. Reynolds // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystem. – 2009. – Vol. 394–395.

Souty-Grosset, Grandjean, Gouin, 2004. – Souty-Grosset, C. Conservation and Management of Native Crayfish Populations / C. Souty-Grosset, F. Grandjean, N. Gouin // Freshwater Crayfish. – 2004. – Vol. 14. – P. 1–20.

Souty-Grosset et al., 2006. – Atlas of crayfish in Europe. Museum national d'Histoire naturelle / C. Souty-Grosset [et al.]. – Paris, 2006. – 187 p.

Starobogatov, 1995. – Starobogatov, Ya. I. Taxonomy and geographical distribution of crayfish of Asia and East Europe (Crustacea Decapoda Astacidea) / Ya. I. Starobogatov // Arthrooda Selecta. – 1995. – № 4 (3) – P. 3–25.

Struzynski, 2000. – Struzynski, W. The program for restocking noble crayfish (*Asracus astacus* L.) in middle-east Poland / W. Struzynski // Freshwater Crayfish. – 2000. – Vol. 3. – P. 175–179.

Struzynski, Krzywosz, 2002. – Struzynski, W. The noble crayfish (*Astacus astacus* L.) in Poland – past, the present and perspectives / W. Struzynski, T. Krzywosz // Annot. Warsaw. Agricult. Univ. – SGGW, Anim. Sci. – 2002. – Vol. 39. – P. 63–69.

Struzynski, Kulesh, Alechnovich, 2001. – Struzynski, W. The occurrence and habitat of the noble crayfish (*Astacus astacus* L.) and the narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus* Esch.) in freshwater of Belarus and Poland / W. Struzynski, V. Kulesh, A. Alechnovich // Annot. Warsaw. Agricult. Univ. – SGGW Anim. Sci. – 2001. – № 1. – P. 27–31.

Stucki, 1999. – Stucki, T. P. Life Cycle and Life History of *Astacus leptodactylus* in Chatzensee Pond (Zurich) and Lake Ageri, Switzarland / T. P. Stucki // Freshwater Crayfish. – 1999. – Vol. 12. – P. 430–448.

Svardson, 1972. – Svardson, G. The predatory impact of eel (*Anquilla anguilla* L.) on populations of crayfish (*Astacus astacus* L.) / G. Svardson // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. – 1972. – Vol. 52. – P. 149–191.

Svensson, 1993. – Svensson, M. Predation by perch, *Perca fluviatilis* (L.), and roach, *Rutilus rutilus* (L.), on juvenile noble crayfish, *Astacus astacus* (L.), in pond experiments / M. Svensson // Freshwater Crayfish. – 1993. – Vol. 9. – P. 333–344.

Svensson, Gydemo, 1996. – Svensson, M. Mating capacity in male noble crayfish, *Astacus astacus*, under laboratory conditions / M. Svensson, R. Gydemo // Freshwater Crayfish. – 1996. – Vol. 11. – P. 311–318.

Taugbøl, 2004. – Taugbøl, T. Exploitation is a prerequisite for conservation of *Astacus astacus* / T. Taugbøl // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2004. – Vol. 372–373. – P. 275–279.

Taugbøl, Skurdal, 1992. – Taugbøl, T. Growth, mortality and moulting rate of noble crayfish, *Astacus astacus* L., juvenile in aquaculture experiments / T. Taugbøl, J. Skurdal // Aquaculture and Fisheries Management. – 1992. – Vol. 23. – P. 411–420.

Taugbøl, Skurdal, 1999. – Taugbøl, T. The future of native crayfish in Europe – How to make the best of a bad situation? / T. Taugbøl, J. Skurdal // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 271–279.

Taugbøl, Skurdal, Fjeld, 1988. – Taugbøl, T. Maturity and fecundity of *Astacus astacus* females in Norway / T. Taugbøl, J. Skurdal, E. Fjeld // Pap. from the 7th Symposium of the IAA / Musee Zoologique Contonal CH-1000. – Lausanne, Switzerland. – Freshwater Crayfish. – 1988. – Vol. 7. – P. 107–114.

Taugbøl, Skurdal, Hastein, 1992. – Taugbøl, T. Crayfish plague and management strategies in Norway / T. Taugbøl, J. Skurdal, T. Hastein // Biological Conservation. – 1992. – Vol. 63. – P. 75–82.

Taylor, 2002. – Taylor, C. A. Taxonomy and Conservation of Native Crayfish Stocks / C. A. Taylor // Biology of Freshwater Crayfish / ed. D. M. Holdich. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 2002. – P. 236–257.

Tcherkashina, 1977. – Tcherkashina, N. Ya. Survival, growth, and feeding dynamics of juvenile crayfish (*Astacus leptodactylus cubanicus*) in ponds and the River Don / N. Ya. Tcherkashina // Freshwater Crayfish. – 1977. – Vol. 3. – P. 95–100.

Tulonen, Erkamo, Kirjavainen, 1995. – Tulonen, J. Growth rate, survival and reproduction of noble crayfish (*Astacus astacus* (L.) and signal (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)) under similar rearing conditions / J. Tulonen, E. Erkamo, J. Kirjavainen // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 623–629.

Turvey, Merrick, 1997. – Turvey, P. Moults increments and frequency in the freshwater crayfish, *Euastacus spinifer* (Decapoda: Parastacidae), from the Sydney region, Australia / P. Turvey, J. R. Merrick // Proceedings of The Linnean Society of New South Wales. – 1997. – Vol. 118. – P. 187–204.

Ulikowski, Krzywosz, 2004. – Ulikowski, D. The impact of photoperiod and stocking density on the growth and survival of narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus* Esh.) larvae / D. Ulikowski, T. Krzywosz // Arch. Pol. Fish. – 2004. – Vol. 12, fasc. 1. – P. 81–86.

Ulikowski, Krzywosz, 2006. – Ulikowski, D. Impact of food supply frequency and the number of shelters on the growth and survival of juvenile narrow-clawed crayfish *Astacus leptodactylus* (Esch.) / D. Ulikowski, T. Krzywosz // Arch. Pol. Fish. – 2006. – Vol. 14, fasc. 2. – P. 225–241.

Ulikowski, Krzywosz, Smietana, 2006. – Ulikowski, D. A comparison of survival and growth in juvenile *Astacus leptodactylus* (Esch.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana) under controlled conditions / D. Ulikowski, T. Krzywosz, P. Smietana // Bull. Fr. Peche Piscic. – 2006. – Vol. 380–381. – P. 1245–1253.

Usio, Townsend, 2001. – Usio, N. The significance of the crayfish *Paranephrops zealandicus* as shredders in a New Zealand headwater stream / N. Usio, C. Townsend // J. of Crustacean Biology. – 2001. – Vol. 21 (2). – P. 354–359.

Vasileva, Zaikov, Hubenova, 2006. – Vasileva, P. Investigation on Reproductive Potential in Male Narrow-Clawed Crayfish *Astacus leptodactylus* Esch / P. Vasileva, A. Zaikov, T. Hubenova // Bulgarian J. of Agricultural Science. – 2006. – Vol. 12. – P. 208–217.

Verhoef et al., 1998. – Effect of temperature on molt increment and intermolt period of a juvenile Australian fresh-water crayfish *Cherax destructor* / G. D. Verhoef [et al.] // J. Crustacean Biology. – 1998. – Vol. 18 (4). – P. 673–679.

Vey, 1977. – Vey, A. Studies on the pathology of crayfish under rearing conditions / A. Vey // Freshwater Crayfish. – 1977. – Vol. 3. – P. 311–320.

Vey, Söderhäll, Ajaxon, 1983. – Vey, A. Susceptibility of *Orconectes limosus* Raff. to crayfish plague / A. Vey, K. Söderhäll, R. Ajaxon // Freshwater Crayfish. – 1983. – Vol. 5. – P. 192–291.

Vlach, Svobodová, Fischer, 2012. – Vlach, P. Stone crayfish in the Czech Republic: how does its population density depend on basic chemical and physical properties of water? / P. Vlach, J. Svobodová, D. Fischer // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2012. – Vol. 407.

Vogt, 1999. – Vogt, G. Diseases of European freshwater crayfish, with particular emphasis on interspecific transmission of pathogens / G. Vogt // Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation? / ed.: F. Gherardi, D. M. Holdich. – Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. – P. 87–103.

Vrålstad et al., 2009. – Quantitative TaqMan® MGB real-time polymerase chain reaction based assay for detection of the causative agent of crayfish plague *Aphanomyces astaci* / T. Vrålstad [et al.] // Veterinary Microbiology. – 2009. – Vol. 137. – P. 146–155.

Warner, 1997. – Warner, G. F. Factors affecting the selection of pond snail prey by signal crayfish / G. F. Warner // Freshwater Crayfish. – 1997. – Vol. 11. – P. 194–202.

Warner, Wood, Orr-Ewing, 1995. – Warner, G. F. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) feeding on pond snails: optimal foraging? / G. F. Warner, J. C. Wood, R. H. Orr-Ewing // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 8. – P. 352–359.

Westman, 1973. – Westman, K. The population of the crayfish *Astacus astacus* L. in Finland and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana / K. Westman // Freshwater Crayfish. – 1973. – Vol. 1. – P. 41–55.

Westman, 1995. – Westman, K. Introduction of alien in the development of crayfish fisheries; experience with signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)) in Finland and the impact on the native noble crayfish (*Astacus astacus* (L.)) / K. Westman // Freshwater Crayfish. – 1995. – Vol. 10. – P. 1–17.

Westman, Pursiainen, 1982. – Westman, K. Size structure of crayfish (*Astacus astacus*) population on different habitats in Finland / K. Westman, M. Pursiainen // *Hydrobiologia.* – 1982. – Vol. 86, № 1–2. – P. 62–67.

Westman, Savolainen, 2001. – Westman, K. Long term study of competition between two co-occurring crayfish species, the native *Astacus astacus* L. and the introduced *Pacifastacus leniusculus* Dana, in a Finnish lake / K. Westman, R. Savolainen // *Bull. Fr. Peche Piscic.* – 2001. – Vol. 361. – P. 613–627.

Westman, Savolainen, Julkunen, 2002. – Westman, K. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in small, enclosed Finnish lake: a 30-year study / K. Westman, R. Savolainen, M. Julkunen // *Ecography.* – 2002. – Vol. 25. – P. 53–73.

Westman, Savolainen, Pursiainen, 1993. – Westman, K. A comparative study on the reproduction of the noble crayfish, *Asatcus astacus* (L.), and the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in a small forest lake in southern Finland / K. Westman, R. Savolainen, M. Pursiainen // *Freshwater Crayfish.* – 1993. – Vol. 9. – P. 466–476.

Whitledge, Rabeni, 1997. – Whitledge, G. W. Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream: insights from stable isotopes and gut analysis / G. W. Whitledge, C. F. Rabeni // *Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences.* – 1997. – Vol. 54. – P. 2555–2563.

Zimmerman, 2012. – Zimmerman, J. K. Noble crayfish (*Astacus astacus*) in a changing world – implications for management / J. K. Zimmerman // *Doctor Thesis. Mid Sweden University.* – Sundvall, 2012. – 40 p.

Zuther et al., 2005. – Development of a habitat suitability index for the noble crayfish *Astacus astacus* using fuzzy modeling / S. Zuther [et al.] // *Bull. Fr. Peche Piscic.* – 2005. – Vol. 376–377. – P. 731–742.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. Методы исследований	6
1.1. Лов раков	6
1.2. Определение численности раков	10
1.2.1. Последовательность действий по оценке распределения раков	11
1.2.2. Выделение однотипных биотопов	12
1.2.3. Установка раколовов	12
1.2.4. Оценка полезной для раков площади водоема	13
1.2.5. Определение общей численности раков в водоеме	13
1.2.6. Определение плотности	13
1.2.7. Оценка промыслового запаса популяции	17
1.3. Определение возраста раков	17
1.4. Оценка параметров роста раков	19
1.5. Оценка плодовитости раков	20
1.6. Определение длительности развития яиц в зависимости от температуры	20
1.7. Определение продукции популяции	21
1.8. Оценка смертности промысловой части популяции	22
Глава 2. Общая характеристика речных раков	23
2.1. Таксономическая структура и видовой состав речных раков Беларуси	28
2.2. Общая характеристика широкопалого рака <i>Astacus astacus</i> (Linnaeus, 1758)	29
2.3. Общая характеристика длиннопалого рака <i>Astacus leptodactylus</i> (Eschscholtz, 1823)	31
2.4. Полосатый рак <i>Orconectes limosus</i> (Rafinesque, 1817)	34
Глава 3. Анализ факторов среды, определяющих численность раков	40
3.1. Абиотические факторы	40
3.2. Биотические факторы	44
3.3. Анализ влияния факторов среды на распространение и численность длиннопалого рака	46
Глава 4. Распространение речных раков в водоемах Беларуси	54
4.1. Краткая характеристика водоемов и водотоков Беларуси	54
4.2. Распространение широкопалого рака	56
4.3. Распространение длиннопалого рака	81

4.3.1. Закономерности в размерной структуре популяций длиннопалого рака водоемов Беларуси	97
4.3.2. Размерная структура популяций длиннопалого рака водоемов Беларуси и Армении	102
4.4. Распространение и численность полосатого рака	107
Глава 5. Продолжительность жизни, рост и размножение раков Беларуси	114
5.1. Возраст и рост широкопалого рака	115
5.2. Половое созревание и размножение широкопалого рака	120
5.2.1. Половое созревание	120
5.2.2. Размножение	121
5.2.3. Длительность развития яиц	122
5.2.4. Плодовитость	125
5.3. Возраст и рост длиннопалого рака	128
5.3.1. Возраст и рост длиннопалого рака оз. Соминское	133
5.3.2. Частота линек и межлиночный рост	138
5.3.3. Параметры уравнений группового роста в популяциях длиннопалого рака	145
5.3.4. Половое созревание и размножение	155
5.3.5. Длительность развития яиц	160
5.3.6. Плодовитость	162
5.4. Продолжительность жизни, рост и размножение полосатого рака	170
5.4.1. Возраст и рост	170
5.4.2. Половое созревание и размножение	171
5.5. Плодовитость	172
5.6. Сравнение биологических параметров речных раков Беларуси	173
Глава 6. Особенности питания, значение растительной и животной пищи в рационе речных раков, предельная плотность	178
6.1. Пищедобывающий и пищевобрабатывающий аппарат	182
6.2. Состав пищи	184
6.3. Общие закономерности питания	198
6.4. Предельная плотность популяций речных раков	200
Глава 7. Продукция и смертность особей облавливаемой части популяций длиннопалого рака водоемов Беларуси	212
7.1. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака оз. Олтуш	212
7.2. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака Светлогорского водохранилища	217
7.3. Продукция промысловой части популяции длиннопалого рака оз. Волчин	220
7.4. Закономерности продуцирования органического вещества популяциями длиннопалого рака в разнотипных водоемах Беларуси	222
7.5. Оценка смертности промысловой части популяции длиннопалого рака	227
7.6. Оценка общего допустимого вылова речных раков	236
Глава 8. Управление популяциями речных раков Беларуси	241
8.1. Промысел раков в Беларуси	241
8.2. Соотношение полов в уловах в течение вегетационного периода	246
8.3. Динамика суточных уловов в течение вегетационного периода	248

8.4. Предложения по охране и увеличению численности раков	250
8.4.1. Охрана редких исчезающих видов раков	253
8.4.2. Пути и способы реинтродукции раков как основного способа увеличения численности	258
8.5. Мероприятия по управлению численностью чужеродных инвазивных видов раков	270
Заключение	275
Литература	277

Научное издание

Алехнович Анатолий Васильевич

РЕЧНЫЕ РАКИ БЕЛАРУСИ В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ

**Распространение, динамика численности,
производственно-промышленный потенциал**

Редактор *О. А. Рахуба*

Художественный редактор *И. Т. Мохнач*

Технический редактор *О. А. Толстая*

Компьютерная верстка *О. Л. Смольской*

Подписано в печать 18.03.2016. Формат 70×100 ¹/₁₆. Бумага офсетная. Печать цифровая.

Усл. печ. л. 24,7. Уч.-изд. л. 19,1. Тираж 120 экз. Заказ 61.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом «Беларуская навука».
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя
печатных изданий № 1/18 от 02.08.2013. Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск.