

УДК 639.512.047/048

ВЛИЯНИЕ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РОСТ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ВОСТОЧНОЙ РЕЧНОЙ КРЕВЕТКИ *MACROBRACHIUM NIPPONENSE* (DE HAAN) В ТЕПЛОВОДНОЙ АКВАКУЛЬТУРЕ

© 2009 г. В. Ф. Кулеш

Белорусский государственный педагогический университет им. Максима Танка

220809 Беларусь, г. Минск, ул. Советская, 18

E-mail: victor_kulesh@tut.by

Поступила в редакцию 12.06 2007 г.

В сравнительном аспекте проанализированы биотические факторы: внутривидовая конкуренция, плотность, питание и их влияние на рост и выживаемость однополых и смешанных популяций восточной речной креветки *Macrobrachium nipponense* (De Haan) в тепловодной аквакультуре. Предполагается, что биотические факторы, в данном случае социальные взаимодействия и отчасти эффективность усвоения пищи, управляют различиями в размерном составе популяции пресноводных креветок более эффективно, чем генетические.

Ключевые слова: восточная речная креветка, рост, выживаемость, плотность посадки, внутривидовая конкуренция, самки, самцы.

В практике мирового промысла и аквакультуры производство *M. nipponense* занимает 2-е место после гигантской пресноводной креветки *M. rosenbergii* (De Man) и в последние 5 лет быстро растет. В основном это Китай, где в 1999 г. было произведено 15000 т товарной креветки, а уже в 2001 г. – 120000 т, причем половина продукции была получена на фермах в аквакультуре (New, 2005).

Многолетние исследования показали (Хмелева и др., 1988, 1997; Кулеш, 2006), что восточную речную креветку можно успешно культивировать в садках, прудах, в поликультуре с рыбой на сбросной подогретой воде теплоэлектростанции, а из земляных рыбоводных прудов в конце вегетационного периода (начало октября) можно получить до 50–60 экз/м² креветочной продукции (Alekhovich, Kulesh, 2002). Одним из достоинств этого вида является воспроизводство в пресных водах и способность достигать в условиях естественного ареала максимального размера – 86 и 75 мм (New, 2005), а в условиях водоема-охладителя теплоэлектростанции – 88 и 80 мм для самцов и самок соответственно.

Особое значение для понимания механизмов, регулирующих рост, имеет внутривидовая конкуренция, которая ведет к зависимому от плотности увеличению смертности или снижению рождаемости. Характерной чертой внутривидовой конкуренции считается то, что конкурирующие особи по существу равноценны, но на самом деле это далеко не так.

Как известно, самцы и самки пресноводных креветок, особенно гигантской пресноводной креветки, демонстрируют две различные стратегии роста, а распределение размерного состава популяции обусловлено наличием среди самцов трех половозрелых морфотипов – мелких самцов (SM), самцов “оранжевой клешни” (OC) и крупных самцов “синей клешни” (BC), которые отличаются по морфологии, физиологии и поведению. Мелкие и самцы “голубой клешни” репродукционно активны, но растут медленно, тогда как самцы “оранжевой клешни” находятся на промежуточной фазе быстрого роста, во время которой почти вся энергия направлена на соматический рост (Ra’anan, Sagi, 1985; Kuris et al., 1987; Karplus et al., 2000). Широкая амплитуда размерных вариаций негативно влияет на конечный урожай креветок.

Таким образом, гетерогенный индивидуальный рост – главное препятствие для увеличения доходности культуры креветки, поэтому понимание биотических факторов (воздействие плотности, социальных механизмов, которые регулируют рост) является важным шагом к достижению управления размером товарной продукции (Karplus, 2005).

Подобные исследования для других видов пресноводных креветок (кроме *M. rosenbergii*), и в частности для восточной речной креветки, не проводились. В этой связи целью данной работы было исследование плотности и внутривидовой конкуренции в аквакультуре восточной речной

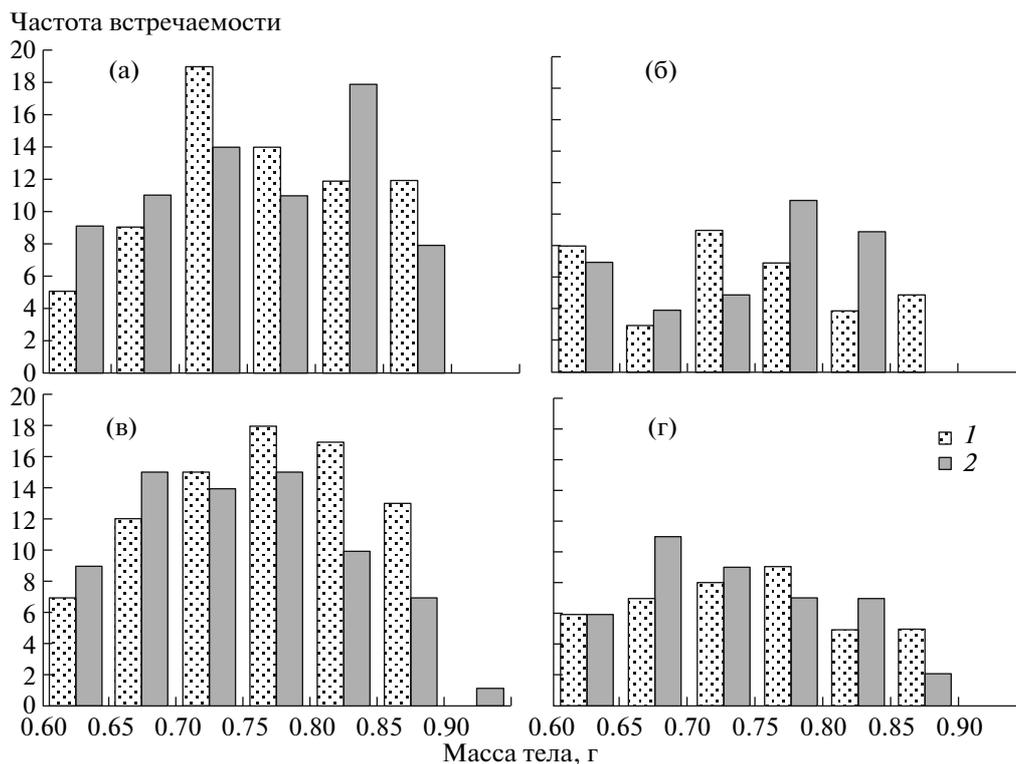


Рис. 1. Диапазон начальной массы тела самок (1) и самцов (2) восточной речной креветки при раздельном (а, в) и совместном (б, г) выращивании самцов и самок при различной начальной плотности посадки: а, б – 40 экз/м²; в, г – 80 экз/м².

креветки *M. nipponense* на основе изучения скорости роста, выживаемости, питания однополых и смешанных выборок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на восточной речной креветке *Macrobrachium nipponense* (De Haan) в инкубационном цехе рыбхоза “Селец”, отделение Белозерское (Брестская обл., Беларусь). Молодь креветок отлавливали из теплого сбросного канала Березовской ГРЭС. Эксперименты по росту и выживаемости проводили в 6–7 повторностях. Начальная масса особей составляла от 0.600 до 0.900 г (рис. 1). На рис. 2 каждая эмпирическая точка получена как средняя из 3–12. Эксперимент прекращался, если выживаемость креветок в процессе выращивания снижалась более чем на 50%. Коэффициенты вариации для начального размерного состава экспериментальных выборок практически не различались (9.92–11.42%), что свидетельствует об однородности биологического материала.

Креветок выращивали в пластиковых ваннах (60 × 25 см, площадь – 0.150 м², высота столба воды – около 20 см) на сбросной подогретой воде Березовской ГРЭС при постоянной аэрации и оптимальной температуре для данного вида 28 ±

± 2°C. Воду в емкостях сменяли на 50% объема через каждые 3–4 сут. Экспериментальные емкости наполовину затеняли и в них помещали убежища для креветок в виде пластмассовых и керамических трубок диаметром 2–4 см. Гидрохимические показатели приведены в табл. 1.

Для выяснения конкурентных отношений составляли смешанные (соотношение самок и самцов 1 : 1) и однополые выборки, в каждой из которых отдельно анализировали рост, выживаемость самок и самцов. Эти показатели исследовали при начальной плотности посадки 40 и 80 экз/м². В отношении гигантской пресноводной креветки плотность посадки до 30 экз/м² классифицируется как полуинтенсивное выращивание, а более 30 экз/м² – как интенсивное (New, 2002). Учитывая, что восточная речная креветка отличается меньшими размерами, выбранная нами начальная плотность посадки 40 и 80 экз/м² будет соответствовать полуинтенсивному и интенсивному культивированию.

Креветок кормили 2 раза в сутки в избытке свежим рыбным фаршем и личинками хирономид из системы водоема-охладителя теплоэлектростанции. Рационы определяли в начале эксперимента (1–5 сут) и в интервале 50–84 сут.

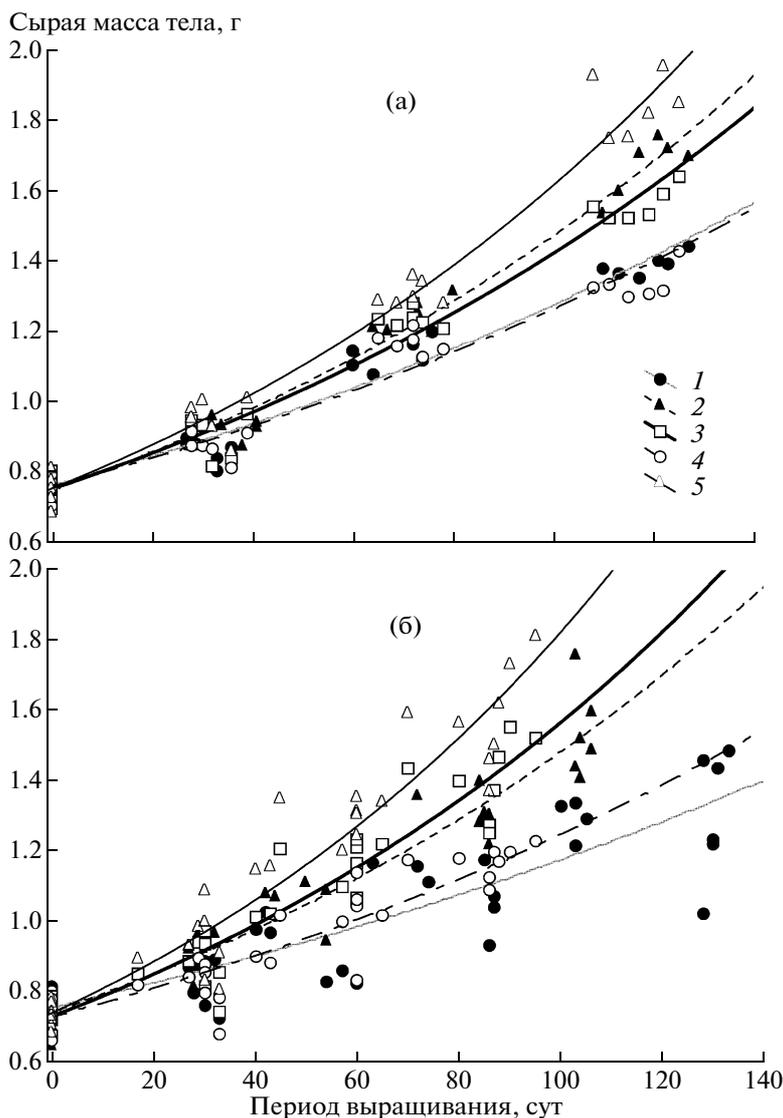


Рис. 2. Рост восточной речной креветки при совместном и раздельном содержании самцов и самок: а – начальная плотность посадки 40 экз/м², б – 80 экз/м²; 1, 2 – раздельное содержание: 1 – самки, 2 – самцы; 3–5 – совместное содержание: 3 – самцы + самки, 4 – самки, 5 – самцы.

Величину суточного рациона (r) определяли экспериментальным путем в трех повторностях по уравнению (Сушня, 1975)

$$r = \frac{(W_0 - W_\tau)24}{n\tau}, \quad (1)$$

где W_0 – начальное количество корма, г; W_τ – количество корма в конце эксперимента, г; n – количество животных; τ – время экспозиции, ч.

Изменчивость показателей роста креветок оценивали, используя стандартное отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV , %). Экспериментальные данные обрабатывали с применением программного пакета “STATISTICA-6.0”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Скорость роста креветок при различных условиях содержания в пластиковых бассейнах описывается экспоненциальным уравнением типа

$$y = ae^{bx}, \quad (2)$$

где a и b – константы; y – сырая масса креветок; x – продолжительность выращивания, сут.

Параметры уравнений 3–12 скорости роста однополых и смешанных выборок восточной речной креветки при различной начальной плотности посадки приведены в табл. 2. На рис. 2 показаны расчетные кривые скоростей роста, которые описывают эмпирические точки при раздельном и смешанном выращивании самцов и самок.

Таблица 1. Гидрохимические показатели в пластиковых ваннах при выращивании восточной речной креветки в течение эксперимента

Показатели	Максимальное значение	Максимальное значение
Температура, °С	26.0	30.0
Растворенный кислород, мг/л	4.5	7.9
БПК ₅ , мг/л O ₂	2.5	3.4
pH	6.9	8.2
Сухой остаток, мг/л	350.0	393.6
Прокаленный остаток, мг/л	188.0	192.2
Потери при прокаливании, мг/л	160.4	197.6
Щелочность, мг · экв/л	3.6	3.9
Общая жесткость, мг · экв/л	0.8	1.0
Железо, мг/л	0.04	0.07
Нитраты, ион, мг/л	0.1	0.3
Нитриты, ион, мг/л	0.01	0.02
Фосфаты, ион, мг/л	0.1	0.4

Как видно из рис. 2а, примерно до 30 суток различий в скорости роста однополых и смешанных популяций при плотности посадки 40 экз/м² не наблюдалось, а далее рост становится гетерогенным. В интервале 27–39 суток достоверно различаются показатели роста самцов и самок в однополых популяциях, самцов в смешанных популяциях от самок в однополых и смешанных популяциях, остальные различия недостоверны. Такие же достоверные различия в показателях роста были и для периода 60–80 суток. Минималь-

ная скорость роста (средняя масса 0.862 г) характерна для самок из однополой популяции, а максимальная (0.958 г) – для самцов в смешанной популяции. К концу эксперимента (110–127 суток) гетерогенность роста проявилась еще резче. Достоверных различий не наблюдалось только между самками, выращиваемыми в однополой и смешанных популяциях, и самцами в однополой и смешанных популяциях (рис. 2а, 3), хотя средняя масса последних (1.836 г) была выше, чем у самцов, выращиваемых отдельно. Это свидетельствует о том, что при начальной плотности 40 экз/м² самцы все же подавляют рост самок. В однополой выборке самцов в результате более агрессивного поведения и большего количества столкновений, что отмечалось при визуальных наблюдениях, их средняя масса составила только 1.664 г, т.е. более явно проявились конкурентные взаимоотношения.

В процессе роста креветок величина стандартного отклонения и коэффициент вариации закономерно возрастают (рис. 3, 4). Для самцов максимальный коэффициент вариации массы тела (23.97%) отмечен в смешанной популяции. Это еще раз подтверждает то, что самцы подавляют рост самок, и при меньших затратах энергии (меньшее количество конкурентных столкновений, чем в однополой самцовой выборке) их скорость роста выше (см. рис. 2а, 4). За 108–127 суток масса большинства особей составила 1.8–2.0 г, тогда как масса самок в смешанной популяции достигает только 1.2–1.4 г (рис. 5б). В итоге при начальной плотности 40 экз/м² за 108–127 суток средняя масса самок в однополой популяции составила 1.389 г, самцов – 1.664 г и особей в смешанной популяции – 1.559 г. Величина продук-

Таблица 2. Параметры уравнений связи массы тела (*W*, г) однополых и смешанных популяций восточной речной креветки со временем выращивания в условиях аквакультуры

Условия выращивания	Пол	Период роста, сут	Диапазон массы тела, г	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>n</i>	№ уравнения
Начальная плотность посадки 40 экз/м ²								
Раздельное содержание	Самки	127	0.60–1.90	0.7651	0.0051	0.957	72–56	3
	Самцы	127	0.60–2.38	0.7488	0.0068	0.981	72–48	4
Совместное содержание	Самки + самцы	125	0.61–2.65	0.7516	0.0064	0.965	72–49	5
	Самки	125	0.61–1.65	0.7588	0.0051	0.940	36–27	6
	Самцы	125	0.61–2.65	0.7531	0.0076	0.975	36–22	7
Начальная плотность посадки 80 экз/м ²								
Раздельное содержание	Самки	133	0.60–1.74	0.7595	0.0044	0.765	84–47	8
	Самцы	106	0.60–2.80	0.7427	0.0069	0.929	84–38	9
Совместное содержание	Самки + самцы	95	0.60–2.26	0.7298	0.0076	0.906	84–41	10
	Самки	95	0.60–1.30	0.7288	0.0054	0.828	42–18	11
	Самцы	95	0.61–2.26	0.7419	0.0090	0.919	42–23	12

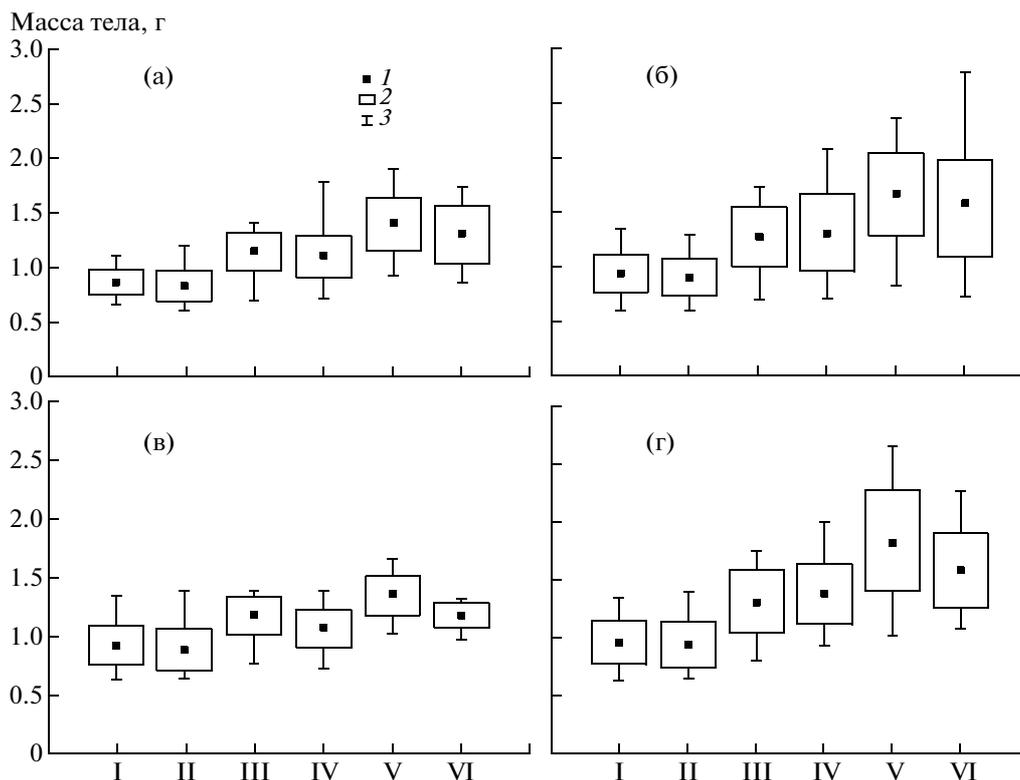


Рис. 3. Средние показатели роста самок (а, в) и самцов (б, г) *M. nipponense* при раздельном (а, б) и совместном (в, г) содержании и различной начальной плотности посадки в аквакультуре:

I, III, V – начальная плотность посадки 40 экз/м²; II, IV, VI – 80 экз/м²; I, II – период выращивания 27–41 сут; III, IV – 57–87 сут; V, VI – 86–127 сут; 1 – среднее значение, 2 – стандартное отклонение, 3 – минимальное и максимальное значения.

ции, полученная только от самцов, превышает на 6.3% продукцию от смешанной популяции и на 16.5% – от самок.

При начальной плотности 80 экз/м² достоверных различий в скорости роста однополых и смешанных популяций не наблюдалось, так же как и при 40 экз/м². Однако при повышенной плотности в интервале 27–33 суток различия в росте отмечены не только между самками однополых и смешанных популяций, но и между самцами этих популяций. При этом в большей степени проявляются конкурентные внутривидовые отношения, что сказывается и на более широком размахе изменчивости (см. рис. 2–4), особенно на более поздних этапах роста, когда было зафиксировано минимальное значение средней массы самок. Диапазон их массы во всех вариантах выращивания был ниже, чем у самцов (см. рис. 5). Максимальный коэффициент вариации массы тела, который составляет 27.60–29.86%, характерен для однополых популяций самцов (см. рис. 4), что позволяет сделать вывод о более явных конкурентных взаимоотношениях между ними. Примерно за 100 суток средняя масса самок составила 1.317 г, самцов – 1.527 г и особей в смешанной по-

пуляции – 1.392 г (самцовая популяция на 12.8% превысила продуктивность смешанной популяции и на 17.5% – популяцию самок). Из-за резкого увеличения смертности самок в смешанных популяциях не удалось сравнить скорость роста, выживаемость и величину изменчивости уже после 80 суток выращивания.

Сравним рост креветок в однополых и смешанных популяциях при двух различных начальных плотностях посадки. Во-первых, при 80 экз/м² в условиях однополого содержания размах изменчивости массы тела шире у самцов и самок в течение всего периода выращивания (см. рис. 3, 4). В смешанных популяциях наблюдаются такие же соотношения, но до заключительного этапа роста, когда на рост самок угнетающее воздействие оказала повышенная плотность (см. рис. 3в). Во-вторых, прослеживается общая закономерная тенденция снижения массы тела при более высокой плотности в течение всего периода роста (см. рис. 3). Для смешанных популяций достоверные различия между ростом самок и самцов при различной плотности посадки отмечаются к концу эксперимента.

Выживаемость восточной речной креветки в течение всего эксперимента при начальной плот-

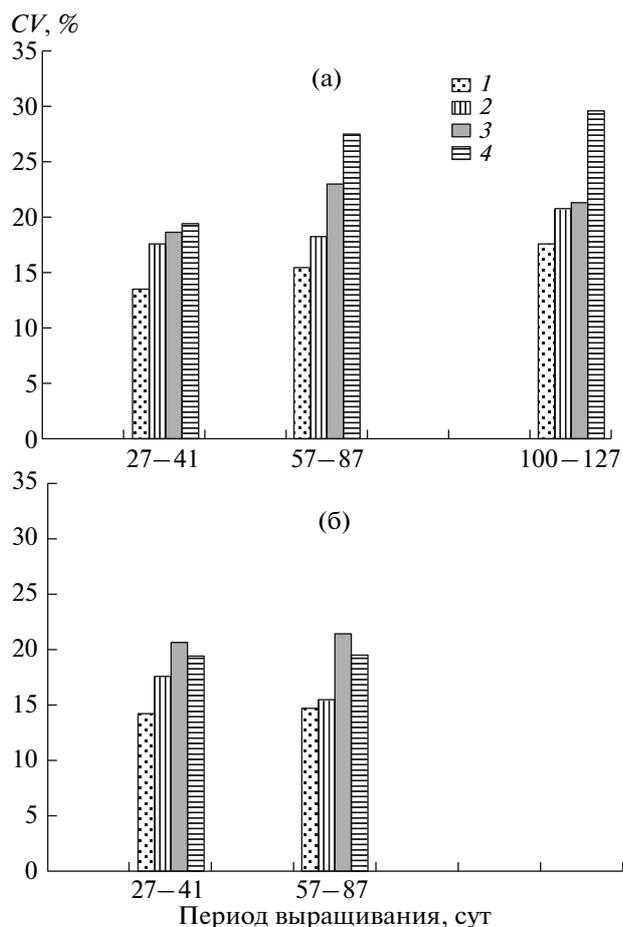


Рис. 4. Коэффициенты вариации массы тела самок (1, 2) и самцов (3, 4) восточной речной креветки при раздельном (а) и совместном (б) содержании самцов и самок при различной начальной плотности посадки: 1, 3 – начальная плотность посадки 40 экз/м²; 2, 4 – 80 экз/м².

ности посадки 40 экз/м² показана на рис. 6. Она сразу же начинает снижаться, за исключением самок из однополой популяции. Этот показатель остается у них самым высоким на протяжении всего периода роста. Несколько меньшее значение величины выживаемости характерно для самок из смешанной популяции, что связано с конкурентным воздействием самцов. Однако и выживаемость самцов в смешанной популяции также ниже, чем в однополой.

При плотности 80 экз/м² величина выживаемости уже в начале эксперимента начинает резко снижаться, и к концу выращивания она была значительно ниже, чем при 40 экз/м², а у самок из смешанной популяции за 80–95 суток уменьшилась до 43% (рис. 6б). Из-за высокой смертности, которая через 95–106 суток составила более 50%, эксперимент был прекращен, и только выживаемость самок в однополой популяции за 128–133 суток превысила это значение.

Чтобы оценить, какие механизмы влияют на внутривидовую конкуренцию, мы сравнили суточные рационы у самок и самцов однополой и смешанных популяций при различной плотности (табл. 3). Оказалось, что в начальный период роста только при плотности 40 экз/м² суточные рационы самцов в однополой популяции достоверно выше, чем у самок, хотя в абсолютных значениях эта разница небольшая. При начальной плотности 80 экз/м² суточные рационы самцов также были несколько выше, чем у самок, однако эти отличия статистически недостоверны. При плотности 33.0–36.7 экз/м² суточные рационы между самками и самцами в однополой и смешанных популяциях достоверно не различались, как и при плотности 49.0–55.3 экз/м², за исключением суточного рациона самок при 55.3 экз/м², который был достоверно выше, чем при 36.7 экз/м².

ОБСУЖДЕНИЕ

Популяции послеличинок пресноводных креветок сразу после метаморфоза относительно гомогенны и имеют нормальное распределение. Различия в средних размерах послеличинок у гигантской пресноводной креветки *M. rosenbergii* в возрасте до 30 суток при вариантах плотности от 20 до 130 экз/м² статистически недостоверны. Не различаются и величины дисперсии, т.е. послеличинки независимо от плотности обладают одинаковой изменчивостью длины тела (Алехнович, Кулеш, 2003). Аналогичный результат получен нами и для *M. nipponense*.

Примерно через месяц рост креветок становится гетерогенным. С этого периода у гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* начинает образовываться “лидирующая часть популяции”, особи которой крупнее, чем в основной части популяции. Для этого вида были определены два различающихся типа ювенильных особей – “быстрорастущие” и “медленнорастущие”, или “прыгуны” и “отстающие”. “Прыгуны” – очень быстро растущие индивидуумы: в течение 60 суток после метаморфоза они могут стать в 15 раз больше по размерам, чем обычные особи (Ra’anan, Cohen, 1984; Karplus et al., 1987). Такая же тенденция была обнаружена и для послеличинок восточной речной креветки *M. nipponense* (Kulesh, Guiguinyak, 1993).

Вырастающие “прыгуны” преобразовываются главным образом в большие морфотипы: (BC) – синяя клешня и (OC) – оранжевая клешня, тогда как отстающие становятся маленькими самцами (SM). Эти три половозрелых морфотипа, которые отличаются по морфологии, физиологии и поведению, присутствуют непостоянно, но представляют собой стадии в динамической линии развития, так что каждая мужская особь имеет потенциал следования от (SM) до (BC) через (OC)

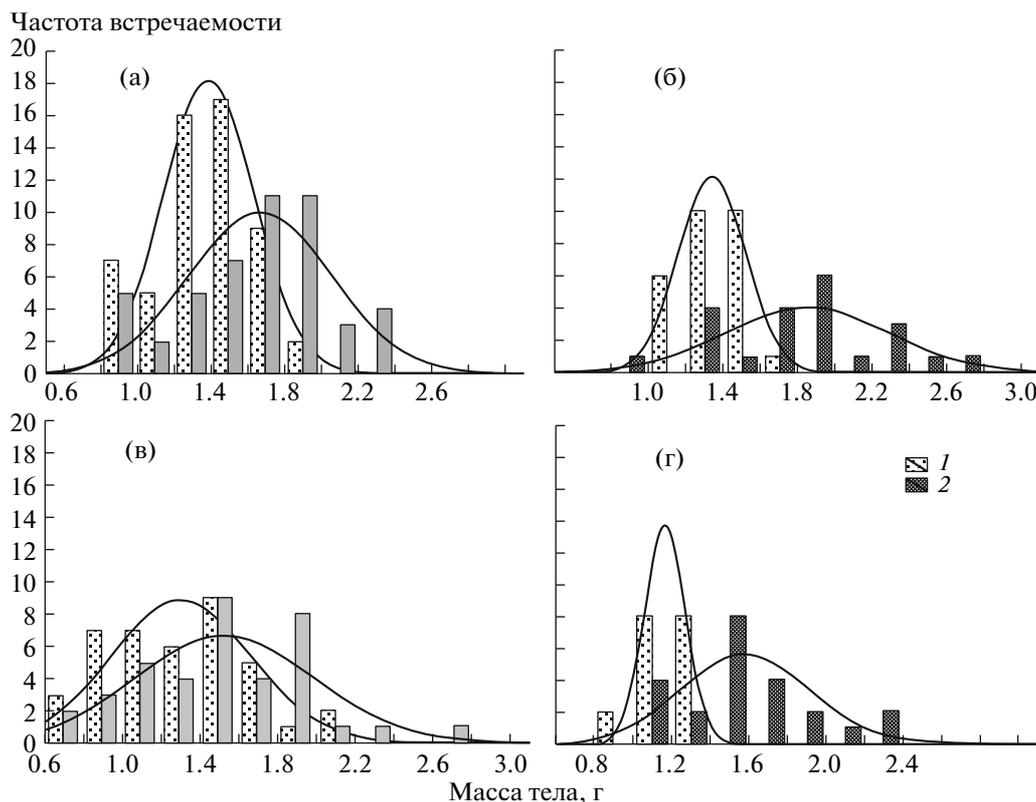


Рис. 5. Диапазон конечной массы тела самок (1) и самцов (2) восточной речной креветки при раздельном (а, в) и совместном (б, г) содержании самцов и самок и различной начальной плотности посадки: а, б – 40 экз/м²; в, г – 80 экз/м².

(Ra'anan, Sagi, 1985; Kuris et al., 1987; Karplus et al., 1987, 1991).

Однако при низкой плотности посадки гетерогенность роста проявляется не так быстро. Например, за первые два месяца от стадии послеличинки при плотности посадки 2–6 экз/м² рост самцов и самок на рисовых полях не очень отличался, и только после третьего месяца самцы начали расти быстрее самок (Lan et al., 2006).

И. Карплус (Karplus, 2005) предложил четыре различных социальных механизма, управляющих ростом ракообразных: прямое соревнование за пищу, подавление потребности в пище, изменение эффективности усвоения пищи и увеличение двигательной активности. В конечном итоге можно сделать вывод, что вариация в размерах обусловлена двумя причинами: генетическими и влиянием окружающей среды, но при этом обнаружено, что наследуемость размера характеризуется половым диморфизмом, причем самки проявляют значительную степень генетического контроля ($h^2 = 0.35$), а у самцов этот показатель оказался близким к 0 (Malecha et al., 1984).

У самцов восточной речной креветки не наблюдается такой сложной социальной структуры и деления на морфотипы, как у гигантской, но

при совместном выращивании самцов и самок отмечаются ярко выраженные конкурентные взаимодействия с подавлением роста самок. Такая конкуренция носит более острый характер при интенсивном выращивании (плотность 80 экз/м²). К концу периода выращивания средняя масса самцовой популяции превышает смешанную на 6.3% и 12.8%, популяцию самок – на 16.5% и 17.5% при 40 и 80 экз/м² соответственно. Аналогичные данные получены и для гигантской пресноводной креветки. Например, доля маленьких самцов была существенно больше при плотности посадки 60000 экз/га, чем при 14000 экз/га (Lan et al., 2006). После 5 месяцев культивирования в плавающих садках при плотности посадки 15, 30, 60 и 90 экз/м² количество особей массой менее 20 г составило 31, 48, 64 и 76% соответственно (Cuvin-Aragal et al., 2007).

Результаты исследований, полученные при выращивании однополых и смешанных популяций *M. rosenbergii* в прудовых и садковых условиях, на рисовых полях, также показали, что самцы растут быстрее, чем самки, и подавляют их рост, тогда как присутствие самок мало влияет на рост самцов. Рыночные урожаи, полученные от чистой самцовой популяции, были на 7.8–45.0%

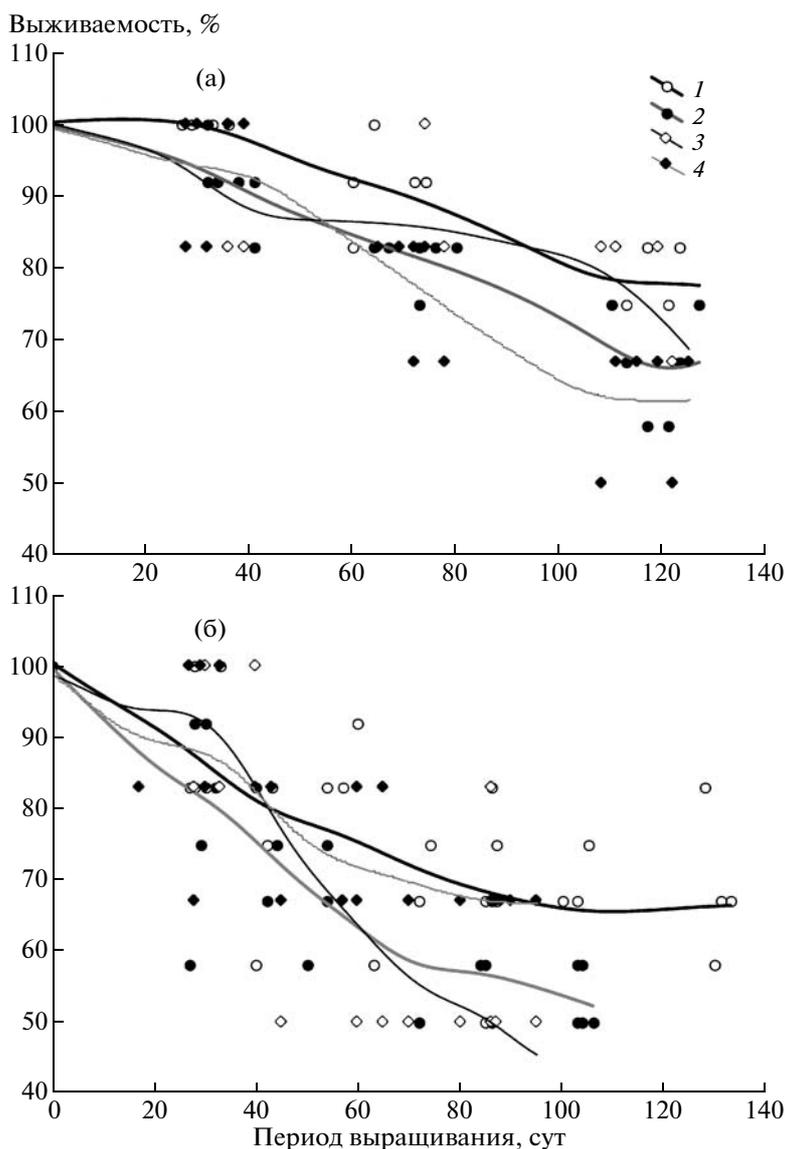


Рис. 6. Выживаемость восточной речной креветки при различных вариантах выращивания в пластиковых ваннах: а – начальная плотность посадки 40 экз/м², б – 80 экз/м²; 1, 2 – раздельное содержание: 1 – самки, 2 – самцы; 3, 4 – совместное содержание: 3 – самки, 4 – самцы.

выше, чем от смешанных популяций, и на 34.0–47.5% – от популяций самок. Однако размер тела самок в товарной продукции был более однородным, чем у самцов (Sagi et al., 1986; Cohen et al., 1988; Lan et al., 2006; Mohanakumaran et al., 2006).

Если сравнить эти данные с результатами наших исследований, то можно сделать вывод о том, что самцы гигантской креветки оказывают более сильное негативное воздействие на самок. Известно, например, что самки, когда росли одни, давали более чем двойной урожай по сравнению с самками в смешанной популяции (Sagi et al., 1986).

Давно установлена прямо пропорциональная связь выживаемости с плотностью в смешанных популяциях: чем она ниже, тем выше выживаемость

(Алехнович, Панюшкин, 1991; Кулеш, 1996; Алехнович, Кулеш, 2003; Cuvin-Aralar et al., 2007). При полунинтенсивном (40 экз/м²) выращивании величина выживаемости самок *M. nipponense* в однополых и смешанных популяциях значительно выше, чем аналогичный показатель у самцов, и наоборот, при интенсивном (80 экз/м²) выращивании жизнедеятельность самок настолько угнетается, что величина их выживаемости оказалась ниже, чем у самцов не только в смешанной, но и в однополой популяциях. Величина выживаемости *M. rosenbergii* при выращивании в прудах и достаточно низкой начальной плотности посадки (9 экз/м²) была наиболее низкой также у самцовой популяции – 66.3% по сравнению с

Таблица 3. Суточные рационы самок и самцов восточной речной креветки при выращивании в однополых и смешанных популяциях с различной плотностью посадки

Период роста, сут	Плотность посадки, экз/м ²	Пол	Средняя масса тела, г	Суточный рацион, % от массы тела			n	σ	CV, %
				средн.	мин.	макс.			
1–5	40.0	Самки	0.798	20.5	17.6	23.5	18	1.761	8.9
1–5	40.0	Самцы	0.752	22.5	18.4	27.2	18	2.473	11.0
1–5	40.0	Самки + самцы	0.753	22.7	18.7	30.3	18	2.683	11.8
1–5	80.0	Самки	0.711	21.3	18.3	24.2	18	1.675	7.9
1–5	80.0	Самцы	0.712	23.0	18.6	30.4	18	3.455	14.7
1–5	80.0	Самки + самцы	0.709	22.4	18.3	27.3	18	2.551	13.4
60–69	36.7	Самки	1.110	11.5	8.5	14.5	18	1.606	14.0
50–60	33.0	Самцы	1.078	12.7	9.1	16.0	18	2.017	15.9
50–59	33.0	Самки + самцы	1.085	12.1	9.4	15.5	18	1.903	15.8
72–84	55.3	Самки	1.142	12.9	10.2	15.7	18	1.575	12.1
50–59	49.0	Самцы	1.108	14.0	9.4	18.3	18	2.587	18.5
57–65	53.3	Самки + самцы	1.111	13.3	10.5	17.3	18	1.899	14.3

Примечание. n – количество измерений, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации.

75.6% и 75.2% в популяции самок и смешанной (Cohen et al., 1988). Вероятно, при такой плотности конкурентные взаимоотношения между полами не проявляются так остро, как у *M. nipponense*.

Одним из самых значимых биотических факторов при внутривидовой конкуренции является обеспеченность пищей. В экспериментах с ограниченным питанием у гигантской пресноводной креветки положительная корреляция была найдена между агрессией, количеством потребленного корма, пищезапасающим поведением (агрессивные креветки после насыщения захватывали корм, охраняли и не давали его подчиненным особям) и увеличением массы тела (Karplus, 2005). Прямое соревнование за пищу контролировало рост. Когда же пища была в избытке, как в наших исследованиях, корреляция между агрессией и потреблением пищи отсутствовала. Величина суточных рационов у одноразмерных особей *M. nipponense* была практически на одном уровне. В условиях неограниченного питания не отмечено существенного сокращения рациона подчиненных креветок. Этот факт исключает подавление аппетита как управляющий ростом механизм. Вероятно, следует согласиться с выводом И. Карплуса (Karplus, 2005), что именно эффективность усвоения корма может быть механизмом, контролирующим рост. При одинаковом размере рациона агрессивным особям присуща более высокая эффективность усвоения пищи, обуславливающая быстрый рост, тогда как подчиненным креветкам свойственна ее низкая величина.

Как определить агрессивных особей? Оказалось, что индивидуумы с самыми высокими ско-

ростями колебания скафогагатитов в состоянии покоя, потреблением большей порции пищи были и самыми агрессивными (Brown et al., 2003). Скорость колебания скафогагатитов напрямую связана со скоростью сердцебиения и скоростью потребления кислорода, что было установлено для *M. nipponense* (Гигиняк, Кулеш, 1994): чем выше скорость колебаний, тем выше уровень метаболизма. Поэтому при одинаковой температуре достаточно легко определить наиболее агрессивных и быстрорастущих особей.

Таким образом, можно заключить, что биотические факторы, в данном случае социальные взаимодействия и отчасти эффективность усвоения пищи, управляют различиями в размерном составе популяции пресноводных креветок более эффективно, чем генетические. Этот вывод подтверждает известный факт о том, что селективный отбор больших по размеру индивидуумов от популяции заканчивается компенсационным ростом остающихся особей меньшего размера (Ra'anan, Cohen, 1984; Karplus, 2005).

Полученные результаты показывают достаточно значимые внутривидовые конкурентные отношения у восточной речной креветки, связанные с плотностью и соотношением полов. Товарная продукция самцовой популяции выше, чем смешанной и популяции самок. Однако самки дают более однородное распределение. Внесение дополнительного питания не скажется на увеличении скорости роста, пока существует пресс агрессивных особей. Уменьшить такое воздействие можно за счет селективного отбора крупных особей в процессе выращивания (траловая съемка), в

монокультуре с внесением дополнительных субстратов, увеличивающих поверхность, пониженной начальной плотности посадки молоди в поликультуре с рыбой, а также путем удлинения периода подращивания послеличинок (зимой – весной) в рециркуляционных разводниках с искусственным обогревом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехнович А.В., Кулеш В.Ф.* Изменчивость линейных размеров гигантской тропической креветки *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Crustacea, Palaemonidae) в ювенильный период // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39. № 4. С. 24–33.
- Алехнович А.В., Панюшкин С.Н.* Влияние плотности на рост и выживаемость гигантской тропической креветки в аквакультуре // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321. № 3. С. 626–628.
- Гигиняк Ю.Г., Кулеш В.Ф.* Температурная зависимость скорости дыхания, частоты сердцебиения и колебания скафогабитов у пресноводных креветок // Докл. АН Беларуси. 1994. Т. 38. № 5. С. 88–91.
- Кулеш В.Ф.* Рост и выживаемость гигантской пресноводной креветки *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) в зависимости от плотности при различных условиях выращивания // Гидробиол. журн. 1996. Т. 32. № 4. С. 10–16.
- Кулеш В.Ф.* Перспективы прудовой поликультуры пресноводной креветки (*Macrobrachium nipponense* (De Haan)) с рыбой на сбросной воде теплоэлектростанции умеренной зоны // Тез. докл. VII Всероссийской конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова). М.: ВНИРО, 2006. С. 289–291.
- Сушена Л.М.* Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
- Хмелева Н.Н., Гигиняк Ю.Г., Кулеш В.Ф.* Пресноводные креветки. М.: Агропромиздат, 1988. 128 с.
- Хмелева Н.Н., Кулеш В.Ф., Алехнович А.В., Гигиняк Ю.Г.* Экология пресноводных креветок. Минск: Беларуская навука, 1997. 253 с.
- Alekhnovich A.V., Kulesh V.F.* Production potential of oriental river prawn *Macrobrachium nipponense* (De Haan) in fish-farm ponds of the cooling reservoir of the Bereza electric power station (Belarus) // Pond Aquaculture in Central and Eastern Europe in the 21 th. Century (International Workshop, Vodnany, Czech Republic, May 2–4 2001). Ed. Adamek Z. European Aquaculture Society. Spec. Publ., 2002. № 33. P. 102–104.
- Brown J.H., Ross B., McCauley S. et al.* Resting metabolic rate and social status in juvenile giant freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii* // Mar. and Fresh. Behav. and Physiol. 2003. № 36. P. 31–40.
- Cohen D., Sagi A., Ra'anan Z., Zohar G.* The production of prawn *Macrobrachium rosenbergii* in monosex populations. III. Yield characteristics under intensive monoculture conditions in earthen ponds // Bamidgheh. 1988. V. 40. № 2. P. 57–63.
- Cuvin-Aralar M.L.A., Aralar E.V., Laron M., Westley R.* Culture of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man 1879) in experimental cages in a freshwater eutrophic lake at different stocking densities // Aquacult. Research. 2007. V. 38. P. 288–294.
- Karplus I.* Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a review and prospects for future research // Aquacult. Research. 2005. V. 36. P. 238–254.
- Karplus I., Barki A., Israel Y., Cohen S.* Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii*. II. The “leapfrog” growth pattern // Aquaculture. 1991. V. 96. P. 353–365.
- Karplus I., Hulata G., Wolhlfarth G., Halevy A.* The effect of size-grading juvenile *Macrobrachium rosenbergii* prior to stocking on their population structure and production in polyculture. II. Dividing the population into three fraction // Aquaculture. 1987. V. 62. P. 85–95.
- Karplus I., Malecha S., Sagi A.* The biology and management of size variation // Freshwater Prawn Culture. Eds. New M.B., Walenti W.C. New York, USA, 2000. P. 259–289.
- Kulesh V.F., Guiguinyak Y.G.* Development and growth heterogeneity in oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* (De Haan) (Palaemonidae), in onthogenesis // Aquacult. and Fish. Manag. 1993. V. 24. P. 751–760.
- Kuris A.M., Ra'anan Z., Sagi A., Cohen D.* Morphotypic differentiation of male Malaysian giant prawns, *Macrobrachium rosenbergii* // J. of Crustacean Biol. 1987. V. 7. P. 219–237.
- Lan L.M., Long D.N., Micha J.* The effects of densities and feed types on the production of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) in the rotational rice-prawn system // Aquacult. Research. 2006. V. 37. P. 1297–1304.
- Lan L.M., Micha J.C., Long D.N., Yen P.T.* Effect of density and culture system on growth, survival, yield and economic return of freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*, farming in the rice field in the Mekong Delta, Vietnam // J. of Appl. Aquacult. 2006. V. 18. P. 43–62.
- Malecha S.R., Masuno S., Onizuka D.* The feasibility of measuring the heritability of growth pattern variation in juvenile freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) // Aquaculture. 1984. V. 38. P. 347–363.
- Mohanakumaran Nair C., Salin K.R., Rajn M.S., Mothew S.* Economic analysis of monosex culture of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii* De Man). A. case study // Aquacult. Research. 2006. V. 37. P. 949–954.
- New M.B.* Farming freshwater prawns: a manual for the culture of the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) // FAO Fisheries Technical Paper FAO. Rome, Italy, 2002. № 428. 212 p.
- New M.B.* Freshwater prawn farming: global status, recent research and a glance at the future // Aquacult. Research. 2005. V. 16. P. 210–230.
- Ra'anan Z., Cohen D.* The effect of group interaction on the development of size distribution in *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) juvenile populations // Biol. Bull. 1984. V. 166. P. 22–31.
- Ra'anan Z., Sagi A.* Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) // Biol. Bull. 1985. V. 169. P. 592–601.
- Sagi A., Ra'anan Z., Cohen D., Wax Y.* Production *Macrobrachium rosenbergii* in monosex populations: yield characteristics under intensive monoculture conditions in cages // Aquaculture. 1986. V. 51. P. 265–275.