УДК 595.384.16

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ШИРОКОПАЛОГО *ASTACUS ASTACUS*, ДЛИННОПАЛОГО *PONTASTACUS LEPTODACTYLUS* И ПОЛОСАТОГО *FAXONIUS LIMOSUS* РАКОВ В ВОДОЕМАХ БЕЛАРУСИ

А. В. АЛЕХНОВИЧ [1)]

[1)]*Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь*

Оценена скорость роста популяций раков – широкопалого *Astacus astacus*, длиннопалого *Pontastacus leptodactylus* и полосатого *Faxonius limosus.* Годовая скорость увеличения численности максимальна у полосатого рака (3,02 $год^{-1}$), минимальная – у широкопалого (1,44 $год^{-1}$). Выживаемость раков от личинок до достижения половой зрелости максимальна у длиннопалого рака (1,5 %), минимальная – у полосатого (0,4 %). Плодовитость перед выклевом личинок у полосатого рака в сравнении с аборигенными видами выше в 2,2 раза, но выживаемость молоди до достижения половой зрелости ниже в 3,6 раза. Преимущество, которые полосатый рак мог бы иметь из-за высокой плодовитости, на этапе роста и развития особей полностью исчезает. Численность половозрелых самок и их плотность обеспечивают ежегодное пополнение в гораздо больших масштабах. Основным критерием конкурентных преимуществ сравниваемых видов является скорость увеличения численности популяций. Этот показатель максимален у *Faxonius limosus*.

Ключевые слова: десятиногие раки; пресноводные экосистемы; скорость роста численности популяций.

Благодарность. Автор выражает признательность сотрудникам ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам» К. Сливинской и Д. В. Молоткову за помощь в сборе материала в совместных экспедициях, которые во многом способствовали появлению данной работы.

Образец цитирования:
Алехнович АВ. Динамика популяций широкопалого *Astacus astacus,* длиннопалого *Pontastacus leptodactylus* и полосатого *Faxonius limosus* раков в водоемах Беларуси. *Журнал Белорусского государственного университета. Экология.* 2025;2:11–21.
https://doi.org//10.46646/2521-683X/2025-2-11-21

For citation:
Alekhnovich AV. Population dynamics of noble *Astacus astacus,* narrow-clawed *Pontastacus leptodactylus* and spiny-cheek *Faxonius limosus* crayfish in water bodies of Belarus. *Journal of the Belarusian State University. Ecology.* 2025;2:11–21. Russian.
https://doi.org//10.46646/2521-683X/2025-2-11-21

Автор:
Анатолий Васильевич Алехнович – кандидат биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник лаборатории гидробиологии.

Author:
Anatoly V. Alekhnovich, Phd (biology), docent; leading researcher at the laboratory of hydrobiology.
alekhnovichav@gmail.com

POPULATION DYNAMICS OF NOBLE *ASTACUS ASTACUS*, NARROW-CLAWED *PONTASTACUS LEPTODACTYLUS* AND SPINY-CHEEK *FAXONIUS LIMOSUS* CRAYFISH IN WATER BODIES OF BELARUS

A. V. ALEKHNOVICH[a]

[a]*Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademičnaya Street, Minsk 220072, Belarus*

The growth rate of crayfish populations has been estimated – noble *Astacus astacus*, narrow-clawed *Pontastacus leptodactylus,* and spiny-cheek *Faxonius limosus*. The annual population growth rate of spiny-cheek crayfish was highest (3.02 year^{-1}) and noble crayfish had lowest rate (1.44 year^{-1}). Crayfish survival from larvae to sexual maturity was highest for the narrow-clawed crayfish (1.5 %) and lowest for the spiny-cheek crayfish (0.4 %). Pre-hatching fecundity of the spiny-cheek crayfish was 2.2 times higher than that for native species, but juvenile survival to sexual maturity was 3.6 times lower. The advantage that the spiny-cheek crayfish could have due to its high fecundity at the stage of growth and development of individuals completely disappears. The number of sexually mature females and their density ensure annual replenishment on a much larger scale. The main criterion of competitive advantages of the compared species is the rate of population increase. This indicator was maximal for *Faxonius limosus*.

Keywords: decapods; freshwater crayfish; population growth rate.

Acknowledgments. The author expresses his deep gratitude to employees of the Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources – K. Slivinska, D. V. Molotkov for help to sample specimens during joint expeditions that largely contributed to the appearance of this work.

Введение

В Беларуси обитает три вида речных раков: два аборигенных – широкопалый *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758), длиннопалый *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) и один инвазивный полосатый *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817). Характерной особенностью динамики численности популяций этих видов является быстрое исчезновение широкопалого рака, колебания численности длиннопалого рака в широких пределах и быстрое распространение и увеличение численности чужеродного инвазивного вида полосатого рака.

В популяциях, где отсутствует иммиграция и эмиграция, динамика численности определяется возрастной структурой и величинами рождаемости и смертности особей.

Поскольку рост популяции ограничен ресурсами, то скорость ее роста не остается постоянной и меняется в соответствии с правилами логистического роста. В общем виде это выглядит так – медленное увеличение численности в условиях чрезвычайно низкой плотности по мере нарастания численности вызывает быстрое увеличение скорости. На этом участке ее можно описать экспоненциальной зависимостью с постоянной удельной скоростью и далее – из-за ограниченности ресурсов, происходит замедление роста численности.

Цель исследования – сравнить скорости роста численности популяций широкопалого, длиннопалого и полосатого раков в фазе их экспоненциального роста.

Материал и методы исследования

Для сравнения были взяты популяции длиннопалого рака в оз. Олтушское (Малоритский р-н, 51.6910038N, 23.9550447E), широкопалого рака в старом карьере кирпичного завода (Молодечненский р-н, 54.333421N, 26.701389E) и популяция полосатого рака в песчаном карьере в окрестности д. Михневичи (Сморгонский р-н, 54.439950N, 26.534751E).

Отбор проб для широкопалого проводился в мае 2020 г., длиннопалого – мае 2005 г., для полосатого в начале июля 2021 г. Раков отлавливали раколовками, которые состояли из двух мереж и сетной вставки между ними, их описание представлено в работе [1]. Раколовки использовались без приманки. Средняя площадь, облавливаемая за сутки одной раколовкой, составляла 20 м^2, коэффициент уловистости принят равным 0,5 [2].

Для изучения размерно-возрастной структуры анализировались уловы, численность раков в которых была порядка 100–200 особей.

Расшифровка размерной структуры и определение возрастных классов начиналась с определения модальных значений длины раков в отдельных возрастных классах. Для этих целей общие сведения по размерно-возрастной структуре популяции длиннопалого рака взяты из работы [3] широкопалого рака – из [4], полосатого рака – из [5]. Уточнение границ возрастных классов широкопалого, длиннопалого и полосатого раков проводилось по анализу частотно-размерного распределения особей в популяциях конкретных водоемов, учитывая, что в пределах каждого возрастного класса размеры особей распределены в соответствии с законом нормального распределения. На общей размерной кривой частотного распределения каждой из видовых популяций отдельные возрастные группы будут выглядеть в виде участков прямых, которые интерпретируются как возрастные [6].

Поскольку пополнение популяции определяется самками, расчеты численности особей проведены только для самок. После выделения возрастных классов вся численность самок перераспределялась в соответствии с долей отдельных возрастных классов в общей размерной структуре облавливаемой части популяции. Далее рассчитывали плотность особей отдельных возрастных классов.

Для оценки общей численности самцов и самок количество самок умножали на два, предполагая равное соотношение полов [3].

Раков измеряли от острия рострума до конца тельсона.

Из-за селективности орудий лова, различий в распределении и поведении разновозрастных особей, длиннопалый и широкопалый раки возраста один-два года и полосатый рак в возрасте 1+ года, не облавливались или облавливались не в полной мере. Поэтому размерная структура уловов имела колоколообразную кривую распределения с восходящей левой ветвью и нисходящей правой (рис. 1). Данные по плотности самок в отдельных годовых классах считались репрезентативными, если численность последующего возрастного класса была меньше предыдущего.

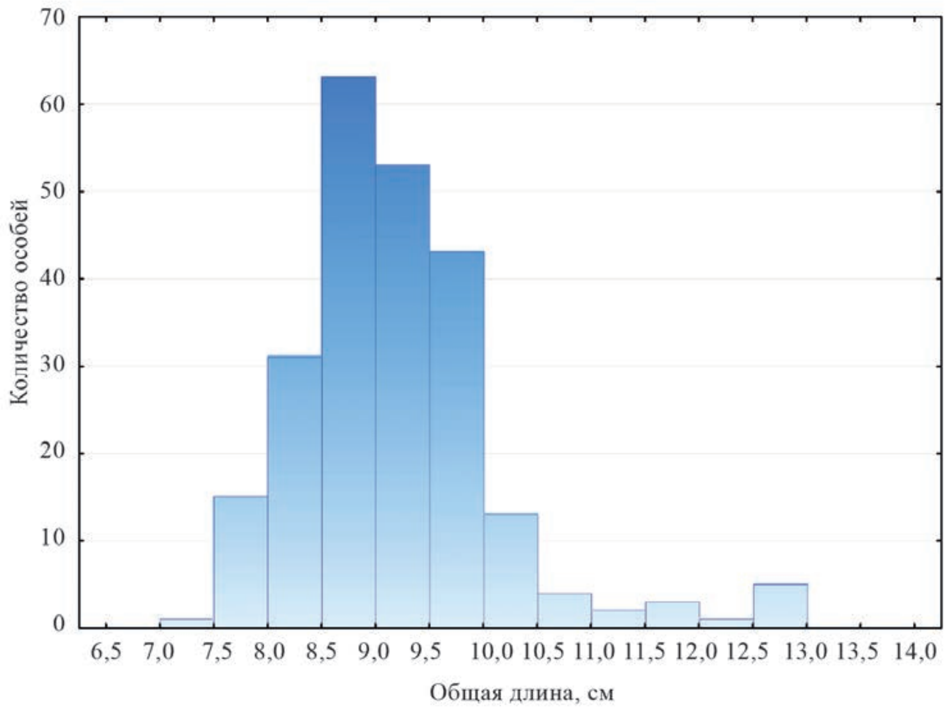

Рис. 1. Размерная структура самок длиннопалого рака в популяции оз. Олтушское, собранных 20 мая 2005 г.

Fig. 1. Size structure of female narrow-clawed crayfish in the population of Lake Oltushskoe, collected on May 20, 2005

После выделения возрастных групп и определения плотности, анализировалась убыль особей в правой нисходящей ветви размерного ряда, в которой численность особей убывала с увеличением возраста самок, что рассматривалось как отражение реальной убыли особей с увеличением размеров и возраста самок.

Для определения значений общей мгновенной смертности (Z) возрастных групп самок половозрелой части популяции использовалась линейная зависимость между натуральным логарифмом плотности самок как зависимой переменной и соответствующим возрастом как независимой переменной, а коэффициент наклона (угловой коэффициент) дает нам значение мгновенной смертности. Полевые данные по динамике размерно-возрастной численности самок были скорректированы в соответствии с полученными общими зависимостями.

Выживаемость (S) определяли как e^{-Z}, где e – основание натурального логарифма.

Плодовитость самок определяли в конце эмбрионального развития яиц, подсчитывая все яйца на плеоподах самок разной длины. Затем определялась зависимость плодовитости от длины самок и оценивалась их средняя плодовитость конкретных размерно-возрастных классов (f_x). Плодовитость самок перед выклевом личинок приравнена к количеству производимых самкой личинок первой стадии.

Плодовитость перед выклевом личинок у полосатого рака взята из работы [7].

Годовое пополнение или чистую скорость размножения (R) определяли умножением плотности самок (d_x) отдельных возрастных групп на их плодовитость перед выклевом личинок (f_x) и складывали полученные значения для всех возрастных групп половозрелых самок:

$$R = \sum d_x f_x.$$

Время генерации (T) или средний возраст, в котором самки в популяции воспроизводят потомство, определяли как сумму пополнения отдельных возрастных классов умноженную на возраст самок ($\sum d_x f_x\ x$) и деленную на общее годовое пополнение:

$$T = \sum d_x f_x\ x \ / \sum d_x f_x.$$

Годовую скорость роста популяции (λ) оценивали, возведя суммарное значения пополнения (R) в степень, обратную среднему времени генерации (T), по формуле

$$\lambda = R^{\ 1/T}\ [8].$$

Результаты исследования и их обсуждение

Исходные данные по плотности самок полосатого рака в возрасте 2–4 года (табл. 1) легли в основу определения годовой убыли половозрелых самок (рис. 2).

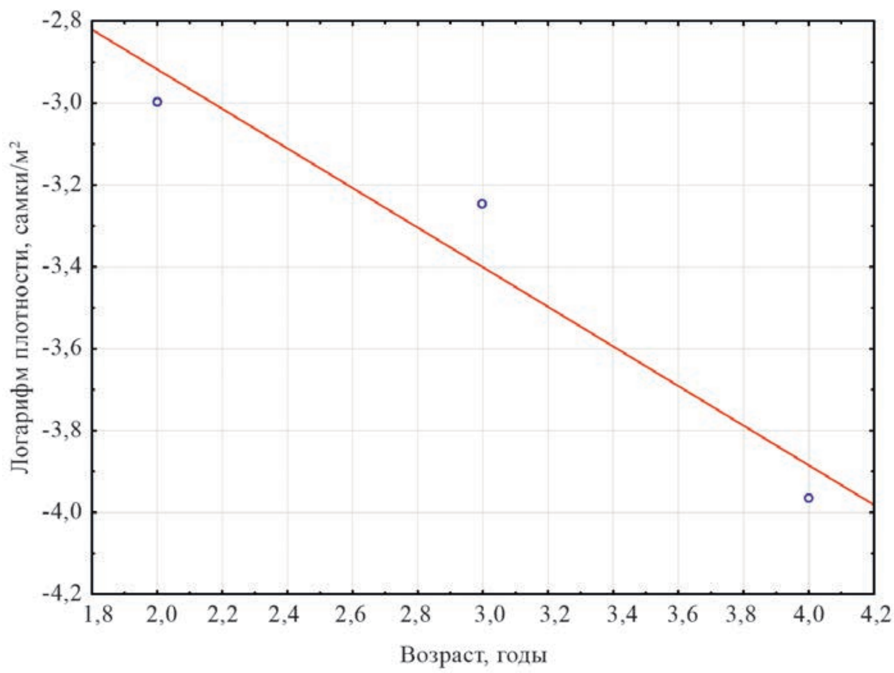

Рис. 2. Натуральный логарифм плотности самок в зависимости от возраста в популяции полосатого рака песчаного карьера

Fig. 2. Natural logarithm of female density as a function of age in a sand quarry spiny-cheek crayfish population

Зависимость описывается уравнением:

$$\ln D = -1{,}9497 - 0{,}4838{*}t;\ r = -0{,}96;\ p = 0{,}17, \qquad (1)$$

где D – плотность самок, t – возраст самок.

Линейная зависимость характеризуется высоким коэффициентом корреляции, но статистическая достоверность низкая, что объясняется малой выборкой, равной трем возрастным классам.

Выживаемость половозрелых самок (S) полосатого рака равна 0,6164 или 61,6 % ($S = e^{-0{,}4838} = 0{,}6164$).

Популяционные параметры полосатого рака представлены в табл. 1.

Суммарное годовое пополнение (R) от всех самок популяции составит 24,11 личинок/м^2.

Суммарное значение произведений возраста самок на ожидаемое число потомков равно 69,38.

Среднее время генерации T = 2,88 лет (69,38/24,11).

Увеличение численности за год λ =3,02 раза ($24{,}11^{\ 1/2{,}88}$).

От количества личинок до половой зрелости самок в возрасте два года доживает 0,4 % особей. При определении этой величины плотность самок в возрасте двух лет равную 0,054 самок/м^2 умножили на два, считая, что соотношение полов в популяции составляет 1:1.

Исходные данные по плотности самок длиннопалого рака в оз. Олтушское в возрасте 3–7 лет (табл. 2) легли с основу определения годовой убыли половозрелых самок (рис. 3).

Таблица 1

Популяционные показатели самок полосатого рака в песчаном карьере в окрестностях д. Михневичи

Table 1

Population indices of female spiny-cheek crayfish in a sand quarry in the vicinity of the village of Mikhnevichi

Возраст, годы (x)	1	2	3	4
Средняя длина, см	–	7,3	9,0	10,2
Плотность самок по уловам ловушек, самок/м^2		0,05	0,039	0,019
Расчетная плотность по уравнению 1, самок/м^2 (d_x)		0,054	0,033	0,020
Плодовитость перед выклевом личинок [7] (f_x)		172	257	317
Пополнение, инд./м^2 ($d_x f_x$)		9,29	8,48	6,34
Пополнение умноженное на возраст самок ($d_x f_x$ x)		18,58	25,44	25,36

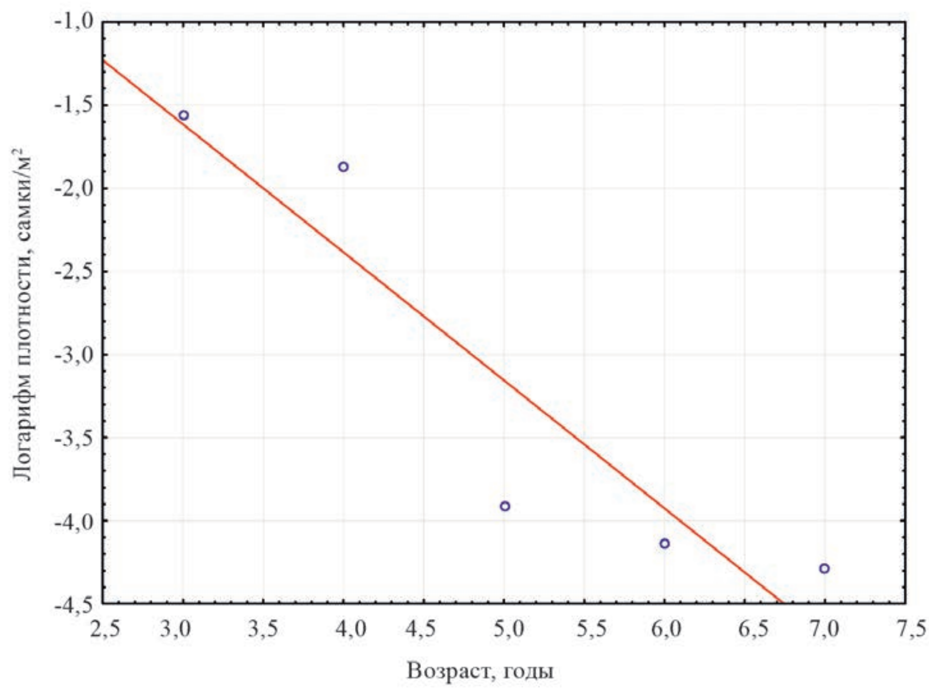

Рис. 3. Натуральный логарифм плотности самок в зависимости от возраста в популяции длиннопалого рака в оз. Олтушское

Fig. 3. Natural logarithm of female density as a function of age in the narrow-clawed crayfish population in Lake Oltushskoye

Зависимость описывается уравнением:

$$\ln D = 0{,}6962 - 0{,}7704{*}t;\ r = -0{,}92;\ p = 0{,}03, \qquad (2)$$

где D – плотность самок, t – возраст самок.

Зависимость логарифма плотности от возраста самок статистически достоверна. Выживаемость половозрелых самок (S) длиннопалого рака равна 0,4628 или 46,3 % ($S = e^{-0{,}7704} = 0{,}4628$).

По уравнению 2 рассчитаны популяционные показатели плотность самок (табл. 2).

Плодовитость в зависимости от длины самок длиннопалого рака перед выклевом личинок в оз. Олтушское описывается уравнением:

$$E = -187{,}6055 + 27{,}8622TL;\ r = 0{,}6325;\ p = 0{,}0009, \qquad (3)$$

где E – плодовитость перед выклевом личинок, TL – длина самки, см.

Таблица 2

Популяционные показатели самок длиннопалого рака в оз. Олтушское

Table 2

Population indices of female narrow-clawed crayfish in Lake Oltushskoye

Возраст, годы (x)	1	2	3	4	5	6	7
Средняя длина, см		7,3	8,6	9,5	10,6	11,9	12,9
Плотность самок по уловам ловушек, самок/м^2			0,209	0,153	0,020	0,016	0,008
Расчетная плотность по уравнению 2, самок/м^2 (d_x)			0,199	0,092	0,043	0,020	0,009
Плодовитость перед выклевом личинок (f_x)			52	77	108	144	172
Пополнение, инд./м^2 ($d_x f_x$)			10,35	7,08	4,64	2,88	1,55
Пополнение умноженное на возраст самок ($d_x f_x$ x)			31,05	28,32	23,20	17,28	10,85

Суммарное пополнение (количество личинок) составит 26,50 особей/м^2. Выживаемость от личинки до возраста 3 года будет 1,5 %, поскольку, как и для полосатого рака, плотность самок длиннопалого рака умножали на 2, считая соотношение полов равным.

Сумма произведений возраста самок на количество личинок в данном возрасте составит 111,15 разделив ее чистую скорость размножения (26,50), получаем среднее время генерации равное 4,19 года.

Годовая скорость роста популяции будет 2,19 (26,5 $^{1/4,19}$ = 2,19).

Данные по плотности самок широкопалого рака карьеров кирпичного завода в возрасте 3–6 лет (табл. 3) легли с основу определения годовой убыли половозрелых самок (рис. 4).

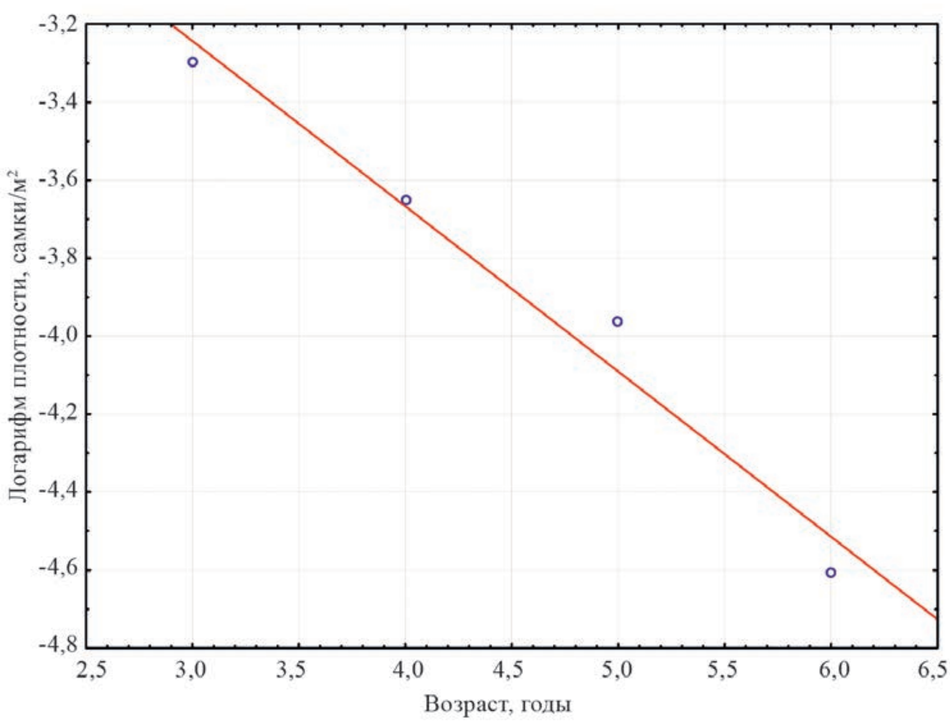

Рис. 4. Натуральный логарифм плотности самок в зависимости от возраста в популяции широкопалого рака карьера кирпичного завода

Fig. 4. Natural logarithm of female density as a function of age in a population of noble crayfish from a brickyard quarry

Зависимость описывается уравнением:

$$\ln D = -1{,}9713 - 0{,}4239 \cdot t;\ r = -0{,}98;\ p = 0{,}01, \quad (4)$$

где D – плотность самок, t – возраст самок.

Значение общей мгновенной смертности половозрелых самок широкопалого рака в карьере равно -0,4239 год$^{-1}$.

Выживаемость половозрелых самок при переходе в следующий годовой класс составит: $S = e^{-0,4239} = 0,6545$, или 65,4 %.

Плодовитость в зависимости от длины самок широкопалого рака перед выклевом личинок в карьере описывается уравнением:

$$E = -126,08 + 26,156\ TL;\ r = 0,61,\ p = 0,04, \qquad (5)$$

где E – плодовитость перед выклевом личинок, TL – длина самки, см.

Таблица 3

Популяционные показатели самок широкопалого рака карьера старого кирпичного завода

Table 3

Population indices of female noble crayfish from the quarry of the old brick factory

Возраст, годы (x)	1	2	3	4	5	6
Средняя длина, см			7,8	8,6	9,4	10,4
Плотность самок по уловам ловушек, самок/м^2			0,037	0,026	0,019	0,010
Расчетная плотность по уравнению 4, самок/м^2 (d_x)			0,039	0,026	0,017	0,011
% яйценосных самок			20	60	100	100
Плодовитость (f_x)			78	99	120	146
Пополнение, инд./м^2 ($d_x f_x$)			0,61	1,54	2,04	1,61
Пополнение умноженное на возраст самок ($d_x f_x$ x)			1,83	6,16	10,20	9,66

Годовое пополнение составит 5,8 инд./м^2. Общая плотность самок широкопалого рака в карьере, начиная с возраста 3 года, будет 0,093 самок/м^2. От личинок до начала половой зрелости в возрасте 3 лет доживает 1,3 % особей, до возраста 4 года – 0,9 %.

Сумма произведения возраста на количество личинок в конкретных возрастах составит 27,85, разделив ее чистую скорость размножения (5,80), получаем среднее время генерации равное 4,80 года.

Годовая скорость роста популяции будет $5,80^{1/4,80} = 1,44$.

За год популяции широкопалого рака в состоянии увеличить свою численность в 1,44 раза.

Результаты исследования и их обсуждение

Оценены динамические показатели аборигенных раков *A. astacus*, *P. leptodactylus* и инвазивного *F. limosus*. Годовая смертность раков облавливаемой ловушками части популяции изучалась путем оценки доли убыли смежных возрастных классов. Такой метод оценки смертности приемлем только для стабильных популяций, где соотношение раков в смежных возрастных классах остается постоянной. В нашем случае этот подход предполагает постоянство пополнения половозрелой части популяции и постоянное снижение численности с увеличением возраста особей. Популяция может рассматриваться как стабильная, если логарифмы плотности самок отдельных поколений в зависимости от возраста параллельны, что и было отмечено для популяции длиннопалого рака оз. Соминское [9]. Для популяций широкопалого и полосатого раков сделано аналогичное предположение.

Стабильность популяции определяется относительным постоянством пополнения с постоянством смертности. Обратная связь определяется усилением смертности молоди при увеличении плотности раков из-за каннибализма и недостатка убежищ, что увеличивает смертность половозрелых особей в случае высокой плотности последних. При высокой плотности помех, которые создают самцы в период откладки самками яиц на плеоподы, ведет к значительным потерям яиц. Потери яиц за время вынашивания кладки могут доходить до 50 % [10], в достаточно благоприятных условиях они не превышают 10 % [11]. Эти и другие механизмы обратных связей в популяциях раков обеспечивают стабильность возрастной структуры их половозрелой части, что делает возможным использование предлагаемого метода оценки смертности половозрелых особей.

В границах плотностей, которые представлены в работе, годовая скорость роста численности, время генерации и доля особей достигших половой зрелости не будут зависеть от плотности популяции.

О предельной емкости среды можно судить по максимальной плотности раков отдельных видов. Так, у полосатого рака в зарослях макрофитов в Польше она может достигать 77 инд./м^2 [5], а в Италии до 16,7 инд./м^2 [12]. У *A. astacus* и *P. leptodactylus* в водоемах Беларуси она не превышала 5 инд./м^2. В представленной работе предельная емкость среды не достигнута ни одним из рассматриваемых видов. Ростовые потенции в популяциях реализуются в полной мере.

С учетом самцов, численность которых принята равной самкам, плотность половозрелых особей находилась в границах 0,186–0,726 инд./м^2. Такая плотность достаточно далека от предельной емкости среды. Рассматриваемые популяции являются растущими. На кривой роста численности они находятся на участке с высокой скоростью роста численности. В полулогарифмическом масштабе этот участок роста численности аппроксимирован прямой, что и позволило определить смертность половозрелых самок. Значения годовой скорости роста на этом участке близко, но не равно максимальной скорости роста.

Для целей исследования важное значение имеет правильная оценка размерной и возрастной структуры. Для этого контрольная выборка особей должна быть многочисленной [13], что в определенной степени снижает случайные отклонения малых чисел от общей закономерности, а улов идентично отображать размерную структуру популяции.

Необходимо использовать орудия лова, которые адекватно отражают размерную структуру популяции. В данной работе использовались раколовки без приманки. В них раки попадают в результате двигательной активности. В то время как в раколовках с приманкой средние размеры особей статистически достоверно были больше на 1,5 см в сравнении с применяемыми без приманки. Следовательно, размерная структура уловов раколовок без приманки точнее отражает существующую в популяции возрастную структуру. Отметим, что только полный отлов всех раков с осушенного участка водоема позволяет точно определить размерно-возрастную структуру раков всех возрастных групп [14].

В табл. 4 обобщены популяционные показатели исследуемых видов.

Таблица 4

Популяционные показатели широкопалого, длиннопалого и полосатого раков в изученных водоемах

Table 4

Population indices of noble, narrow-clawed and spiny-cheek crayfish in the studied water bodies

Вид	Astacus *astacus*	Pontastacus *leptodactylus*	Faxonius *limosus*
Плотность половозрелых самок/м^2 ($\sum d_x$)	0,093	0,363	0,107
Годовое пополнение инд./м^2 ($R= \sum d_x f_x$)	5,80	26,50	24,11
Выживаемость от пополнения до половой зрелости, %	1,1*	1,5	0,4
Годовая выживаемость половозрелых самок, %	65,4	46,3	61,6
Среднее время генерации ($T = \sum d_x f_x x / \sum d_x f_x$)	4,80	4,19	2,88
Годовая скорость увеличения численности ($\lambda = R^{1/T}$)	1,44	2,19	3,02

Примечание. *Выживаемость определялась как средняя величина для половозрелых самок в возрасте 3 и 4 года.

Годовое пополнение минимально у широкопалого рака, в то время как у длиннопалого и полосатого оно вполне сопоставимо. Годовое пополнение определяется плотностью самок и их индивидуальной плодовитостью. Плодовитость является эволюционно сложившейся адаптацией к высокой смертности молоди в период роста и развития. Для отдельных видов плодовитость достаточно стабильная величина. У широкопалого рака в меняющихся условиях меняется скорость роста, но плодовитость характеризуется высоким постоянством [15], обнаруженные отклонения достаточно редки [16]. У длиннопалого рака водоемов Беларуси плодовитость за очень редким исключением также стабильно постоянная [11]. Другая составляющая годового пополнения – плотность самок является величиной изменчивой и у отдельных популяциях может различаться в 100 раз, что позволяет утверждать – годовое пополнение определяется плотностью половозрелых самок. Максимальная плотность ограничена предельной емкостью среды. Следовательно, годовое пополнение или чистая скорость размножения и емкость среды взаимосвязанные величины.

У рассматриваемых видов выживаемость молоди раков от времени появления личинок до достижения половой зрелости очень низкая, максимальна она у длиннопалого рака, минимальна у полосатого. Преимущество, которые полосатый рак мог бы иметь из-за высокой плодовитости на этапе роста и развития, полностью исчезает. Плодовитость перед выклевом личинок у полосатого рака в сравнении с аборигенными видами выше в 2,2 раза (считая по среднему значению для возрастных классов), но выживаемость молоди до достижения половой зрелости ниже в 3,6 раза. Рассматривать гораздо большую плодовитость полосатого рака в сравнении с аборигенными видами (как критерий его конкурентных преимуществ) нет оснований.

Численность половозрелых самок, их плотность обеспечивают ежегодное пополнение в гораздо больших масштабах, нежели плодовитость. Если переходить к предельной плотности особей, то преимущества будут получать виды, у которых большая емкость среды. Она максимальна у полосатого рака, что и дает этому виду конкурентные преимущества в сравнении с аборигенными видами.

В половозрелой части популяций для всех сравниваемых видов выживаемость самок различается незначительно и вполне сопоставима.

В немногочисленных работах, где отмечается естественная смертность раков, ее значения приводятся без объяснений способа расчета. Авторы, не вдаваясь в детали расчетов, считают возможным принять коэффициент естественной смертности сеголетков широкопалого рака равным 0,7 [17] или 0,9 [18]. Смертность молоди широкопалого рака в первое лето роста оценивается в 90 % [19], но в зимний период в условиях эксперимента с избытком корма и отсутствия хищников смертность ювенильных особей составила 9,2 % [20]. В период промысла смертность широкопалого рака составляет 28–66 % [21].

Выживаемость длиннопалого рака от личинки II стадии до возраста два года составила 1,04 % [22]. Выживаемость половозрелых особей за временной интервал равный одному году колеблется в значениях 49–52 % [9; 23].

Высокая смертность молоди полосатого рака отмечена в эксперименте [24], за зиму на первом году жизни смертность *F. limosus* может доходить до 88 % [25].

Как видим, колебания смертности значительны, а представленные в табл. 4 данные по смертности раков от выклева личинок до половой зрелости находятся в достаточно реальных границах.

Существенное преимущество получает полосатый рак при сравнении среднего времени генерации. У полосатого время генерации ниже в 1,6 раза в сравнении с аборигенными видами и, как следствие, годовая скорость увеличения численности выше в 1,4 раза.

Годовая скорость роста включает и пополнения, и выживаемость половозрелых особей, но в определенных пределах не зависит от плотности особей. Зависимая от плотности скорость увеличения численности будет регистрироваться в условиях нехватки ресурсов – убежищ, факторов, меняющих возрастную структуру половозрелых особей, и т. п. Если популяция полосатого рака является растущей, увеличивающей свою численность как недавно появившейся в карьере около д. Михневичи, то популяции широкопалого и длиннопалого рака не достигают предельной емкости среды по причине достаточно высокой степени промыслового изъятия и прежде всего вылова раков больших размеров, что снижает величины пополнения, но одновременно увеличивает выживаемость молоди из-за уменьшения внутривидовой конкуренции. Широкопалый рак внесен в Красную книгу страны, его лов запрещен и, как и следовало ожидать, выживаемость половозрелых особей широкопалого рака максимальна в сравниваемом ряду популяций.

Сведения по популяционным характеристикам других видов раков немногочисленны. В работе [26] рассматривается выживаемость и рост C*ambaroides japonicus* (de Haan, 1841) в малом ручье на о. Хоккайдо. Вид редкий, исчезающий. В статье представлены данные по продолжительности жизни, размерной и возрастной структуре популяции *C. japonicus*, в работе [27] имеются сведения по плодовитости вида. Этих данных достаточно, чтобы определить пополнение, длительность генерации, годовое увеличение численности по алгоритму, который используется для оценки демографических показателей популяций раков Беларуси.

Рассчитанные популяционные параметры C. *japonicus* составили: годовое пополнение – 40,11; время генерации – 6,92; годовая скорость роста популяции – 1,7. Рак *C. japonicus* значительно превосходит рассматриваемые виды раков по годовому пополнению и времени генерации. Годовая скорость роста численности *C. japonicus* вполне сравнима с таковой *A. astacus*. Оба вида являются редкими исчезающими и требуют срочных мер охраны, их годовая скорость увеличения численности меньше 2.

Заключение

Оценены динамические характеристики популяций широкопалого *A. astacus*, длиннопалого *P. leptodactylus* и полосатого *F. limosus* раков. Наибольшей скоростью популяционного роста обладает инвазивный чужеродный вид *F. limosus* (3,02 год$^{-1}$), наименьшей – редкий исчезающий вид *A. astacus* (1,44 год$^{-1}$). Преимущества быстро распространяющегося инвазивного вида полосатого рака в сравнении с аборигенными видами можно объяснить меньшим временем генерации и высокой скоростью роста численности, которая обеспечивалась высокой плотностью половозрелых особей. Рассматривать высокую плодовитость полосатого рака в сравнении с аборигенными видами (как критерий его конкурентных преимуществ) нет оснований. Основным популяционным показателем, позволяющим прогнозировать результаты межвидовой конкуренции, следует считать годовую скорость увеличения численности.

Библиографические ссылки

1. Aklehnovich A, Razlutskij V. Distribution and rate of spread of spinycheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Belarus. *BioInvasions Records*. 2013;2(3):221–225.

2. Алехнович АВ, Сливинска К, Молотков ДВ. Потенциальные запасы длиннопалого рака А*stacus leptodactylus* озер и водохранилищ белорусской части бассейна Западного Буга. *Природные ресурсы*. 2018;1:65–71.

3. Алехнович АВ. *Речные раки Беларуси в современных условиях: распространение, динамика численности, продукционно-промысловый потенциал.* Минск: Беларуская навука; 2016. 303 с.

4. Алехнович АВ. Возрастная структура, плодовитость популяции широкопалого рака заброшенных карьеров. *Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук.* 2022; 67(1):75–83. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-1-75-83.

5. Kossacowski J. Crayfish Orconectes limosus in Poland. *Freshwater Crayfish*. 1974;2:31–47.

6. Алимов АФ. *Введение в продукционную гидробиологию.* Ленинград: Гидрометиоиздат; 1989. 151 с.

7. Kozak P, Buric M, Policar T. The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (Orconectes limosus) under controlled conditions. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*. 2006;380(381):1171–1182.

8. Риклефс Р. *Основы общей экологии.* Москва: Издательство «Мир»; 1979. 424 с.

9. Алехнович АВ. Оценка выживаемости промысловой части популяции длиннопалого рака *Astacus leptodactylus* (Esch.). *Доклады НАН Беларуси.* 2012;5:82–86.

10. Alekhnovich AV. Comparative analysis of reproduction of narrow clawed crayfish *Astacus leptodactylus* Esch. (Crustacea, Decapoda, Astacidae) in its eastern area. *Freshwater Crayfish.* 1997;11:339–347.

11. Алехнович АВ. Плодовитость длиннопалого рака *Pontastacus leptodactylus* в водоемах Беларуси. *Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук.* 2023;68(2):147–153. https:// doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-2-147-153.

12. Pilotto F, Free G, Crosa G, Sena F, Ghiani M, Cardoso AC. The Invasive Crayfish Orconectes Limosus in Lake Varese: Estimating Abundance and Population Size Structure in the Context of Habitat and Methodological Constraints. *Journal of Crustacean Biology*. 2008;28(4):633–640.

13. Butler MJ, Stein RA. An analysis of the mechanisms governing species replacements in crayfish. *Oecologia*. 1985;66(2):168–177. DOI: 10.1007/BF0037985113.

14. Chadwick DDA, Pritchard EG, Bradley P, Sayer CD, Chadwick MA, Eagle LJB, Axmacher JC. A novel 'triple drawdown' method highlights deficiencies in invasive alien crayfish survey and control techniques. *Journal of Applied Ecology*. 2021;58:316–326. DOI: 10.1111/1365-2664.13758.

15. Skurdal J & Taugbøl T. Astacus. In: Biology of freshwater Crayfish. Oxford: Blackwell Science Ltd; 2002. p. 467–510.

16. Savolainen R, Westman K, Purstainen M. Fecundity of Finnish noble crayfish *Astacus astacus* L., and signal crayfish, Pacifastacus leniusculus, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish*.1997;11:319–338.

17. Cukerzis J. *Astacus astacus* in Europe. In: Holdich DM & Lowery RS (editors). Freshwater crayfish: biology, management and exploitation: . New York: Chapman & Haal; 1988. p. 309–340.

18. Meyer KM, Gimpel K & Brandl R. Viability analisis of endangered crayfish populations. *Journal of Zoology*. 2007;273(4):364–371.

19. Westman K, Savolainen R, Purstainen M. Development of European noble crayfish *Astacus astacus* (L.) and American signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) populations in a small Finnish lake – a 20 year study. *Freshwater Crayfish*. 1995;8:235–248.

20. Klefoth T, Bauschke S, Cetin A, Dührkoop L, Hohnhorst V, Rader V, Riemann P, Bohme J. Winter mortality and growth of juvenile noble crayfish (*Astacus astacus*) under realistic environmental conditions – Implications for conservation managementWinter mortality and growth of juvenile noble crayfish (*Astacus astacus*) under realistic environmental conditions – Implications for conservation management. *Limnologica.* 2023;103:126122. https://doi.org/10.1016/j.limno.2023.126122.

21. Vollestad LA, Dervo BK. Density and yield of the noble crayfish *Astacus astacus* in the River Skotsbergel. *Fauna Norvegica. Seria A.* 1990;11:27–33.

22. Бродский СЯ. *Фауна Украины. Речные раки.* Киев: Наукова думка; 1981. 212 с. Том 2. Выпуск 3.

23. Alekhnovich, A. Characteristics of populations of narrow-clawed crayfish in three Belarusian Lakes of the Baltic Sea catchment area. *Baltic Coastal Zone*. Serie 1. 2022;25:19–30.

24. Kozak P, Buřič M, Policar T, Hamačkova´ J, Lepičova A. 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. *Hydrobiologia*. 2007; 590(1):85–94.

25. Hamr P. Orconectes. In: Holdich DM, editor. Biology of Freshwater Crayfish. London: Blackwell Science Ltd.; 2002. p. 585–608.

26. Kawai T, Hamano T, Matsuura S. Survival and growth of the japanese crayfish Cambaroides japonicus in a small stream. *Hokkaido bulletin of marine science*. 1997;61(1):147–157.

27. Kawai T, Miyake S and T. Hamano T. Individual density and reproduction of *Cambaroides japonicus* (de Haan, 1841) in the southernmost habitat. *Researches on Crustacea*. 1990;19:55–61.

References

1. Aklehnovich A, Razlutskij V. Distribution and rate of spread of spinycheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Belarus. *BioInvasions Records*. 2013;2(3):221–225.

2. Alekhnovich AV, Slivinska K, Molotkov DV. *Potencialnie zapasy dlinnopaloga raka Astacus leptodactylus ozer i vodochranilitsh belorusskoi tchasty basseina Zapadnogo Buga* [Potential reserves of narrow-clawed crayfish Astacus leptodactylus in lakes and reservoirs of the Belarusian part of the Western Bug basin]. *Natural resources.* 2018;1:65–71. Russian.

3. Alekhnovich AV. *Raki Belarusi v sovremennikh uslovijakh: rasprostranenia, dinamika populatii, produktia I promisloviy potencial* [Crayfish of Belarus in modern conditions: distribution, population dynamics, production and commercial potential]. Minsk. Belaruskaja navuka; 2016. 303 p. Russian.

4. Alekhnovich AV. *Vozrastnaja struktura, plodovitost populatyi shirokopalogo raka zabroshenogo kar'era* [Age structure, fecundity of the population of noble crayfish of abandoned quarries]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*. 2022; 67(1):75–83. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-1-75-83. Russian.

5. Kossacowski J. Crayfish Orconectes limosus in Poland. *Freshwater Crayfish*. 1974;2:31–47.

6. Alimov AF. *Vvedenia v produccionnuy gidrobiologiu* [Introduction to production hydrobiology]. Leningrad: Gidrometioizdat; 1989. 151 p. Russian.

7. Kozak P, Buric M, Policar T. The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (Orconectes limosus) under controlled conditions. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture.* 2006;380(381):1171–1182.

8. Ricklefs R. *Osnovy ekologii* [Fundamentals of General Ecology]. Moscow: Publishing House «Mir»; 1979. 424 p. Russian.

9. Alekhnovich AV. *Ozenka vizivaemosti promislovai tchasti population Astacus leptodactylus* (Esch.) [Evaluation of survival of the commercial part of the narrow-clawed crayfish population *Astacus leptodactylus* (Esch.)]. *Reports of the National Academy of Sciences*. 2012;5:82–86. Russian.

10. Alekhnovich AV. Comparative analysis of reproduction of narrow clawed crayfish *Astacus leptodactylus* Esch. (Crustacea, Decapoda, Astacidae) in its eastern area. *Freshwater Crayfish.* 1997;11:339–347.

11. Alekhnovich AV. *Plodovitost dlinnopalogo raka Pontastacus leptodactylus v vodoemach Belarusi* [Fecundity of the narrow-clawed crayfish Pontastacus leptodactylus in the water bodies of Belarus]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus*. *Biological series*. 2023;68(2):147–153. https:// doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-2-147-153. Russian.

12. Pilotto F, Free G, Crosa G, Sena F, Ghiani M, Cardoso AC. The Invasive Crayfish Orconectes Limosus in Lake Varese: Estimating Abundance and Population Size Structure in the Context of Habitat and Methodological Constraints. *Journal of Crustacean Biology*. 2008;28(4):633–640.

13. Butler MJ, Stein RA. An analysis of the mechanisms governing species replacements in crayfish. *Oecologia*. 1985;66(2):168–177. DOI: 10.1007/BF0037985113.

14. Chadwick DDA, Pritchard EG, Bradley P, Sayer CD, Chadwick MA, Eagle LJB, Axmacher JC. A novel ‘triple drawdown’ method highlights deficiencies in invasive alien crayfish survey and control techniques. *Journal of Applied Ecology*. 2021;58:316–326. DOI: 10.1111/1365-2664.13758.

15. Skurdal J & Taugbøl T. Astacus. In: Biology of freshwater Crayfish. Oxford: Blackwell Science Ltd; 2002. p. 467–510.

16. Savolainen R, Westman K, Purstainen M. Fecundity of Finnish noble crayfish *Astacus astacus* L., and signal crayfish, Pacifastacus leniusculus, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish*.1997;11:319–338.

17. Cukerzis J. *Astacus astacus* in Europe. In: Holdich DM & Lowery RS (editors). Freshwater crayfish: biology, management and exploitation: . New York: Chapman & Haal; 1988. p. 309–340.

18. Meyer KM, Gimpel K & Brandl R. Viability analisis of endangered crayfish populations. *Journal of Zoology*. 2007;273(4):364–371.

19. Westman K, Savolainen R, Purstainen M. Development of European noble crayfish *Astacus astacus* (L.) and American signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) populations in a small Finnish lake – a 20 year study. *Freshwater Crayfish*. 1995;8:235–248.

20. Klefoth T, Bauschke S, Cetin A, Dührkoop L, Hohnhorst V, Rader V, Riemann P, Bohme J. Winter mortality and growth of juvenile noble crayfish (*Astacus astacus*) under realistic environmental conditions – Implications for conservation managementWinter mortality and growth of juvenile noble crayfish (*Astacus astacus*) under realistic environmental conditions – Implications for conservation management. *Limnologica.* 2023;103:126122. https://doi.org/10.1016/j.limno.2023.126122.

21. Vollestad LA, Dervo BK. Density and yield of the noble crayfish *Astacus astacus* in the River Skotsbergel. *Fauna Norvegica. Seria A.* 1990;11:27–33.

22. Brodsky SYa. *Visshie Raki* [Fauna of Ukraine. Crayfish]. Kyiv: Naukova dumka; 1981. 212 p. Volume 26. Issue 3. Ukrainian.

23. Alekhnovich, A. Characteristics of populations of narrow-clawed crayfish in three Belarusian Lakes of the Baltic Sea catchment area. *Baltic Coastal Zone*. Serie 1. 2022;25:19–30.

24. Kozak P, Buřič M, Policar T, Hamačkova´ J, Lepičova A. 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. *Hydrobiologia*. 2007; 590(1):85–94.

25. Hamr P. Orconectes. In: Holdich DM, editor. Biology of Freshwater Crayfish. London: Blackwell Science Ltd.; 2002. p. 585–608.

26. Kawai T, Hamano T, Matsuura S. Survival and growth of the japanese crayfish Cambaroides japonicus in a small stream. *Hokkaido bulletin of marine science*. 1997;61(1):147–157.

27. Kawai T, Miyake S and T. Hamano T. Individual density and reproduction of *Cambaroides japonicus* (de Haan, 1841) in the southernmost habitat. *Researches on Crustacea*. 1990;19:55–61.

Статья поступила в редколлегию 12.03.2025.
Received by editorial board 12.03.2025.