

## Л и т е р а т у р а

1. **Бремнен А.Г.** Безопасность и качество рыбо- и морепродуктов. – СПб.: Профессия, 2009. – 468 с.
2. **Ершов А.М.** Технология рыбы и рыбных продуктов. – СПб.: ГИОРД, 2006. – 940 с.
3. **Позняковский В.М., Рязанова О.А., Каленик Т.К.** Экспертиза рыбы, рыбопродуктов и нерыбных объектов водного промысла. Качество и безопасность. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2010. – 311 с.
4. **Скурихин И.М., Тутельян И.М.** Химический состав российских пищевых продуктов. – М.: ДеЛи принт, 2002. – 236 с.
5. **Технический регламент** таможенного союза ТР ТС 021/2011 «О безопасности пищевой продукции». – URL: <http://www.tehreg.ru/> / Загл. с экрана (дата обращения 15.04.2015).
6. **СанПиН 2.3.3.1078.01** «Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов».
7. **Шевченко В.В., Сафронов С.Л., Веселов Н.В.** Влияние сырья и условий хранения на качество слабосоленой рыбной продукции // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. – №27. – 2012. – С. 111-118.

УДК 574.587(28):591

Доктор биол. наук **В.Б. САПУНОВ**  
(СПбГАУ, [sapunov@rshu.ru](mailto:sapunov@rshu.ru))  
Канд. биол. наук **В.П. ФЕДОТОВ**  
(НИЦЭБ РАН)

### ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ РЕЧНОГО РАКА *ASTACUS ASTACUS* L. ПОСЛЕ ИНТРОДУКЦИИ В ПРИРОДНЫЙ ВОДОЕМ

Рак *Astacus astacus*, биоиндикация, популяция

Речные раки относятся к организмам - поставщикам ценных пищевых продуктов [1-3]. Благородные раки *Astacus astacus* L важны так же как биологические индикаторы качества водной среды [4-7]. В настоящей статье предпринята попытка изучить и промоделировать важный экологический процесс - освоение раками нового водоема на материале реальной ситуации в озере Березно (Гдовский район Псковской области).

Законы освоения свободной экологической ниши были изучены Г.Гаузе [8]. Кривая роста численности популяции в большинстве случаев имеет вид, изображенный на рис. 1.



Рис. 1. Кривая Ферхюльста-Гаузе в общем виде: 1 – стабильная численность, поиск путей адаптации. 2 – экспоненциальный рост, 3 – стабилизация численности, 4 – сокращение популяции, 5 – переход к стабильной минимальной численности.

Модели Гаузе, при своем совершенстве, имели недостатки. Последняя стадия освоения экологической ниши организмами была мало изучена. В природе границы экологических ниш обычно размыты, и возможности получения пищевых ресурсов сохраняются даже при исчерпании основных источников. Кривая может иметь несколько математических описаний, например через гиперболический тангенс:

$$N = th(At^2 + Bt + C) + C.$$

Недостатком классической модели Гаузе является отсутствие учета колебательных процессов, происходящих в любой экологической системе. В классических моделях Гаузе и других экологов [8]

не учитывались генетические особенности популяции. При описании процесса заселения водоема целесообразно использовать модели, разработанные для других беспозвоночных, с введением коэффициентов, отражающих частную экологию раков. Например, была изучена динамика расселения жука - зигогаммы (*Zygogramma suturalis*) в Ставропольском крае [10]. Было описано новое явление - уединенная популяционная волна, т.е. движение организмов единым плотным фронтом в ходе освоения экологической ниши. Можно допустить существование аналогичных процессов и при освоении новых ниш ракообразными. На периферии ареала возникает дуговая волна, где плотность численности популяции повышена, и от ее границ обеспечивается расселение животных по всей площади, пригодной для обитания. На рис. 2 представлена схема образования кольцевой уединенной волны на модели расселения.

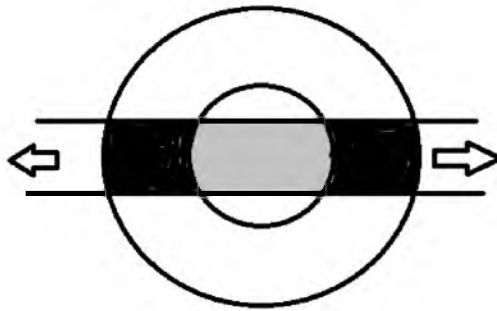


Рис. 2. Распространение раков из первичной зоны заселения. Круг показывает возможную динамику расселения в гомогенной среде, заштрихованные участки – реальное расселение в пределах прибрежной полосы

При этом территория, заселяемая организмами, растет не в экспоненте (как в модели Гаузе), а в квадратичной зависимости от времени - при постоянной скорости движения радиус круга растет в линейной зависимости от времени, а площадь, соответственно, в зависимости от второй степени времени. Это описывается формулой:

$$N = Kt^2,$$

$K$  - постоянный коэффициент. Этот момент соответствует стадии перехода от экспоненциальной зависимости к линейному росту.

Анализ этих процессов методами популяционной генетики дает возможность определить предыдущую и будущую судьбу популяции. Феногенетический метод берет за основу результаты единовременного анализа популяции [11]. Учитываются следующие основные параметры популяции:

1. Соотношение полов. Равное соотношение говорит о стабильности. Доля самцов в 50 - 60 % говорит об адаптации к изменяющимся условиям обитания. Абсолютное преобладание самцов (70 - 95%) – знак истощения адаптивных потенций. Недостаток самцов может свидетельствовать либо о жесточайшем отборе, либо о дальнейшей адаптации популяции.

2. Изменчивость. В норме по большинству признаков  $CV$  - коэффициент вариации у большинства наземных животных находится в пределах 0.1, у водных может быть чуть выше - до 0.15 [11]. Превышение этого значения приблизительно в 2 раза говорит о том, что популяция находится в состоянии стресса.

3. Половой диморфизм. Поскольку самцы являются авангардом эволюции признаки более типичные для самцов будут распространяться в популяции, более типичные для самок - сходиться на нет [7].

Для применения экологических и генетических методов прогноза необходимо учитывать специфику биологии раков и их отличие от

1. Относительно долгий период онтогенеза раков в 10 - 20 лет [1]. Это затрудняет приложение к ракам законов больших чисел.

2. Специфика расселения раков по водоему. Обычно они живут в ареале, который определяется узкой полосой площади водоема вдоль берега до начала резкого спуска в глубину. Этот вид раков ведет оседлый образ жизни и далеко не мигрирует. Зона исходного расселения в условиях

однородной среды при равной вероятности любого направления миграции может иметь форму круга. В дальнейшем при постоянной скорости миграции площадь будет расти по траектории пропорционально первой степени времени:

$$N = K \cdot t.$$

В связи с этими экологическими особенностями раков необходимо оценить площадь прибрежной полосы, пригодной для их расселения, т.н. «полезная площадь» расселения для раков. Рассмотрим два крайних случая.

1. Круглые озера радиуса R. Площадь будет определяться как

$$S = \pi R^2.$$

Площадь, заселенная раками (обозначим  $S_r$ ), имеющая ширину  $h$  и отстоящую от берега на расстояние  $l$ , определим по формуле:

$$S_r = \pi[(R-l)^2 - (R-l-h)^2].$$

2. Другой крайний случай - предельно вытянутое озеро, где ширина менее  $2h+l$ . В этом случае

$$S_r = S.$$

В действительности форма озера обычно не сводится ни к первому, ни ко второму случаю. Площадь водоема тогда вычисляется применительно к конкретному случаю с помощью курвиметра или методом вырезания и взвешивания.

Озеро Березно находится на северо-западе Псковской области в Гдовском районе. Является мезотрофным, имеет площадь 67,2 га. Подробная характеристика климатических и гидробиологических данных по водоему приведена в работе [2]. За период с 1986 по 1997 гг. в озеро было высажено около 2000 половозрелых раков *Astacus astacus*, из них 1000 самок. Количественный анализ популяции производился в период 1987 – 2005, качественный оценки в 2010 – 2014 гг. Анализ улова раков в местах интродукции их позволил выявить следующие особенности их расселения. В 1987 – 2000 гг. в местах интродукции в ловушки раки попадались не равномерно, даже в местах их вселения. Так, например, отлов раков в период августа и сентября 1988 г. показал, что раки попадают только в определенных местах озера, а не равномерно по всему периметру вдоль берега, как это должно было быть после равномерной интродукции. Анализ велся на полосе береговой линии длиной 1 км, шириной 50 м. расстояния от берега. Попытки отлова раков в других местах по периметру озера не дали результатов, хотя во время интродукции их расселяли равномерно по периметру озера, в том числе и на противоположном берегу. Наибольшие скопления раков обнаружены только вдоль одного берега - вдоль деревни Глушь. Отлов производился стандартными пластмассовыми раколовками. Вычислялась средняя длина тела рака в мм, оценивалась изменчивость среднего значения через среднее квадратичное отклонение, ошибку среднего и коэффициент вариации, степень полового диморфизма и соотношение полов. Общая численность раков озера рассматривается как коррелятивно связанная с величиной отлова. Было исследовано и измерено около 800 раков. По данным отловов можно предполагать, что стабилизация плотности популяции раков на исследуемом участке озера наступила в 1998 - 1999 гг. Для морфометрического анализа взяты размерные характеристики раков. Из всех измеряемых параметров раков наиболее точные измерения касаются длины тела. Возрастные классы определялись исходя из того известного соображения [4], что начиная от возраста половой зрелости (3+, 4+), прирост широкопалого рака в естественных условиях северо-запада России в среднем составляет приблизительно 0,5 см за год. По данным отлова в 2000 г. в популяции раков насчитывалось наибольшее количество возрастных классов – 13. Распределение возрастных классов в популяции можно рассматривать как Гауссово с коэффициентом асимметрии, достоверно отличающимся от нуля. Имеется некоторая асимметрия в сторону более крупных размеров раков. Имеется эксцесс - сравнительно небольшое число раков малых размеров и практически полное отсутствие раков длиной, превышающей 12 см. Недостаток особо больших раков объясним по следующей причине: их интенсивнее отлавливали и далеко не все экземпляры этой категории были измерены. Малое количество мелких раков можно объяснить тем, что они, попав, пролезают сквозь ячейки обратно. Известно также, что мелкие раки в случае выбора пищи, как правило, не рискуют заходить в раколовки к уже находящимся там ракам более крупного размера. В табл. 1 приведены значения средней длины, среднего квадратичного отклонения ( $\sigma$ ), ошибки среднего ( $M$ ) и коэффициента вариации ( $CV$ ) по результатам отловов раков в 1997 - 2000 гг. в озере Березно. Сверху данные по самцам, ниже - по самкам.

Т а б л и ц а 1. Результаты анализа отлова раков в озере Березно за 1997-2000 гг.

Год/морфомеры	1997	1999	2000
Самцы -Ср. длина, (мм)	112	102	105
$\sigma$	13,7	22	9,9
M	1,02	2,9	1,2
CV	0,12	0,21	0,09
Самки -Ср. длина (мм)	103	101	98
$\sigma$	9,46	9,8	7
M	1,35	1,2	1,0
CV	0,09	0,097	0,07
% самцов	48%	58,5	59,3

В озере Березно в 1999 и 2000 гг. имелось преобладание самцов - по данным августовских отловов, которые, с поправкой на частную экологию раков можно считать репрезентативными. В октябрьских отловах доля самцов составляет 86,3%. Это отражает то обстоятельство, что в октябре самки уже редко попадают в раколовки, так как после спаривания самки уходят в убежища. Данные по соотношению полов демонстрируют те же закономерности популяционной динамики, что и результаты оценки уровня изменчивости. Коэффициент вариации менее 0.1 (для водных организмов верхний предел стабильности - 0.15) [11] может свидетельствовать о стабильной численности популяции. Именно это мы наблюдали в 1997 г. Повышение доли самцов в результатах отлова 1999 - 2005 гг. совпало с ростом уровня изменчивости, оцениваемой с помощью коэффициента вариации. Как следует из теории раздельнополости [11] самцы первыми откликаются на ухудшение экологической обстановки. По – видимому, в 1998 г. произошло изменение физико-химических характеристик экологической ниши раков в озере. Тогда уровень воды в озере упал на 2 - 2,5 м в течение лета. После 1998 г. началась стабилизация популяции. Соотношение полов в последующие годы (2001 - 2013) приближалось к 1:1. Динамика численности раков в озере Березно может быть оценена следующим графиком –рис. 3.

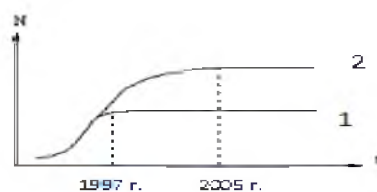


Рис.3. Динамика численности раков в озере Березно:  
1 - в исходном участке, близ деревни Глушь. 2 - в озере в целом

Можно предположить, что в 1998 – 2003гг. произошла стабилизация численности раков на исследуемом участке водоема площадью в 50 000 квадратных метров. Это следует из данных по их численности и изменчивости (табл. 1). Прекращение роста численности раков в исследуемом участке озера и переход от экспоненциальной к линейной зависимости от времени (рис. 3) могло произойти в период переуплотнения, давшего стимул к формированию на границе участка заселения уединенной волны (рис. 2). Дальнейший рост численности осуществлялся в линейной зависимости от времени по формуле (1), пока не будет исчерпана экологическая емкость водоема в отношении раков, но это уже может произойти в 2016 – 2017 гг. Численность раков на момент начала расселения по всему водоему ( $N_p$ ) может быть оценена по формуле:

$$N_p = r S_b,$$

где  $g$  - плотность стабильной популяции, находящейся в относительно благополучных условиях.  $S_b$  - исходная площадь расселения популяции. Приняв на основе литературных данных [6]  $g = 0.16$  особей на  $1 \text{ м}^2$  полезной для раков площади водоема, получаем максимальное значение:

$$N_p = 8\ 000 \text{ раков.}$$

Приблизительно можно оценить скорость полного заселения раками водоема в пределах экологической емкости. Полезная площадь озера на основе картографического материала оценивается как  $S$  в пределах от 17,9 до 18,6 га ( $186\ 000 \text{ м}^2$ ). Разделив эту величину на 50 метров - ширину полезной полосы - получаем длину = 3,7 км. Две уединенные краевые волны раков должны каждая пройти по половине этой длины и сомкнуться, чтобы исчерпать ассимиляционную емкость водоема. При скорости 1 км в год (эмпирические данные) это могло произойти к 2005 - 2009 гг. Численность раков в 2015 г должна составить  $N=186$  тыс. шт. Поскольку раки достигают половозрелости в 3-4 года, можно оценить максимальный отлов в 25% от всей популяции. Это составит 46,5 тыс. штук. Разделив эту величину на 25 (количество раков промысловой величины в 1 кг при средней длине промысловых раков не менее 10 см) получаем численность раков в озере в килограммах. Это - максимум, который может быть достигнут для водоемов такого типа - типичного для раковых озер, т.е. можно ловить до 1,8 тонн раков в год. Наибольшее давление оказывается на молодь раков именно в летний период, когда размножаются насекомые [3]. Наиболее значимыми факторами, контролирующими численность популяции холодноводных видов раков, являются физико-химические: рН среды, кислородное насыщение, соленость и количество убежищ. Среди биотических факторов, от которых зависит плотность популяции раков, значимы количество пищи, внутривидовую конкуренцию за убежища, температурную нишу и пищу. Межвидовая конкуренция за убежища, пищу, половых партнеров зависит от плотности популяции, также как и внутри, и межвидовое хищничество. В дальнейших исследованиях данной популяции раков предстоит рассмотреть многие вопросы, связанные с влиянием внутривидовой конкуренции, а также влиянием естественных хищников на плотность популяции раков в озере Березно. Полученные результаты по формированию одиночной волны при расселении раков из участков с повышенной плотностью можно рассматривать как частный случай модели расселения раков в водоеме. Дальнейшие исследования должны показать насколько плотность расселения раков в данной уединенной волне может быть связана с временным фактором дальнейшего расселения популяции вдоль береговой границы озера и освоения ее новых участков.

Таким образом, имеющийся задел в области популяционной генетики и экологии, методов прикладной математики позволяет моделировать процесс распространения раков в водоеме после интродукции с учетом ассимиляционной емкости и делать прогнозы с большей или меньшей степенью вероятности. Существует два типа экологических моделей - динамические и статические. Динамические основаны на многолетних наблюдениях экологических процессов и экстраполяции их результатов в будущее. Статические основаны на разовых наблюдениях и обнаружении тенденций развития на основе анализа популяции на данный момент времени. Важнейший из таких методов - метод фенотипической индикации. При составлении прогнозов распространения раков наиболее плодотворным может быть комплексный подход, объединяющий статистические и динамические методы.

### Л и т е р а т у р а

1. **Федотов В.П.** К вопросу об охране рачных водоемов и организации рационального промысла раков // Проблемы охраны, рационального использования и воспроизводства речных раков: Сб. науч. тр. - М: Мединор, 1997. - С.14-36.
2. **Fedotov V.P., Fedotov M.V., Bykadorova S.A.** The reintroduction of crayfish into lake Berezno, North-West Russia // Freshwater Crayfish, v.12, 1998, pp. 555-562.
3. **Gherardi F.** Towards a sustainable human use of freshwater crayfish (Crustacea, Decapoda, Astacidea). Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2011, 401, pp.2-22.
4. **Souty-Grosset C., Holdich D.M., Noel P.Y., Reynolds J.D., Haffner P. (eds)** Atlas of Crayfish in Europe. 2006, Paris, 187 p.
5. **Федотов В.П.** Разведение раков. - СПб, 1993. - 106 с.
6. **Мицкевич О.И.** (ред.) Раколовство и раководство на водоемах европейской части России (справочник). - СПб, 2006. - 207 с.

7. Сапунов В.Б., Холодкевич С.В., Федотов В.П. О возможности количественной оценки состояния водоема на основе использования ракообразных в качестве биоиндикатора // Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности: Труды. межд. конф., - Т.2. - 2000. - С. 393-397.
8. Gause G. Struggle for existence. N.Y. Ac. Press. 1934. 295 pp.
9. Сапунов В.Б., Глазырина Т.М. Естествознание и медицина. - СПб: Политех. ун-т, 2015. - 289 с.
10. Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. АН СССР. – Л, 1989. - 408 с.
11. Sapunov V., Dikinis A., Ecological monitoring of ponds of Baltic region under deficiency of information // XIV Intern Environ forum "Baltic sea day", 2013, p. 414 - 415.

УДК 577.4:591.524.12

Доктор биол. наук **П.Е. ГАРЛОВ**  
(СПбГАУ, ИИЦ РАН, garlov@mail.ru)  
Аспирант **Д.А. ЯНБУХТИН**  
(СПбГАУ, crusnic02@mail.ru)  
Аспирант **К.А. ТИТАРЕНКО**  
(СПбГАУ, ksenya-titarenko@yandex.ru)

## ПОВЫШЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ ВЫРАЩИВАНИЯ МОЛОДИ БАЛТИЙСКОГО ЛОСОСЯ В МОРСКОЙ СРЕДЕ

Атлантический лосось, заводское воспроизводство, садковое рыбоводство

Согласно производственным нормативам заводского выращивания Атлантического лосося *Salmo salar* (Linne, 1758) достаточной выживаемостью для обеспечения эффективного воспроизводства обладает двухгодовалая молодь, прошедшая стадию серебрения (смолификации), массой не менее 35-40г. [1]. Она соответствует скатывающейся природной, однако в заводских условиях спонтанная смолификация может наступить уже у сеголетков, а в годовалом возрасте у 20-25-граммовой молоди она уже имеет массовый характер [1, 2]. Поэтому к настоящему времени, чтобы избежать больших производственных потерь и в целях экономии рыбоводные заводы в массе выпускают годовалую молодь [3]. Анализ зависимости эффективности заводского воспроизводства от соотношения массы («навески») и количества выпускаемой молоди («посадочного материала») показывает, что эффективны выпуски только крупных (от 40г.) двухгодовалых смолтов и в достаточно большом количестве – не менее 150 тыс. шт. (рис. 1) [4].

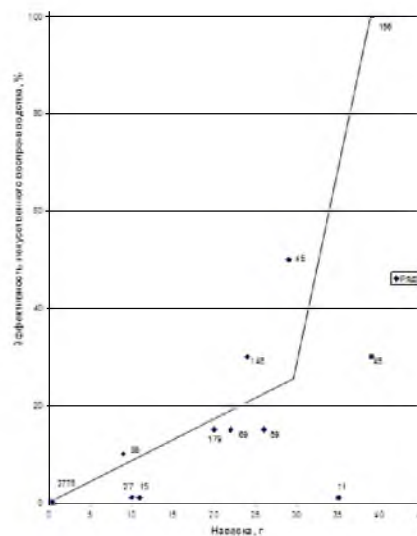


Рис. 1. Зависимость эффективности искусственного воспроизводства лососевых рыб от навески (масса, г.).  
Числа возле точек на графике – количество посадочного материала (тыс. шт.)