

УДК 595.384.16:591.134

ПАРАМЕТРЫ УРАВНЕНИЙ ГРУППОВОГО РОСТА В ПОПУЛЯЦИЯХ ШИРОКОПАЛОГО РАКА *ASTACUS ASTACUS*

А. В. АЛЕХНОВИЧ¹

¹Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр
Национальной академии наук по биоресурсам», ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь

Проанализирована размерная и возрастная структура популяций широкопалого рака. Рост раков описан уравнениями Бергаланфи вида $L_t = L_\infty(1 - e^{-kt})$. Значения асимптотической длины L_∞ в рассматриваемых местообитаниях популяций широкопалого рака колеблются 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 из рассматриваемых нами водоемов варьирует в относительно небольших пределах: 0,0983–0,2822 года⁻¹. Между L_∞ и k отмечается достоверная обратная зависимость – 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 для всех рассматриваемых мест обитания, рассчитанные по исходным значениям длины особей и соответствующего им возраста, составили: $L_\infty = 15,44$ см, $k = 0,2645$ года⁻¹. Согласно полевым наблюдениям максимальная продолжительность жизни особей – 8 лет. Эта же величина, рассчитанная на основе теоретических представлений о взаимосвязи роста и продолжительности жизни, равна 9,2 года.

Ключевые слова: широкопалый рак; размерно-возрастная структура; параметры роста Бергаланфи.

PARAMETERS OF GROUP GROWTH EQUATION OF NOBLE CRAYFISH *ASTACUS ASTACUS*

A. V. ALEKHNOVICH^a

^aScientific and Practical Center for Bioresources of National Academy of Sciences of Belarus,
Akademicheskaja street, 27, 220072, Minsk, Republic of Belarus

Образец цитирования:

Алехнович А. В. Параметры уравнений группового роста в популяциях широкопалого рака *Astacus astacus*// Вестн. БГУ. Сер. 2, Химия. Биология. География. 2016. № 1. С. 20–25.

For citation:

Alekhnovich A. V. Parameters of group growth equation of noble crayfish *Astacus astacus*. *Vestnik BGU. Ser. 2, Khimiya. Biol. Geogr.* 2016. No. 1. P. 20–25 (in Russ.).

Автор:

Анатолий Васильевич Алехнович – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории гидробиологии.

Author:

Anatoli Alekhnovich, doctor of biology; leading researcher at the laboratory of hydrobiology.
alekhnovichav@gmail.com

Size and age structure of noble crayfish was analyzed. Growth of crayfish is described by Bertalanfy equations like $L_t = L_\infty (1 - e^{-kt})$. The values of the asymptotic length L_∞ in the observed habitats of noble crayfish vary from 14,60 cm in Zerouka (Morocco) to 27,59 cm in Estonian waters. No patterns in L_∞ changes were found. The constant of growth k from the observed reservoirs varies in a relatively small range – 0,0983–0,2822 year⁻¹. There is an inverse relationship between L_∞ and k – the fastest rate at which individuals reach asymptotic length in a population of noble crayfish corresponds with the minimum L_∞ . The average values of the asymptotic length $L_\infty = 15,44$ cm and constant of growth $k = 0,2645$ year⁻¹ for all examined habitats were calculated from the original values of length of individuals and their corresponding age. According to field observations, the maximum life span of individuals is 8 years. The same value was calculated on the basis of theoretical ideas about the relationship of growth and life expectancy (9,2 years).

Key words: noble crayfish; size and age structure; Bertalanfy growth parameters.

Более 2 тыс. лет широкопалый рак *Astacus astacus* L. в Европе был объектом промысла, имел высокую численность и широкое распространение [1, 2].

На Европейском континенте в конце XIX в. в результате случайной перевозки с балластовыми водами патогенного инфекционного заболевания раков – рачьей чумы *Aphanomyces astaci* – численность всех аборигенных видов раков, в том числе и широкопалого, значительно снизилась [3, 4].

К уже существующим неблагоприятным факторам среды обитания раков в XX в. добавляются новые, сопутствующие активной хозяйственной деятельности человека: загрязнения и разрушения мест обитания раков, интенсивный их лов, вселение американских чужеродных видов раков. Все это привело к многократному снижению численности аборигенных видов раков Европы и исчезновению многих популяций [4].

В настоящее время широкопалый рак включен в Красную книгу Республики Беларусь (III категория охраны) и имеет высокий международный природоохранный статус – внесен в Красный список Международного союза охраны природы (МСОП) (угрожаемый вид A2ad ver 3.1), в приложение III Бернской конвенции и приложение 5 Директивы ЕС по видам и местам обитания [5].

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.

Проведение мероприятий по охране широкопалого рака обязательно требует знаний по росту и размерно-возрастной структуре популяций. Проблема изучения роста у речных раков сложна тем, что у них нет регистрирующих возраст структур, он определяется методами, основанными на вероятностно-статистических оценках [6], путем анализа гистограмм размерного состава популяции. В силу того что новое поколение появляется в сжатые сроки, на гистограммах частотно-размерного состава популяции историю отдельного поколения можно проследить по смещению пиков размерных групп. Далее отдельные размерные группы идентифицируются как возрастные [7]. Однако из-за высокой разнокачественности роста раков на гистограммах происходит перекрывание размерно-возрастных групп особей смежных возрастов. Трудности выделения отдельных возрастных групп отчасти преодолеваются путем применения вероятностно-статистических методов оценки, в основе которых лежит допущение, что в пределах каждой возрастной группы размеры особей ранжированы согласно закону нормального распределения. На графике полимодального частотно-размерного распределения отдельные возрастные группы располагаются вдоль прямой линии. Общее число отрезков прямых будет соответствовать количеству возрастных групп [7].

Но на полимодальных кривых не всегда с абсолютной уверенностью можно выделить отдельные прямые отрезки, в силу этих причин возраст может быть определен с некоторой погрешностью, тем не менее накоплен достаточно большой материал, который был проанализирован.

В работе обобщены литературные и собственные данные по возрастной структуре популяций и на основе уравнения Берталанфи проведено сравнение параметров группового роста широкопалого рака разных мест обитания.

Объекты и методы исследования

Для описания группового линейного роста длиннопалого рака использовали уравнения Берталанфи вида

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

где L – общая длина рака, см; t – возраст, лет; L_∞ , k – коэффициенты уравнения.

В рекуррентной форме данное уравнение имеет линейный вид

$$L_{t+1} = a + bL_t.$$

Коэффициенты линейного уравнения оценивали с использованием пакета программ Statistica 6. Параметры уравнения Берталанфи определяли как $b = e^{-k}$, $L_\infty = a / (1 - e^{-k})$ [7, 8].

Результаты исследований и их обсуждение

Литературные и собственные данные по размерно-возрастной структуре популяций широкопалого рака из разных мест обитания, на основе которых можно рассчитать параметры уравнения Бергаланфи, объединены в табл. 1. Поскольку средние размеры самцов и самок отдельных возрастных групп различаются незначительно, а методы выделения возрастов не свободны от ошибок, средние значения длины особей приводятся без учета пола.

Таблица 1

Средняя длина тела (см) в зависимости от возраста широкопалого рака из разных мест обитания

Район исследований	Возраст, лет								Автор
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Тверская обл., Россия	4,0	6,0	8,0	9,8	11,1	–	–	–	[9]
Литва	3,6	6,1	7,7	9,1	10,9	11,9	–	–	[10]
Витебская обл., Беларусь	–	6,3	7,5	8,9	10,5	11,9	13,5	14,3	Собственные данные
Минская обл., Беларусь	–	6,1	8,3	9,9	11,2	12,2	–	–	Собственные данные
Западно-Поморское воеводство, Польша	3,9	6,2	8,3	9,8	11,0	–	–	–	Dröscher, 1906, цит. по [10]
Земля Баден-Вюртемберг, Германия	4,0	6,2	8,4	9,6	11,1	12,3	–	–	Smolian, 1920, цит. по [10]
Эстония	3,7	5,8	8,1	9,8	–	–	–	–	[11]
Атласские горы, Марокко	–	5,9	8,1	9,6	10,8	11,8	–	–	[12]
Средние значения \pm s. d.	3,84 \pm 0,18	6,08 \pm 0,17	8,01 \pm 0,31	9,56 \pm 0,37	10,94 \pm 0,24	12,02 \pm 0,22	13,5	14,3	–

В табл. 1 представлены данные по росту широкопалого рака в течение 4 лет и более в естественных местах обитания. В литературе достаточно много сведений о росте широкопалого рака в прудах, начиная с ювенильных особей и до возраста 3+, которые показывают, что на рост раков огромное влияние оказывают условия обитания и генетические ростовые потенции. Например, в пруду в Баварии (Германия) средняя масса особи в конце второго вегетационного сезона в возрасте 1+ составила 13,6 г (60–80 мм); 2+ – 47,6; 3+ – 95,2 г [13]. Во Франции в возрасте 22 мес. 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 [14]. В северной Баварии в апреле 1995 г. было запущено в пруд 7000 особей широкопалого рака средней длиной 25 мм и массой 0,5 г (плотность посадки – 0,23 особи/м²). В возрасте 1+ самцы имели размер 64,2 мм и массу 10,3 г, самки – 71,4 мм и 12,6 г. В возрасте 2+ самцы достигали 110,6 мм и 61,35 г, самки – 101,3 мм и 41,1 г соответственно. В возрасте 2+ 113 самцов имели среднюю массу 101,5 г [15]. В благоприятных условиях обитания раки в возрасте 3+ могут достигать длины 95 мм (Gudemo, 1989; Taugbøl, 1991, цит. по [16]). В обобщении [2] приводятся такие данные по росту широкопалого рака: 0+ – 15–23 мм, 1+ – 25–48, 2+ – 50–70, 3+ – 60–80 мм. Возраст одинаковых по длине особей вне зависимости от мест обитания вполне сопоставим.

Представленные в табл. 1 данные послужили основой для оценки параметров уравнений роста Бергаланфи. Предварительный анализ длины раков в возрасте L_{t+1} в зависимости от L_t хорошо ложится вдоль прямой, угол наклона которой значим для всех рассматриваемых в табл. 1 местообитаний. Параметры линейных уравнений вида $L_{t+1} = a + bL_t$ позволили определить L_∞ и k (см. методику) и описать рост широкопалого рака уравнением Бергаланфи вида $L_t = L_\infty(1 - e^{-kt})$ (табл. 2). Коэффициенты корреляции между переменными (L_t и L_{t+1}) во всех рассматриваемых случаях изменялись от 0,92 до 0,96 и были высокодостоверны (уровень значимости p всегда был выше 0,01). Например, для широкопалого рака водоемов Литвы $r = 0,99$; $p = 0,0008$.

Параметры уравнений группового линейного роста широкопалого рака из разных мест обитания

Местообитание	L_{∞} , мм	k , год ⁻¹
Тверская обл., Россия	221,1	0,1245
Литва	173,6	0,1839
Витебская обл., Беларусь	204,1	0,1423
Минская обл., Беларусь	154,4	0,2645
Западно-Поморское воеводство, Польша	161,5	0,2169
Земля Баден-Вюртемберг, Германия	183,1	0,1729
Эстония	275,9	0,0983
Атласские горы, Марокко	146,0	0,2822
Средние значения по всем исходным данным	154,4	0,2645

Точность оценки параметров уравнений группового линейного роста в числе прочего зависит от количества рассматриваемых размерно-возрастных групп: чем их меньше, тем больше вероятность получения ошибочных значений, поэтому в табл. 2 обработаны данные четырех возрастных групп и более.

Значение асимптотической длины L_{∞} в рассматриваемых местообитаниях популяций широкопалого рака меняется от 146,0 мм в водохранилище Зероука до 275,9 мм в водоемах Эстонии. Каких-либо закономерностей в изменениях L_{∞} не обнаружено.

Константа роста k определяет, как быстро вид достигает L_{∞} , у широкопалого рака из рассматриваемых нами водоемов она варьирует в относительно небольших пределах: 0,0983–0,2822 года⁻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 исходным значениям длины особей и соответствующего им возраста в совокупности для всех рассматриваемых мест обитания (см. табл. 1). Если определять L_{∞} и k как среднее арифметическое, то сумма всех значений, деленная на их количество, составит: $L_{\infty} = 19,0 \pm 4,29$ и $k = -0,1857 \pm 0,0654$. Однако такой способ определения средних значений менее точен.

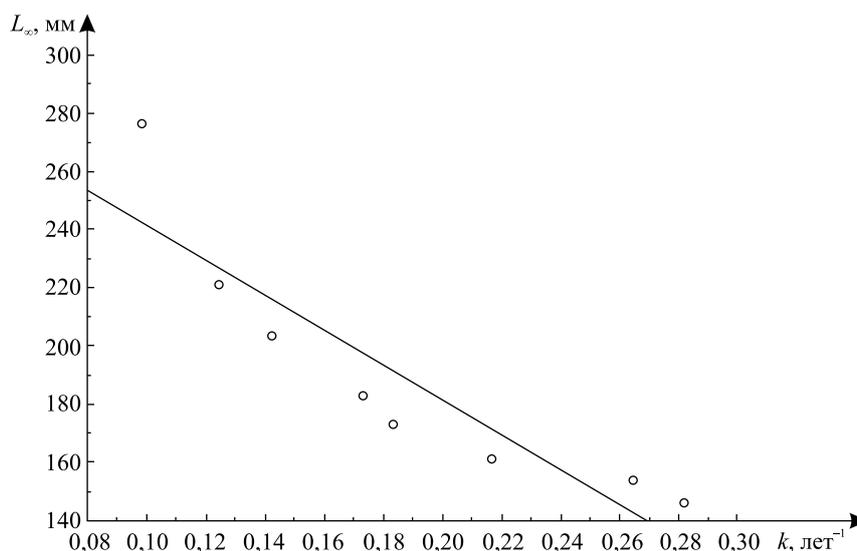
Полученные значения k и L_{∞} в зависимости от мест обитания меняются незакономерно и зависят от многих факторов в конкретных местах обитания. Это температура, трофический статус водоема, уровень загрязнения, плотность, промысловый пресс и т. д., что определяет уникальность мест обитания отдельных популяций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

Уравнение зависимости L_{∞} от k имеет вид

$$L_{\infty} = 30,0678 - 59,6244 \cdot k; r = -0,9090; p = 0,0018.$$

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

Принимается [17], что максимальная длина особей, отмеченных в уловах, $L_{\max} = 0,95 L_{\infty}$. Данных по максимальной длине пойманных раков немного. Для водоемов Литвы [18] максимальная длина отловленных особей не превышала 140 мм. В наших уловах в водоемах Белорусского Поозерья максимальная длина особей была 143 мм. В обобщающей сводке [2] максимальная длина самцов широкопалого рака указана 180, самок – 150 мм. Авторы также отмечают, что особи длиной свыше 150 мм встречаются редко, 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 составляет больше 200 мм (см. табл. 2).



Связь константы роста (k) с асимптотической длиной (L_{∞}) у широкопалого рака в уравнениях Берталанфи

Вычислим максимальную продолжительность жизни (t_{\max}), исходя из теоретических представлений о взаимосвязи роста и продолжительности жизни [7, 19]: $t_{\max} = [\ln L_{\infty} - \ln(L_{\infty} - L_{\max})] / k$. Средние значения L_{∞} и k возьмем из табл. 2, максимальное значение длины раков, наблюдаемых в выборке, примем равным 14,3 см (L_{\max}). Максимальная продолжительность жизни широкопалого рака составит 9,2 года.

Необходимо отметить достаточно большое расхождение получаемых значений L_{∞} и k на основании одних и тех же данных, но оцененных с применением разных методов. Так, в работе [17] с использованием метода нелинейного регрессионного анализа по данным Я. М. Цукерзиса [18] рассчитана константа роста широкопалого рака, которая равна 0,23, и асимптотическая длина определена в 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 Зерука в работе [12]: $k = 0,74$ и $0,90$ года⁻¹; $L_{\infty} = 141$ и 187 мм для самок и самцов соответственно. Очевидно, следует учитывать метод, используемый для определения параметров уравнения Берталанфи, и сравнения проводить только для данных, полученных одним методом.

Таким образом, максимальную продолжительность жизни особей широкопалого рака можно принять равной 9 годам, средние значения параметров уравнения Берталанфи для линейного роста составили: $L_{\infty} = 154,4$ мм, $k = 0,2645$ года⁻¹.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК (REFERENCES)

1. Cukerzis J. M. *Astacus astacus* in Europe // Freshw. Crayfish: Biol., Manag. Exploitation. London, 1988. P. 309–340 [Cukerzis J. M. *Astacus astacus* in Europe. *Freshw. Crayfish: Biol., Manag. Exploitation*. London, 1988. P. 309–340 (in Engl.)].
2. Skurdal J., Taugbøl T. *Astacus* // Biol. Freshw. Crayfish. Oxford, 2002. P. 467–510 [Skurdal J., Taugbøl T. *Astacus*. *Biol. Freshw. Crayfish*. Oxford, 2002. P. 467–510 (in Engl.)].
3. Evans L. H., Edgerton B. F. Pathogens, parasites and commensals // Biol. Freshw. Crayfish. Oxford, 2002. P. 377–438 [Evans L. H., Edgerton B. F. Pathogens, parasites and commensals. *Biol. Freshw. Crayfish*. Oxford, 2002. P. 377–438 (in Engl.)].
4. Edgerton B. F., Henttonen P., Jussila J., Mannonen A., Paasonen P., Taugbøl T., Edsman L., Souty-Grosset C. Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish // *Conserv. Biol.* 2004. Vol. 18. P. 1466–1474 [Edgerton B. F., Henttonen P., Jussila J., Mannonen A., Paasonen P., Taugbøl T., Edsman L., Souty-Grosset C. Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish. *Conserv. Biol.* 2004. Vol. 18. P. 1466–1474 (in Engl.)].
5. Edsman L., Füreder L., Gherardi F., Souty-Grosset C. *Astacus astacus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. 2010. URL: www.iucnredlist.org (date of access: 17.01.2015).
6. Reynolds J. D. Growth and reproduction // Biol. Freshw. Crayfish. Oxford, 2002. P. 152–191 [Reynolds J. D. Growth and reproduction. *Biol. Freshw. Crayfish*. Oxford, 2002. P. 152–191 (in Engl.)].
7. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989. С. 43–62.
8. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., 1976. С. 16–120.
9. Будников К. Н., Третьяков Ф. Ф. Речные раки и их промысел. М., 1952. С. 37–41.
10. Цукерзис Я. М. Биология широкопалого рака. Вильнюс, 1970. С. 36–59.
11. Ярвекюльг А. А. Широкопалый рак в Эстонии. Тарту, 1958. С. 34–40 (на эст. яз.).
12. Benabid M., Bouzidi A., Ramdani M. Population dynamics and growth of the noble crayfish *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) in Zerouka 2 reservoir (Middle-Atlas, Morocco) // *Bull. soc. zool. Fr.* 2003. Vol. 128, № 3. P. 185–200 [Benabid M., Bouzidi A.,

Ramdani M. Population dynamics and growth of the noble crayfish *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) in Zerouka 2 reservoir (Middle-Atlas, Morocco). *Bull. soc. zool. Fr.* 2003. Vol. 128, No. 3. P. 185–200 (in Engl.).

13. Keller M. M., Keller M. Yield experiments with freshwater crayfish *Astacus astacus* (L.) in aquaculture // *Freshw. Crayfish*. 1995. Vol. 10. P. 506–511 [Keller M. M., Keller M. Yield experiments with freshwater crayfish *Astacus astacus* (L.) in aquaculture. *Freshw. Crayfish*. 1995. Vol. 10. P. 506–511 (in Engl.)].

14. Laurent P. J., Nicolas J., Paris L. Five years of action in Lorraine and Morvan (France) to restore the noble crayfish, *Astacus astacus* // *Freshw. Crayfish*. 1993. Vol. 9. P. 380–389 [Laurent P. J., Nicolas J., Paris L. Five years of action in Lorraine and Morvan (France) to restore the noble crayfish, *Astacus astacus*. *Freshw. Crayfish*. 1993. Vol. 9. P. 380–389 (in Engl.)].

15. Piwernetz D., Balg J. Growth experiments with *Astacus astacus* in a 6,000 m² pond previously used for extensive farming of carp // *Freshw. Crayfish*. 1999. Vol. 12. P. 535–539 [Piwernetz D., Balg J. Growth experiments with *Astacus astacus* in a 6,000 m² pond previously used for extensive farming of carp. *Freshw. Crayfish*. 1999. Vol. 12. P. 535–539 (in Engl.)].

16. Skurdal J., Taugbøl T. Do we need harvest regulations for European crayfish? // *Rev. Fish Biol. Fisheries*. 1994. Vol. 4. P. 461–485 [Skurdal J., Taugbøl T. Do we need harvest regulations for European crayfish? *Rev. Fish Biol. Fisheries*. 1994. Vol. 4. P. 461–485 (in Engl.)].

17. Scalici M., Belluscio A., Gibertini G. Understanding population structure and dynamics in threatened crayfish // *J. Zool*. 2008. Vol. 275. P. 160–171 [Scalici M., Belluscio A., Gibertini G. Understanding population structure and dynamics in threatened crayfish. *J. Zool*. 2008. Vol. 275. P. 160–171 (in Engl.)].

18. Цукерзис Я. М. Речные раки : монография / отв. ред. В. Контримавичус. Вильнюс, 1989. С. 39–50.

19. Винберг Г. Г. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды // *Методы определения продукции водных животных*. Минск, 1968. С. 45–77.

Статья поступила в редколлегию 30.03.2015.

Received by editorial board 30.03.2015.