

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное агентство по рыболовству
Федеральное государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
Астраханский государственный технический университет
Дмитровский филиал

О.А. Котляр

**МЕТОДЫ
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
ИССЛЕДОВАНИЙ
(ИХТИОЛОГИЯ)**

Учебное пособие

Рыбное, 2004

Учебное пособие подготовлено
доц. каф. аквакультуры ДФ АГТУ, к.б.н., ст.н.с. - Котляр О.А.

Имеет гриф УМО (протокол № 2 от 09.04.04)
и допущено для использования в высших учебных заведениях,
осуществляющих подготовку студентов всех форм обучения по на-
правлению 561100 и специальности 311700 – «Водные биоресурсы
и аквакультура».

Рецензенты:

Заведующий кафедрой ихтиологии и экологии КГТУ, проф.
Шкицкий В.А.

Доцент кафедры ихтиологии и экологии КГТУ Уманский С.А.

Ведущий специалист ВНИИПРХ к.б.н., ст.н.с. Титарев Е.Ф.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
I. МЕТОДЫ СБОРА ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ	6
Метод средних и выборочных проб по П.В. Тюрину (1963)	6
Анализ видового состава промысловых уловов	17
II. ВАРИАЦИОННО-СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА БИОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА	22
Группировка данных, совокупность и вариационный ряд	22
Группировка данных при количественной дискретной вариации.....	23
Вариационный ряд и его графическое изображение	24
Основные характеристики вариационных рядов	25
Две группы показателей для характеристики вариационных рядов	25
Средняя арифметическая и ее свойства.....	26
Измерение вариации, вариационный размах и средние отклонения	27
Оценка достоверности собранного материала.....	29
О некоторых требованиях к средним в рыбохозяйственных исследованиях (по С.В. Козлиной, 1969).....	31
III. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА РЫБ	34
Морфология чешуи.....	37
Особенности определения возраста рыб по чешуе	42
Феномен Розы Ли.....	51
Особенности определения возраста рыб по костям и отолитам.....	52
IV. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ ПО ПИТАНИЮ РЫБ	68
Термины, используемые при характеристике питания.....	68
Сбор материала	70
Обработка содержимого желудочно-кишечного тракта.....	73
Цифровая обработка материалов по питанию рыб	78
Литературная обработка материалов по питанию	79
V. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИРНОСТИ И УПИТАННОСТИ.....	83
VI. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ.....	87
Способы размножения.....	87
Возраст наступления половой зрелости	88
Единовременное и порционное икрометание	91
Шкала зрелости	91
Коэффициент и индекс зрелости.....	93
Плодовитость.....	97
Жизненный цикл рыб (периоды, этапы, скачки).....	105
VII. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ	108
Абсолютные методы определения численности стада (на единице площади или в единице объема)	108
Относительные методы оценки численности стада рыб	124
Математические модели динамики численности рыб	127
VIII. ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ УЛОВОВ	130

Краткосрочные прогнозы поведения распределения промысловых рыб	130
Долгосрочные прогнозы вылова рыб.....	137
IX. ФАКТОР ЕСТЕСТВЕННОЙ СМЕРТНОСТИ И МЕТОДЫ ЕГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ	145
О биологическом обосновании промысловой меры	145
О биологическом обосновании допустимого прилова молоди.....	155
X. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ.....	158
Вариационно-статистический метод.....	158
Цитогенетический метод.....	161
Генетико-биохимический метод.....	165
Популяционно-фенетический метод.....	167
СПИСОК ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	168
ПРИЛОЖЕНИЕ. КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ	175

ВВЕДЕНИЕ

Для осуществления контроля за состоянием запасов, организацией рационального промысла и регулированием его на научной основе требуется оценка состояния запасов основных промысловых рыб и прогнозирование возможных уловов.

Промысловые прогнозы обычно составляются по двум направлениям: первое – ежегодная оценка состояния запасов для прогнозирования уловов на следующий год, второе – характеристика состояния запасов для обоснования перспективного плана развития рыбного хозяйства на длительный срок. Оба направления требуют различных методик. Если в первом случае необходимы количественные расчеты составных частей запаса и биологические обоснования их изменений, то во втором – достаточно учитывать лишь возможные изменения в составе стада в зависимости от климатических факторов и развития промысла.

В практике рыболовства в настоящее время применяются методы учета относительной численности и прямого учета стада рыб.

Прогнозирование ежегодных изменений запаса проводится преимущественно путем определения относительной численности рыб. Основу метода определения относительной численности рыб составляют четыре исходных процесса динамики популяции: пополнение, рост, вылов, естественная смертность.

Пополнение зависит от количества производителей, их биологических свойств и условий воспроизводства.

Промысловое стадо ежегодно формируется из остатка, сохранившегося от предыдущего лова и гибели от естественных причин и того пополнения, которое в каком-то объеме вступило в промысловый запас, то есть достигло половой зрелости или товарного размера.

Во внутренних водоемах видовой состав промысловых уловов часто весьма разнообразен, но существующая промысловая статистика, как правило, не дает верного представления о действительном соотношении видов. При приемке рыбы от рыбаков по видам обычно сортируют только крупную рыбу. Остальную рыбу включают в так называемые «сборные» сорта под различными наименованиями. Например, лещ крупный и мелкий, плотва крупная и мелкая, мелочь I, II и III групп, разная мелочь или мелочь – «не-разбор». Такие данные промысловой статистики, неправильно отражая действительное соотношение видов рыб, особенно младших возрастных групп, могут стать причиной серьезных ошибок как при оценке запасов и планировании уловов на ближайшие годы, так и при разработке мероприятий охранного, рыбоводного или мелиоративного характера. Поэтому регулярные анализы видового состава уловов во внутренних водоемах – задача столь же важная и необходимая, как и изучение возраста и темпа роста, возраста наступления половой зрелости и других биологических показателей.

I. МЕТОДЫ СБОРА ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛОВ

Основным источником ихтиологических материалов являются промысловые или контрольные уловы. Так как на крупных внутренних водоемах промысел обычно круглогодичный, но интенсивность его в разные сезоны неодинакова, сбор основного ихтиологического материала необходимо приурочить к главным сезонам промысла. На малых водоемах, где регулярного промысла нет, ихтиологические материалы следует собирать во время облова водоемов.

Однако не всегда, анализируя промысловые уловы, можно решать поставленные задачи. В ряде случаев, прежде всего на крупных водоемах необходимо проводить контрольные или экспериментальные ловы, которые наблюдательные пункты выполняют самостоятельно или совместно с рыбохозяйственными организациями.

О состоянии запасов той или иной рыбы в водоеме судят, прежде всего, по величине уловов за ряд последних лет, по количественному соотношению возрастных групп, возрасту наступления половой зрелости первой и массовой, которая, в свою очередь, зависит от темпа роста рыб.

По соотношению возрастных групп по годам в один и тот же биологический период года можно судить о величине пополнения, о тенденции увеличения или уменьшения запаса и интенсивности промысла. Зная естественный или теоретический предельный возраст рыбы или возраст наступления половой зрелости, можно определить коэффициент ее естественной смертности, который при наличии данных о весовом росте по возрастным группам позволит определить динамику нарастания промысловой ихтиомассы, установить наименьший промысловый размер и оптимальный коэффициент вылова, обеспечивающий наибольший улов.

Для сбора материалов, характеризующих возраст и рост рыбы, пользуются методом средних проб и выборочным методом. Первый является общепринятым, но в зависимости от условий работы и специфики изучаемого объекта следует применять оба метода.

Метод средних и выборочных проб по П.В. Тюрину (1963)

Средняя проба – это часть улова, отделяемая от него без выбора и с достаточной для практических целей достоверностью, характеризующая весь улов.

Величина средней пробы зависит от продолжительности жизни рыбы. Если жизненный цикл не превышает двух-трех лет, достаточно 50 экз., для рыб с жизненным циклом 9-10 лет берется 100 экз., для долгожителей – любое количество, доступное для обработки.

Пробы берут раз в пятидневку, но не менее трех проб за путину (в начале, середине и конце путины). При изучении редких рыб материалы накапливаются в течение всей путины.

Достоинство метода средних проб состоит в том, что собранные мате-

риалы достоверно отражают действительную возрастную структуру облавливаемой популяции.

Недостаток метода средних проб состоит в неравномерном распределении материала по возрастным группам, в них всегда количественно преобладают средневозрастные группы и крайне слабо, единично представлены младшие и старшие, следовательно, такие сборы не обеспечивают достаточной достоверности средних данных по линейному и весовому росту рыб у младших и старших возрастных групп.

В результате массовые промеры (когда измеряется любое возможное количество до 1/10 улова) тех же рыб при размерном анализе промысловых уловов из других орудий лова не могут быть трансформированы на возрастные группы с достаточной достоверностью.

Другой недостаток метода средних проб особенно в условиях малого рыболовства состоит в заведомой избыточности материала, на сбор и обработку которого требуются значительные траты времени.

При выборочном методе материал на возраст собирается в течение нескольких дней путем подбора рыб по классам длины в равном количестве (по 20-25 экз. в каждом классе).

Собранный материал распределяется по возрастным группам более равномерно, чем при способе средних проб. В связи с этим повышается достоверность средних показателей линейного и весового роста во всех возрастных группах и в значительной мере сокращается общий объем собранного материала.

Недостаток метода выборочных проб состоит в том, что собранный материал не отражает действительной возрастной структуры облавливаемой популяции.

То есть единственным выходом является сочетание обоих методов во всех случаях, когда это возможно в интересах экономии времени и труда, но без снижения достоверности получаемых данных.

Сочетание обоих методов, прежде всего, на водоемах малого рыболовства применяют при необходимости одновременного анализа видового и размерного состава промысловых уловов из всех орудий лова.

По П.В. Тюрину (1963), сбор материала на размерно-видовой состав и возрастной анализ для проходных (анадромных, катадромных) рыб проводится методом средних проб, так как выборочный метод не применим из-за отсутствия неполовозрелых рыб, в количестве одна проба в пятидневку, но не менее трех проб за сезон.

Для туводных рыб сбор материалов на возрастной состав проводят выборочным методом по 20-25 экз. на каждый класс длины. Так как размерный анализ промыслового улова весьма прост, то в короткий срок можно измерить большое количество рыб, а затем произвести трансформирование этих данных на возрастные группы. Достоверность этих сведений при одной и той же методике сборов за ряд лет вполне достаточна для практических целей.

Сбор производится в течение нескольких дней (5-10) из отцеживающих орудий лова в период преднерестовых или нерестовых скоплений или в пе-

риод основного промысла.

Из небольших озер возрастной материал собирается методом средних проб с одновременным анализом видового и размерного состава уловов. Количество материала для определения возраста на каждый класс длины может быть порядка 10 экз.

Особо важное значение имеют сроки сбора материалов. Материал на возрастной состав собирается в такой сезон, когда для характеристики линейного и весового роста по отдельным возрастным группам достаточно собранных данных и отпадает надобность в обратном расчислении роста (весна – для весенненерестующих рыб и осень – для осенненерестующих рыб).

Обратные расчисления длин и весов очень трудоемкая и длительная работа. Этим методом рекомендуется пользоваться лишь в некоторых случаях, например, при изучении проходных рыб, когда нет младших возрастных групп, акклиматизируемых видов или при поимке редких видов и т.п.

Если изучение ведется по полам, количество собираемого материала увеличивают вдвое.

При составлении контрольного размерного ряда для рыб длиной до 15 см берется классовый промежуток – 0,5 см, для рыб до 30 см – 1см, при длине от 30 до 60 см – 2см, для крупных рыб – 4 см.

Порядок сбора возрастного материала выборочным методом

Из партии рыбы, добытой или сданной на рыбоприемный пункт, подбирают рыбу по размерным группам. Затем ее измеряют, взвешивают, собирают материалы для определения возраста, определяют стадию зрелости половых продуктов, жирность, упитанность и степень наполнения желудка или кишечника.

Допустим, что наименьшие размеры анализируемой рыбы 4см, а наибольшие – 50 см, классовый промежуток размерного ряда принимается равным 2 см. Для каждого интервала длины берется 20 чешуйных проб. Этому условию удовлетворяет контрольный размерный ряд (табл. 1).

Таблица 1

Контрольный размерный ряд

День вылова	Количество рыбы длиной, см																				n				
	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42		44	46	48	50
Первый	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	5	8	12	12	10	12	10	12	5	7	2	1	1	-	100
Второй	-	1	3	5	8	10	8	12	10	7	5	1	2	5	5	3	5	5	3	1	-	-	1	100	
Третий	10	2	5	8	7	5	7	5	7	5	5	7	6	5	3	4	3	6	3	2	-	-	-	103	
Последний	10	3	8	-	-	5	5	3	-	3	2	-	-	-	-	3	-	-	7	5	3	1	1	59	
	20	6	16	11	15	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	16	20	10	4	2	2	382	

В первый день берут на анализ 100 рыб, на следующий – подбирают по

длине уже с учетом того, что было взято в первый день, а на третий день с учетом рыб, взятых в первый и во второй дни и т.д. В последующие дни подбирают остальные размеры. Чаще всего самые крупные размеры собрать не удастся, так как они очень редки. Важно собрать полный материал для характеристики самых младших возрастных категорий, начиная с годовиков. Если этих рыб в уловах нет, надо организовать их лов мальковым неводом.

Бланки контрольных размерных рядов по видам рыб должны храниться до тех пор, пока не будет собран весь необходимый материал.

При сборе материала на возраст выборочным методом следует придерживаться следующего порядка.

Из партии рыбы, добытой или сданной на рыбоприемный пункт, при помощи мерной доски и контрольного ряда предварительно отбирают рыбу исследуемого вида, нужных размеров в количестве, которое можно обработать за один раз. Отобранные экземпляры должны быть не травмированными, свежими, с неповрежденным чешуйным покровом на том месте, с которого будет взята чешуя.

При проведении биологического анализа измеряют длину (АД, АС, АВ, ОД) (рис. 1), определяют массу рыбы (целой и поротой), стадию зрелости половых продуктов, берут чешую или другие части тела для определения возраста, в некоторых случаях берут навеску икры из разных отделов яичника, определяют степень наполнения желудка или кишечника, упитанность.

Все данные биологического анализа заносятся в чешуйные книжки, а затем - в ихтиологический журнал.

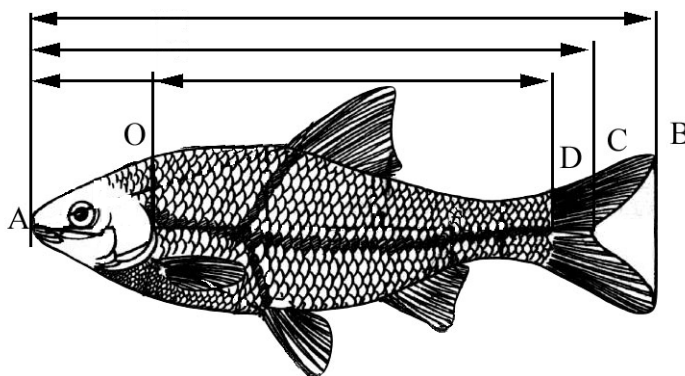


Рис. 1. Схема измерения рыб (АВ – от конца рыла до линии соединяющей концы хвостового плавника; АС – от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника; АД – от конца рыла до конца чешуйного покрова; ОД – длина тушки)

Чешуйные книжки и ихтиологические журналы инвентаризируются, они подлежат длительному хранению, так как со временем может появиться необходимость в проверке правильности определения возраста.

Состав промыслового стада Т.Ф. Дементьева (1976) предлагает устанавливать на основании отбора средних проб в количестве 5-6 за сезон.

Она рекомендует отбирать пробы в момент пика хода рыбы. Эти пробы

будут отражать преобладающий состав промыслового стада, тогда как в начале нерестовой миграции или середине нереста преимущественное значение имеют старшие возрастные группы и крупные особи, а в конце – самые молодые и мелкие.

Объем отбираемой пробы. Проба отбирается без выбора в количестве 50 экз. при трех возрастных группах, если в стаде 6-8 возрастных групп – 100 экз., когда же в стаде больше 12 возрастных групп, берется большее количество экземпляров на полный биологический анализ.

В результате обработки средних проб устанавливается состав нерестовой популяции или промыслового стада, изменение которого по отношению к составу стада за предыдущий год свидетельствует об изменении состояния запасов рыб.

ВНИРО и ихтиологическая служба ЦУРЭНа Главрыбвода рекомендует больше делать массовых промеров, а полный биологический анализ проводить выборочно для всех видов рыб, особенно на крупных рыбопромысловых водоемах.

Массовые промеры проводятся три или более раз, при этом меряется не менее 1000 экз. или 1/10 часть улова за путину, одновременно определяется средняя навеска.

Во время массовых промеров проводят отбор выборочных проб на определение возраста в количестве 20 экз. на каждый интервал размерного ряда, если изучение ведется отдельно по самцам и самкам, величину выборочной пробы удваивают. Всего за сезон берут одну или две выборочные пробы.

Выборочная проба обрабатывается на полный биологический анализ, при этом определяется возраст и процентное соотношение возрастных групп в каждом классовом промежутке, средняя арифметическая длина и масса у рыб одного возраста. Затем процентно-возрастное соотношение переводят на массовые промеры и получают возрастной состав уловов (табл. 2, 3, 4, 5). Это так называемый «размерно-возрастной ключ».

Таблица 2

Возрастной состав выборочной пробы, %

Возраст Длина, см	3+	4+	5+	6+	7+	N
20-22	5/25	12/60	3/15			20
22-24	1/5	7/35	11/55	1/5		20
24-26		5/25	12/60	3/15		20
26-28		7/35	11/55	1/5	1/5	20
28-30			11/55	3/15	6/30	20
30-32			6/30	10/50	4/20	20

Таблица 3

Размерный состав улова, см (по массовым промерам)

Длина, см	20 – 22 – 24 – 26 – 28 – 30 – 32	N
Количество, экз.	50 136 135 285 318 76	1000

Таблица 4

Возрастной состав выборочной пробы, %

Возраст Длина, см	3+	4+	5+	6+	7+	N
20-22	12/25	30/60	8/15			50
22-24	7/5	48/35	74/55	7/5		136
24-26		34/25	81/60	20/15		135
26-28		100/35	157/55	14/5	14/5	285
28-30			175/55	48/15	95/30	318
30-32			23/30	38/50	15/20	76

Таблица 5

Возрастной состав улова

Возраст, годы	3+	4+	5+	6+	7+	N
Количество, экз.	19	212	518	127	124	1000

Преимущества и недостатки данного метода:

- 1) Небольшой объем проб для определения возраста.
- 2) Получение достоверного материала на возраст по средним навескам и средней длине.
- 3) По данным характеристикам можно получить истинную картину, только в том случае, если весь год рыба растет одинаково и в этом водоеме нет других стад данного вида.

Метод «осреднения» К.М. Малкина. По К.М. Малкину и др. (1981) представление об общем составе стада складывается из частных характеристик, полученных из средних проб на различных промысловых участках, где могут концентрироваться разноразмерные рыбы, и из орудий лова с неодинаковой избирательной способностью. Поэтому для получения осредненных показателей, характеризующих какую-либо совокупность, требуется привести каждый размерный ряд в соответствие с «удельным весом» той составной части, которую этот ряд представляет и из которых складывается данная совокупность.

Пусть, например, промысел ведется в двух районах А и Б закидными неводами и ставными сетями. В каждом районе из каждого орудия лова должна быть собрана серия проб, суммируя которые, получают сводный размерный ряд в неводах или сетях того или другого района (табл. 6).

Расчет средних показателей, характеризующих всю популяцию данного водоема, представлен в табл. 7. При этом каждую цифру, входящую в размерный ряд из неводных и сетных уловов в районе А, следует умножить соответственно на долю данного орудия в промысле.

В данном случае неводной размерный состав из первого района (независимо от того, взят ли он в абсолютных числах или выражен в процентах) умножают на 80, а размерный ряд из сетей – на 20, так как 80% рыб данного вида вылавливается в районе неводами и только 20% сетями. Полученные про-

изведения в пределах каждого класса нужно суммировать и разделить на 100, то есть на сумму долей. Таким образом, сначала получают средний "взвешенный" показатель частоты встречаемости каждой размерной группы в уловах в районе А, затем в районе Б (умножая соответственно как видно из таблицы, неводные ряды на 42, сетные – на 58). Наконец, используя статистику вылова по районам, устанавливают «удельную массу» каждого района в вылове рыб данного вида. В нашем примере доля первого района в общем промысле составляет 14,3%, второго – 85,7%. Другими словами, это те постоянные множители, на которые надо соответственно умножить средние «взвешенные» размерные ряды из районов А и Б, чтобы, разделив потом, как было описано выше, сумму произведений по каждому классу на 100, получить общий «взвешенный» ряд размерного состава в водоеме.

Таблица 6

Размерный состав пробы

Район	Орудие лова	№ первичной пробы	Размерный состав, шт.							Всего	Доля орудия лова	
			20	22	24	26	28	30	32			34
А	Невода	1	2	38	60	120	48	14	6	-	288	80%
		2	-	12	47	69	18	4	-	-	150	
		3	3	17	45	50	40	18	2	-	175	
		Всего: шт.	5	67	152	239	106	36	8	-	613	
		%	0,8	10,9	24,8	39,0	17,3	5,9	1,3	-	100	
	Сети	1	-	-	6	19	95	80	17	1	218	20%
		2	-	1	9	20	101	43	8	-	182	
		3	-	-	9	27	89	80	18	1	224	
		Всего: шт.	-	1	24	66	285	203	43	2	624	
		%	-	0,2	3,8	10,6	45,7	32,5	6,9	0,3	100	
Б	Невода	1	8	14	73	40	12	1	-	-	148	42%
		2	7	23	100	29	11	2	1	1	174	
		3	2	17	90	82	12	2	2	-	207	
		4	10	20	86	18	9	1	-	-	144	
		Всего: шт.	27	74	349	169	44	6	3	1	673	
	%	4,0	11,0	51,9	25,1	6,5	0,9	0,5	0,1	100		
	Сети	1	-	-	2	12	87	62	13	2	178	58%
		2	-	1	2	18	99	47	4	1	172	
		3	-	-	2	22	69	40	8	-	141	
		4	-	1	3	13	73	17	6	1	114	
Всего: шт.		-	2	9	65	328	166	31	4	605		
%	-	0,3	1,5	10,7	54,3	27,4	5,1	0,7	100			

Одновременно, пользуясь описанными приемами, необходимо рассчитать «взвешенную» среднюю массу рыб в водоеме.

Материал для определения возраста следует брать в одно время с массовыми измерениями рыб. Обычно бывает достаточно одной пробы, но в тех случаях, когда наблюдаются реальные различия в росте рыбы на различных

промысловых участках или неодинаково растут самцы и самки, необходимо сбор проб и последующие расчеты вести дифференцированно по районам и полам.

Таблица 7

Средне-взвешенный размерный состав пробы, шт.

Район	Орудие лова	Размерный состав								Годовой улов		Доля района в годовом промысле, %	
		20	22	24	26	28	30	32	34	36	Ц		%
А	Невод	$\frac{5}{0,8}$	$\frac{67}{10,9}$	$\frac{152}{24,8}$	$\frac{239}{39,0}$	$\frac{106}{17,3}$	$\frac{36}{5,9}$	$\frac{8}{1,3}$	-	$\frac{613}{100}$	800	80	14,3
	Сети	-	$\frac{1}{0,2}$	$\frac{24}{3,8}$	$\frac{66}{10,6}$	$\frac{285}{45,7}$	$\frac{203}{32,5}$	$\frac{43}{6,9}$	$\frac{2}{0,3}$	$\frac{624}{100}$	200	20	
	Средн.* «взвешено»	$\frac{4}{0,6}$	$\frac{54}{8,8}$	$\frac{126}{20,5}$	$\frac{204}{33,2}$	$\frac{142}{23,1}$	$\frac{69}{11,2}$	$\frac{15}{2,4}$	$\frac{1}{0,2}$	$\frac{615}{100}$	1000	100	
Б	Невод	$\frac{27}{4,0}$	$\frac{74}{11,0}$	$\frac{349}{51,1}$	$\frac{169}{25,1}$	$\frac{44}{6,5}$	$\frac{6}{0,9}$	$\frac{3}{0,5}$	$\frac{1}{1,0}$	$\frac{673}{100}$	2500	42	85,7
	Сети	-	$\frac{2}{0,3}$	$\frac{9}{1,5}$	$\frac{65}{10,7}$	$\frac{328}{54,3}$	$\frac{166}{27,4}$	$\frac{31}{5,1}$	$\frac{4}{0,7}$	$\frac{605}{100}$	3500	58	
	Средн.* «взвешено»	$\frac{11}{1,7}$	$\frac{32}{5,0}$	$\frac{152}{24,0}$	$\frac{109}{17,2}$	$\frac{209}{33,0}$	$\frac{99}{15,6}$	$\frac{19}{3,0}$	$\frac{3}{0,5}$	$\frac{634}{100}$	6000	100	
	Средн.** «взвешено»	$\frac{10}{1,6}$	$\frac{35}{5,5}$	$\frac{148}{23,5}$	$\frac{123}{19,5}$	$\frac{199}{31,5}$	$\frac{95}{15,0}$	$\frac{18}{2,9}$	$\frac{4}{0,5}$	$\frac{632}{100}$			

Примечание: В числителе – частота встречаемости рыб определенного размера в шт., в знаменателе – в %.
* – «взвешено» в соответствии с долей вылова в районе рыб данного вида при помощи различных орудий лова
** – «взвешено» в соответствии с «удельной массой» различных районов в общем улове

Материал на возраст требуется собирать с таким расчетом, чтобы каждая размерная группа была представлена 20-30 экземплярами. Можно ограничиться и меньшим числом рыб «на возраст», но тогда нужно увеличить классовый промежуток в ряду размерных классов, то есть взять интервал длин не 20-22-24 и т.д., а 20-25-30 и т.д., что, в конечном счете, приведет к снижению точности в определении возрастного состава (табл. 8). Результаты определения возраста необходимо распределить по размерным группам, занести в таблицу и рассчитать их процентное содержание, принимая рыб в выборке за 100% (табл. 9).

Таблица 8

Средняя масса рыб, г

Возраст, годы	3	4	5	6	7	8	N
Средняя масса, г	105	130	180	250	290	350	
Число экземпляров	17	29	36	38	53	48	221

Таблица 9

Размерно-возрастной ключ

Размер, см	ВОЗРАСТ						Число рыб в возраст- ной вы- борке, шт.
	3	4	5	6	7	8	
1	2	3	4	5	6	7	8
20-22	12 41,4	17 58,6					29
22-24	5 19,2	10 38,5	10 38,5	1 3,8			26
24-26		2 7,1	18 64,3	8 28,6			28
26-28			7 22,6	12 38,7	12 38,7		31
28-30			1 3,8	15 57,7	8 30,8	2 7,7	26
30-32				2 8,0	16 64,0	7 28,0	25
1	2	3	4	5	6	7	8
32-34					14 46,7	16 53,3	30
34-36					3 11,5	23 88,5	26
	17	29	36	38	53	48	221

Примечание: в числителе- количество рыб, в шт.
в знаменателе – в %.

В зависимости от найденных процентов каждый показатель общего «взвешенного» вариационного ряда размерного распределения рыб в уловах, полученный путем неселективных массовых промеров, распределить по соответствующим возрастам. Количество рыб, приходящееся на долю каждого возраста, суммировать и по суммарному ряду рассчитать возрастной состав популяции (табл. 10).

Если в водоеме обитает не один, а несколько видов рыб, то главная задача, которая ставится при анализе улова – это установление действительного видового состава, чтобы по части улова судить обо всем водоеме.

Если водоем большой и на нем имеется несколько рыбопромысловых пунктов, то анализ производится на всех пунктах и при этом исходят из следующих положений:

1. Для надежной видовой и размерной характеристик промысловых уловов в течение каждого промыслового сезона проводят по главным промысловым орудиям не менее 7-9 анализов и по второстепенным – не менее 5 анализов.

2. Во всех случаях анализируются промысловые уловы наиболее типичных в конструкторском отношении орудий лова (по длине, высоте, размеру

ячеи, толщине нитки, густоте посадки полотна и т.д.).

3. Большую часть анализа в каждом сезоне проводят в наиболее уловистые периоды. Независимо от того, где произведен анализ (на лову или на приемном пункте), он должен соответствовать той сортировке рыбы, которая принята на рыбопромысловых пунктах. Только в этом случае данные анализов промысловых уловов можно распространять на всю рыбу, учитываемую промысловой статистикой.

Таблица 10

Размерно-возрастной ключ

Размер, см	ВОЗРАСТ						Число рыб в размерной пробе
	3	4	5	6	7	8	
20-22	41,4 4	58,6 6					10
22-24	19,2 7	38,5 13	38,5 13	3,8 2			35
24-26		7,1 11	64,3 95	28,6 42			148
26-28			22,6 27	38,7 48	38,7 48		123
28-30			3,8 8	57,7 115	30,8 61	7,7 15	199
30-32				8,0 7	64,0 61	28,0 27	95
32-34					46,7 8	53,3 10	18
34-36					11,5 1	88,5 3	4
Всего: шт.	11	30	143	214	179	55	632
%	1,7	4,8	22,7	33,9	28,2	8,7	100

Примечание: в числителе – количество рыб в % из таблицы №9
знаменатель – в штуках из таблицы №7

При анализе видового и размерного состава учитывают ту часть рыбы, которая используется для личных нужд и не отражается в документах.

Порядок работы при производстве полного биологического анализа на рыбопромысловом пункте:

- 1) партию рыбы, предназначенную для анализа, отделяют от всего улова;
- 2) на бланке для анализа выписывают копию приемной квитанции (для определения численности какого-то вида);
- 3) записывают название приемного пункта, фамилию бригадира, орудие лова, его тип и техническую характеристику, место и дату лова, погодные условия;
- 4) пробу сортируют по видам и взвешивают. Затем массу рыбы каждого вида увеличивают во столько раз, во сколько раз масса всего улова больше массы, взятой на анализ рыбы, это так называемый переводной

коэффициент, или коэффициент пересчета (отношение массы пробы к массе всего улова), он записывается в бланк по каждому виду;

- 5) анализ начинают с крупной и наиболее ценной рыбы, после этого обрабатывают пробы средних и мелких (обычно сборных) сортов;
- 6) анализу подлежат все сорта принятой рыбы, отмеченной в квитанции, недоработка какого-либо сорта не допускается.

Законченный анализ нумеруется и хранится по типам орудий лова. Видовой и размерный анализ улова показывает, что иногда даже в сортах крупной рыбы допускается смешение рыб разных видов. Например, значительное количество крупного и среднего леща добычки учитывают как щуку, а в группу крупного и среднего леща часто попадает густера. Это объясняется тем, что когда-то на этих рыб существовала одинаковая приемная цена, поэтому всю рыбу принимали одним сортом под названием того вида, который преобладал в уловах.

Обработка ихтиологического материала.

При обработке ихтиологического материала удобно пользоваться карточками (размером 6×10 см), на которых записывают все данные из чешуйной книжки или ихтиологического журнала, включая возраст рыбы. Эти карточки могут быть сгруппированы для обработки по любому признаку: по возрасту, длине, массе, полу, стадиям зрелости половых продуктов и т.п. (рис. 2).

Вид рыбы	Длина АД, АС, АВ, ОД, см
Орудие лова	Масса P ₁ (целой), г
	P ₂ (поротой), г
Дата взятия пробы	Возраст
Наблюдатель	Степень наполнения желудка, в баллах
	кишечника, в баллах
	Стадия зрелости половых продуктов:
	Самец
	Самка
	Жирность, в баллах
	Упитанность (по Кларку, по Фултону)

Рис. 2. Ихтиологическая карточка

Определив возраст рыбы, составляют таблицы, характеризующие линейный и весовой рост. Материал распределяют по возрастным категориям, для каждой из которых методами вариационной статистики вычисляют среднюю длину и массу. Иногда эти ряды делают отдельно по самцам и самкам, затем их объединяют (табл. 11, 12).

Из материалов таблицы 12 видно, что самки лишь немного крупнее самцов, поэтому для характеристики роста допустимо пользоваться объединенными данными по обоим полам.

Если наблюдения на водоеме производят систематически, то линейный и весовой рост дают за ряд лет (табл. 13).

Таблица 11

Размерно-возрастной состав сортов принятой рыбы

Товарные сорта по квитанциям	Виды рыб в сортах	Размерные ряды, см				Кол-во, экз.	Их масса в пробе, кг	Действительная масса в улове, кг	Переводной коэф.
		24	26	28	30 – 32				
Судак кр.	Судак	9	17	10	4	40	7	26	3,7
	Щука	6	22	35	41	89	53	159	3,0
Лещ кр.	Лещ	5	11	10	18	44	14	46	3,3
	Жерех		3	2	3	8	5	12	2,4

Таблица 12

Средняя длина и масса каждого вида в зависимости от возраста

Возраст, годы	Кол-во, экз.	Самки.		Кол-во, экз.	Самцы	
		длина, см	Масса, г		длина, см	масса, г
6	26	26,9	414	14	26,6	395
7	36	33,0	744	17	32,5	742
8	42	36,3	1018	66	34,1	846
9	24	37,1	1271	17	35,8	1202

Таблица 13

Линейный и весовой рост за ряд лет

Годы	Кол-во, экз.	Средняя длина, см					Средняя масса, г				
		3+	4+	5+	6+	7+	3+	4+	5+	6+	7+
1982	192	31,5	32,4	35,4	37,4	40,0	330	364	457	565	675
1983	714		32,8	35,1	37,0	39,8		410	498	576	720
1984	101		32,3	34,6	36,7	38,5		347	412	491	558
1985	300		32,7	35,0	37,0	39,5		350	423	402	653

По материалам табл. 13, не прибегая к обратным расчислениям, можно составить суждение о годах с хорошим и плохим ростом, делать из этого соответствующие выводы или искать причины подобных явлений.

Анализ видового состава промысловых уловов

При анализе видового состава уловов применяют два способа: простой и более сложный.

Первый применяется в том случае, когда достаточно приближенного анализа как видового, так и возрастного состава промысловых уловов из раз-

ных орудий лова, и воздействия этих орудий на запасы рыб. Этот способ применяется на небольших водоемах, которые облавливаются спорадически, на которых проводится мало наблюдений.

Второй – применяется при углубленном анализе видового состава промысловых уловов из разных орудий лова с использованием данных промысловой статистики в сезонном и годовом аспектах. При этом способе общие годовые уловы разных видов рыб выражаются численно по всем возрастным группам, сначала по типам орудий лова, а затем в целом по водоему.

Этот способ рекомендуется для крупных внутренних водоемов, в которых промысел носит регулярный характер, ихтиологические наблюдения ведутся систематически, а рыбохозяйственные организации учитывают рыбу по типам орудий лова. Если такого учета нет, то этот способ обработки анализов не применим.

Порядок работы при проведении первого анализа

Все анализы, относящиеся к данному виду промыслового орудия за отдельный сезон, объединяются в одну группу. По копиям приемных квитанций подсчитывается суммарную массу сданной рыбы по сортам. По данным анализов подсчитывается действительный состав уловов по видам рыб в ве-совом выражении и общая сумма в целом. Итоги выражаются в процентах. Результаты указываются в сравнительной таблице, которая дает ясное представление о сходстве и различии данных промысловой статистики с данными, получаемыми на основании анализа (табл. 14).

Таблица 14

Количество видов рыб в товарных сортах из улова данного орудия лова, %

Вид рыбы	Соотношение видов рыб в товарных сортах, %					
	Судак, кр.	Судак, ср.	Лещ, кр.	Лещ, ср.	Щука, кр.	Разная мелочь
Судак	100	100				
Лещ			85,1	86,3	14,9	43,4
Щука			12,4	13,7	83,5	1,7
Жерех			1,9		1,6	17,2
Язь			0,6			2,5
Чехонь						18,5
Синец						8,8
Густера						7,9
Всего: %	100	100	100	100	100	100
n	411	145	539	204	451	1354

Порядок работы при проведении второго анализа

Все анализы, относящиеся к данному виду промыслового орудия за отдельный сезон, объединяют в одну группу. По копиям приемных квитанций подсчитывают суммарную массу сданной рыбы по каждому сорту (породе, виду). Затем на основании анализов подсчитывают суммарную массу каждого вида. Полученные данные выражают в процентах, после чего составляют

вспомогательные таблицы процентных отношений видов уловов данного орудия лова (табл. 15).

Таблица 15

Действительный видовой состав уловов, ц

Виды рыб	Действительный видовой состав уловов по товарным сортам, ц							Итого	
	Судак, кр.	Судак, ср.	Лещ, кр.	Лещ, ср.	Щука, кр.	Разная мелочь	ц	%	
Судак	411	145					556	17,9	
Лещ			459	176	67	588	1290	41,7	
Щука			67	26	377	23	495	15,9	
Жерех			10		7	234	251	8,1	
Язь			3			33	36	1,2	
Чехонь						250	250	8,0	
Синец						119	119	3,8	
Густера						107	107	3,4	
Итого: ц	411	145	539	204	451	1354	3104	100,0	
%	10,4	5,9	21,5	8,2	18,0	30,0		100,0	

Из материалов табл. 15 видно, что действительный видовой состав отличается от данных промысловой статистики (по массе и процентному соотношению видов в сортах рыбы). Таким же образом обрабатывают анализы уловов по всем другим типам орудий лова.

Выводы по видовому составу

При наличии данных о видовом составе уловов по основным орудиям лова можно судить о характере рыболовства, о том, какие виды рыб многочисленны, начиная с молодых возрастов, на каких видах и возрастах базируется промысел: на охраняемых или малоценных, взрослых или молодых.

Составляя таблицы за ряд лет, выявляют колебания уловов отдельных видов рыб тем или иным орудием лова и общую тенденцию к увеличению или уменьшению их численности, а на основании этого устанавливается степень воздействия тех или иных промысловых орудий на запасы рыб и обоснованность мер по регулированию промысла и поддержанию запасов ценных рыб на должном уровне или по увеличению их. Анализ видового состава позволяет судить о средней навеске рыб разных видов и колебаниях ее по годам, что служит показателем интенсивности рыболовства на водоеме.

Обработка анализов уловов на размерно-возрастной состав

Для характеристики размерно-возрастного состава промысловых уловов размерные ряды по видам рыб обрабатываются двумя способами.

При первом способе анализа, относящиеся к тому или иному типу орудий лова, объединяются в одну группу, затем в каждом анализе число рыб, относящиеся к определенному классовому промежутку, умножается на переводной коэффициент (коэффициент пересчета).

В результате весь улов, послуживший для анализа, оказывается пересчитанным на количество экземпляров с разбивкой по классам длины. Суммарные размерные ряды выражают в процентах.

В связи с большой вычислительной работой по перечислению размерных рядов в возрастные группы выполняют ее только в отношении ценных и охраняемых видов рыб, для малоценных рыб достаточно ограничиться их размерной характеристикой, указав в скобках наименьшие, в середине преобладающие и наибольшие размеры в см (табл. 16).

Таблица 16

Действительный состав уловов неохраняемых видов рыб

Вид рыбы	Действительный состав уловов по анализам		Длина
	Кг	%	См
Плотва	393	9,3	4(9-11)15
Окунь	365	8,6	4(7-12)18
Ёрш	762	17,1	3(5-7)11

Второй способ обработки материалов применяется для наиболее ценных и охраняемых видов рыб. При этом первый и второй пункты такие же как в первом способе, то есть анализы, относящиеся к тому или иному типу орудий лова, объединяются в одну группу, затем в каждом анализе число рыб, относящееся к определенному классовому промежутку, умножается на коэффициент пересчета. Полученные размерные ряды каждого вида выписывают из всех анализов и суммируют в сводный ряд, одновременно суммируя и массу рыбы в этих рядах. Далее пользуются вспомогательными таблицами действительного видового состава уловов, а с помощью переводного коэффициента получают численность вида в весовом и абсолютном выражении (табл. 17).

Таблица 17

Численность вида в штучно-весовом выражении

Товарные сорта принятой рыбы	Масса рыбы в товарных сортах, ц	Действительная масса принятого леща, ц	Проанализировано только леща		Переводной коэффициент	Численность выловленного леща по сортам, тыс. экз.
			масса, ц	кол-во, тыс. шт.		
Лещ кр. и ср.	743	635	13,5	1,2	47,0	56,4
Щука кр.	451	67	5,2	0,6	12,9	7,2
Разная мелочь	1354	588	38,6	1,2	15,2	18,2

Например, масса леща в сорте «лещ крупный и средний» во всем улове составляет 635 ц, при этом масса измеренного леща (1,2 тыс. экз.) во всех анализах того же сорта составляет 13,5 ц, то есть переводной коэффициент будет $635:13,5=47,0$, а число рыб в данном сорте – $1,2 \text{ тыс.} \times 47,0=56,4 \text{ тыс.}$ На

полученный коэффициент умножают соответственно все цифры в классах размерно-возрастного ряда леща в данном сорте.

Суммарный числовой ряд в отдельных классах длины разбивают на возрастные группы. В результате весь улов изучаемого вида из каждого орудия лова будет выражен не только в весовом, но и в количественном выражении по отдельным возрастным группам в абсолютных значениях и в процентах.

Вывод: анализ размерно-весового состава дает возрастной состав промысловых уловов в процентах, а объединенные в таблицу количественно-возрастные характеристики данного вида по всем орудиям лова – сравнительную характеристику промыслового воздействия рыболовства на запасы данного вида.

Контрольные вопросы и задания

1. Массовая проба.
2. Выборочная проба.
3. Средняя проба.
4. Размерно-возрастной ключ.
5. Переводной коэффициент.
6. Метод осреднения.

II. ВАРИАЦИОННО-СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА БИОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Современная биология развивается исключительно быстрыми темпами. Одним из важных факторов, стимулирующих дальнейшее развитие различных областей естественных наук, является внедрение в них математики.

Широкое использование математики в ихтиологии началось в пятидесятых годах прошлого столетия, до этого она развивалась на основе качественного анализа явлений

Основы биометрии как науки о применении математических методов для изучения живых существ, были разработаны Гальтоном (1899).

Для внедрения математики в биологию имелись очень серьезные причины. Одной из них был переход от описательного метода изучения явлений к экспериментальному, а эксперимент неизбежно требовал количественной оценки явлений процессов.

При постановке экспериментов потребовалась разработка схем опытов, методы математического анализа результатов опыта и способы доказательства достоверности того или иного фактора.

Наконец, важнейшим обстоятельством, определившим применение математических и в частности математико-статистических методов, явилось установление факта, что многим биологическим явлениям свойственны статистические закономерности, обнаруживаемые при изучении совокупности, но не приложимые к отдельным единицам совокупности. При изучении биологических совокупностей, являющихся типично статистическими, оказалось целесообразно применять методы математической статистики, которую в применении к биологии стали называть биологической статистикой.

Группировка данных, совокупность и вариационный ряд

Всякое множество отдельных, отличающихся друг от друга и вместе с тем сходных в некоторых существенных отношениях объектов составляет так называемую совокупность. Совокупностями являются, например, особи какого-либо вида рыб из улова. В состав совокупности входят различные члены или единицы, т.е. каждая отдельная рыба. Обычно число единиц совокупности называют объемом совокупности и обозначают латинской буквой n . Единица совокупности может характеризоваться определенными признаками, например, длина и масса рыбы в какой-то пробе. Каждый изучаемый признак принимает разные значения у различных единиц совокупности, он меняется в своем значении от одной единицы совокупности к другой. Это различие между единицами совокупности называется вариацией или дисперсией (т.е. рассеиванием). Мы говорим «признак варьирует». Это означает, что он принимает разные значения у разных признаков у разных членов совокупности. Значение или меру признака называют вариантой и обозначают латинской буквой x . В таком случае ряд вариантов в совокупности следует обо-

значить как $x_1 x_2 x_3 \dots x_n$. Общее обозначение любой варианты x_i . Значок i – порядковый номер варианты.

Совокупность может состоять из других более частных совокупностей, так, например, общая проба из улова, разделенная по сортам или видам рыб. Наиболее общую совокупность называют генеральной. Генеральная совокупность может состоять из большого количества единиц, изучить которые все не представляется возможным. Поэтому практически приходится иметь дело со сравнительно небольшими, выборочными совокупностями.


При изучении единиц совокупности по тем или другим признакам необходимо записать полученные данные. Лучше всего эти записи производить на карточках, которые можно группировать любым способом, или в ихтиологическом журнале. При большом объеме собранных материалов обработка может производиться счетной техникой.

Способ обработки данных зависит от характера вариации изучаемых признаков. Различия между вариантами могут быть прерывными (дискретными) и непрерывными. В первом случае они выражаются целыми числами, между которыми нет и не может быть перехода. Например, количество лучей в плавниках.

При непрерывной вариации значения вариант необязательно выражаются только целыми числами. Все зависит от степени точности, которая принимается для характеристики данного количественного признака, например, граммы для обозначения массы рыб, миллиграммы – для обозначения массы кормовых организмов.

Однако во всех этих и подобных случаях существует непрерывная вариация, выражающаяся в том, что между вариантами возможны все переходы

Группировка данных при количественной дискретной вариации

При количественной вариации необходимо предварительно наметить классы, охватывающие все полученные количественные данные, от минимальных до максимальных. Группировку отдельных вариант лучше всего провести по значениям отдельных вариант. Например, число лучей в горизонтальном ряду варьирует от 45 до 54. Составляется таблица с намеченными 9-ю классами и в соответствующие горизонтальные строчки разносятся все варианты, начиная от первой. Обозначаются они так: первые четыре варианты данного класса точками, а последующие – черточками, соединяющими четыре точки. Число 10 в таком случае будет фигурой .

В случае если дискретный признак сильно варьирует, лучше наметить классы, охватывающие несколько значений вариант, например, 40-41 или 40-42.

Вопрос о распределении выборки в безынтервальный и интервальный ряды решается в зависимости от размаха и характера варьирования признака. Если признак варьирует дискретно и слабо, то есть в узких границах, выборка распределяется в безынтервальный ряд, если же в широком диапазоне, то независимо от того, как варьирует признак, дискретно или непрерывно, вы-

борка распределяется в интервальный ряд. При этом важно, чтобы намечаемая ширина классового интервала удовлетворяла определенным требованиям.

Дело в том, что построение вариационного ряда преследует двоякую цель: выявление закономерности варьирования признака и как способ, облегчающий вычисление статистических характеристик варьирующего объекта.

Грубая группировка исходных данных, когда намечаются слишком широкие или слишком узкие классовые интервалы, скажется на точности определения числовых характеристик. Приблизительно оптимальное число классов K определяют по следующей таблице 18.

Таблица 18

Объем выборки и число классов при вычислении статистических характеристик

Объем выборки (от-до)	Число классов
25-40	5-6
40-60	6-8
60-100	7-10
100-200	8-12
> 200	10-15

Более точная величина K определяется по формуле 1 Стерджеса (1926)

$$K = 1 + 3,32 \lg n \quad (1)$$

или по формуле 2 Брукса и Карузерса (1963)

$$K = 5 \lg n \quad (2)$$

В тех случаях, когда по вариационному ряду вычисляются численные характеристики (средняя, дисперсии) следует выделять 15-20 классов, независимо от числа наблюдений (Юла, Кендэл, 1960).

Вариационный ряд и его графическое изображение

После распределения всех вариантов по классам получают ряды, которые называются вариационными. По вариационному ряду можно судить о границах (min и max) и о характере вариации. Класс, обладающий наибольшей частотой называется модальным, значения же крайних классов – лимитами или пределами.

Всякий вариационный ряд можно изобразить графически. Существует несколько способов изображения конкретных вариационных рядов. Первый из них применяется при дискретной (прерывистой) вариации, но в том слу-

чае, если классы намечены по отдельным значениям вариантов, носит название полигона распределения. При построении полигонов нужно всегда доводить их справа и слева до нулевых, то есть до тех соседних классов, в которых уже нет ни одной варианты.

В том случае, когда частота встречаемости выражается не перпендикуляром, а столбиком, основанием которого являются значения класса, график носит название гистограммы или номограммы (рис. 3).

Графическое изображение вариационного ряда это показатель более совершенного анализа.

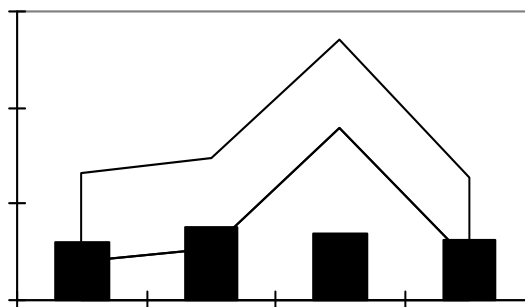


Рис. 3. Графическое изображение вариационных рядов: линиями или столбиками (перпендикулярами)

Основные характеристики вариационных рядов

Каждый вариационный ряд и его графическое изображение – это как бы «сгущение» исходного фактического материала, превращение его в наглядную форму. Однако этого недостаточно. Очень важно получить характеристики совокупности, которые были бы выражены цифровыми показателями. С их помощью можно сравнивать различные ряды. Одним из простейших способов количественной характеристики вариационного ряда является указание на его размах, то есть на верхнюю и нижнюю границы, которые обычно называются лимитами. Лимиты не указывают на то, как распределяются по изучаемому признаку отдельные члены совокупности. Вот почему для характеристики членов совокупности нужны такие показатели, которые отражали бы свойства всех ее членов.

Две группы показателей для характеристики вариационных рядов

Вариационные ряды могут различаться:

а) по тому значению признака, вокруг которого концентрируется большинство вариантов. Это значение признака отражает как бы уровень развития признака в данной совокупности, или иначе центральную тенденцию ряда, то есть типичное для ряда;

б) по степени вариации вокруг уровня, по степени отклонения от центральной тенденции ряда.

Соответственно этому статистические показатели разделяются на две

группы: показатели, которые характеризуют центральную тенденцию ряда, или уровень ряда, и показатели, измеряющие степень вариации.

К первой группе относятся различные средние величины: мода, медиана, средняя арифметическая, средняя геометрическая. Ко второй: вариационный размах, среднее абсолютное отклонение, среднее квадратическое отклонение, варианса (или дисперсия), коэффициенты асимметрии и вариации.

Мода и медиана. Например, в вариационном ряду массы леща 47 экз. из 100 имели массу 1200 г, то есть класс 1200 г обладал наибольшей частотой. Такой класс был назван модальным. Значение же модального класса называют модой и обозначают символом M_o . Величина моды является как бы типичной для всей совокупности. В случае же, когда модальным является класс 1200-1400, то есть охватывает несколько значений вариант, то для его характеристики необходимо вычислить среднее значение класса. Оно равно $\frac{1200 + 1400}{2} = 1300$. В таком случае $M = 1300$.

К числу средних величин относится также медиана. Медиана – это среднее значение варианты, находящееся точно в середине ряда.

Чтобы найти такую варианту, надо сначала расположить все варианты по порядку от минимальных до максимальных значений. Такое расположение вариант называется ранжировкой. В нечетном ряду, состоящем из 25 вариант, медиана будет 13 по счету, при четном числе вариант берут значения двух соседних срединных вариант и сумму их делят на два.

Модой и медианой пользуются, когда данные не являются чисто количественными и не могут быть представлены в виде точного вариационного ряда, например, степень наполнения желудков или ожирение, выраженные в баллах. Тогда мода и медиана могут достаточно хорошо характеризовать типичное в совокупности.

Обычно же, когда изучаемая совокупность, достаточно однородна и вариации внутри нее чисто количественные, выгоднее пользоваться другими средними величинами.

Средняя арифметическая и ее свойства

Нахождение средней арифметической – это, в сущности, замена индивидуальных варьирующих значений признаков отдельных членов совокупности некоторой уравненной величиной при сохранении основных свойств всех членов совокупности. Этому условию в наибольшей степени удовлетворяет, так называемая средняя арифметическая, обозначаемая через символ M . Она вычисляется по формуле 3:

$$M = \frac{\sum x}{n}, \quad (3)$$

где M – средняя арифметическая;

\sum – знак суммирования;

x – результат измерения признака у каждого объекта;

n – число объектов в группе.

Применение более сложных формул для вычисления средней арифметической необходимо только для облегчения счетной работы при отсутствии достаточной счетной техники. При этом надо помнить, что облегчение расчетов получается за счет небольшого практически незаметного снижения точности определения средней.

Если нет счетной техники и требуется усреднить признак в многочисленной группе, когда непосредственное сложение становится затруднительным, применяется обходный путь расчета средней арифметической величины – через составление вариационного ряда, например, методом произведений.

Измерение вариации, вариационный размах и средние отклонения

Средняя арифметическая указывает на то, какое значение признака наиболее характерно для данной совокупности. Но сама по себе она еще недостаточна для характеристики совокупности, так как главной особенностью ее является наличие разнообразия между ее членами, то есть вариации. Если бы не было вариаций, то информацию можно было бы получить по одному члену совокупности.

Учет вариации того или иного признака имеет чрезвычайное значение. Определение вариационного размаха, то есть разницы между минимальным и максимальным значениями вариант может указать на степень вариации, но этого недостаточно, так как крайние величины в рядах не очень устойчивы и легко сдвигаются, во вторых, распределение отдельных вариант в рядах может быть различным.

Вот почему для характеристики различий между отдельными значениями случайной переменной, например, длина рыбы, нужен такой показатель, который обобщал бы колеблемость всех вариант. Для этого надо сравнивать варианты или друг с другой или с какой-то постоянной величиной. В качестве последней лучше всего взять среднеарифметическую.

Раньше для получения этого показателя, носящего название среднего отклонения и среднего абсолютного отклонения, брали сумму отклонения средних вариант, то есть разницу между значениями отдельных вариант каждой варианты и средней арифметической и делили ее на n то есть получали

величину $\frac{\sum (M_1 - M)}{n}$:

$$b_1 = \frac{\sum pa}{n} \quad (4).$$

Однако оказалось, что среднее отклонение не улавливает истинной закономерности вариации, то есть рассеивания вариант в совокупности или в вариационном ряду вокруг средней арифметической.

Оценка достоверности собранного материала

Проблема достоверности занимает видное место в статистической теории.

Напомним, что генеральная совокупность – это вся подлежащая изучению совокупность данных объектов. В пределе она рассматривается как состоящая из бесконечно большого количества отдельных единиц. Та часть совокупности, которая подвергается исследованию, называется выборочной совокупностью или просто выборкой. Оба типа совокупностей характеризуются одинаковыми закономерностями и для их характеристики могут быть вычислены статистические показатели: средняя арифметическая и средне квадратическое отклонение.

Оказывается, что отдельные значения среднеарифметических выборок варьируют вокруг среднеарифметической генеральной совокупности M (мю). Вариация же выборочных средних вокруг M (мю) может быть измерена своим средним квадратическим отклонением, своей сигмой. Эта сигма получила название средней ошибки или среднеквадратической ошибки. Именно она указывает на степень близости M и m .

Средняя ошибка для M может быть вычислена по формуле 7:

$$m_M = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}. \quad (7)$$

Она является ни чем иным, как среднеквадратическим отклонением вариационного ряда, составленного из отдельных значений M .

Для изучения закономерностей вариации при нормальном распределении широко пользуются так называемым нормированным отклонением, которое обозначается буквой t , и представляет собой отклонение той или другой варианты от средней арифметической, выраженное в сигмах:

$$t = \frac{M_1 - M}{\sigma}. \quad (8)$$

Размещение вариантов в вариационном ряду при нормальном распределении характеризуется определенными закономерностями.

Дело в том, что в нормальной кривой отклонения от средней арифметической укладываются в 6 сигм: 3 сигмы вправо и 3 сигмы влево от средней.

Для установления разницы между средними арифметическими двух рядов надо воспользоваться нормированным отклонением t , которое примет следующую формулу 9:

$$t = \frac{M_1 - M_2}{S_{(M_1 - M_2)}} = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}, \quad (9)$$

где числителем является разница между средними арифметическими двух групп (знак разницы не имеет значения), ее сокращенно обозначают буквой d . В знаменателе же средняя ошибка этой разницы, т.е. $S_{(M_1-M_2)}$, или более сокращенно Sd . Тогда:

$$t = \frac{d}{Sd}. \quad (10)$$

Вероятность достоверности находится либо по таблицам нормального интеграла вероятности, при отсутствии таблиц можно исходить из правила 3-х сигм: если разница превышает свою ошибку почти в 3 раза, она достоверна с вероятностью не менее 0,99. Но в таком высоком значении t нет необходимости. Если $n > 30$, то $t = 2,58$ гарантирует достоверность разницы с вероятностью 0,99, или ошибка не больше 3-х сигм.

Достоверность выборочной разницы измеряется особым показателем, который можно назвать критерием достоверности разницы.

$$t = \frac{d}{m_d} \geq t_{st} (Vd = n_1 + n_2 - 2), \quad (11)$$

где $d = M_1 - M_2$ – разность выборочных средних;

$m_d = \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$ – ошибка выборочной разности;

t_{st} – стандартное значение критерия, определяемое по таблицам критериев Стьюдента (табл. 19), для заданного порога вероятности безошибочных прогнозов (0,95; 0,99; 0,999), в зависимости от числа степеней свободы n_1 , n_2 – численности сравниваемых выборок

$Vd = n_1 + n_2 - 2$ – число степеней свободы для разности двух средних.

При использовании критерия достоверности разности возможны два случая:

1) $t_d \geq t_{st}$ – полученный в исследовании критерий достоверности равен или превышает стандартное значение критерия, найденное по Стьюденту. В этом случае разность достоверна с определенной надежностью, т.е. соответствует по знаку генеральной разности. Если эмпирический критерий равен или превышает первый порог, он подчеркивается одной чертой, если равен или превышает второй и третий пороги, он подчеркивается двумя или тремя чертами.

2) $t_d < t_{st}$ – полученный критерий достоверности меньше стандартного значения для минимального или требуемого порога вероятности. В этом случае разность не достоверна, что значит:

- а) по выборочной разности нельзя сделать никакой оценки генеральной разности;
- б) осталось невыясненным, какая из двух средних больше;

в) осталось недоказанным как наличие, так и отсутствие различия между генеральными средними.

За минимальный порог достоверности в подавляющем большинстве принимается первый порог, соответствующий вероятности безошибочных прогнозов $\beta_1 = 0,95$. Эмпирический критерий при недостаточной разнице подчеркивается волнистой чертой.

Таблица 19

Критические значения t критерия Стьюдента для трех уровней значимости (α) и чисел степеней свободы (K)

Числа степеней свободы ($K = n_1 + n_2 - 2$)	Уровни значимости, %			Числа степеней свободы ($K = n_1 + n_2 - 2$)	Уровни значимости, %		
	5	1	0,1		5	1	0,1
1	12,71	63,66	-	18	2,10	2,88	3,92
2	4,30	9,92	31,60	19	2,09	2,86	3,88
3	3,18	5,84	12,92	20	2,09	2,85	3,85
4	2,78	4,60	8,61	21	2,08	2,83	3,82
5	2,57	4,03	6,87	22	2,07	2,82	3,79
6	2,45	3,71	5,96	23	2,07	2,81	3,77
7	2,37	3,50	5,41	24	2,06	2,80	3,75
8	2,31	3,36	5,04	25	2,06	2,79	3,73
9	2,26	3,25	4,78	26	2,06	2,78	3,71
10	2,23	3,17	4,59	27	2,05	2,77	3,69
11	2,20	3,11	4,44	28	2,05	2,76	3,67
12	2,18	3,05	4,32	29	2,05	2,76	3,66
13	2,16	3,01	4,22	30	2,04	2,75	3,65
14	2,14	2,98	4,14	40	2,02	2,70	3,55
15	2,13	2,95	4,07	60	2,00	2,66	3,46
16	2,12	2,92	4,02	120	1,98	2,62	3,37
17	2,11	2,90	3,97	∞	1,96	2,58	3,29
P	0,05	0,01	0,001		0,05	0,01	0,001

(Цитировано по П.Ф. Рокицкому (1961), И.Ф. Правдину (1966), Г.Ф. Лакину (1980))

О некоторых требованиях к средним в рыбохозяйственных исследованиях
(По С.В. Козлитинной, 1969)

Средняя величина может быть надежным и объективным показателем лишь тогда, когда при ее вычислении соблюдаются определенные правила. К числу основных из них можно отнести следующие:

- 1) Однородность изучаемого материала, которая достигается путем использования данных, относящихся к районам или водоемам с незначи-

тельными пространственными контрастами, в случае значительных контрастов необходимо выделять районы с характерными концепциями.

- 2) Исключение систематических ошибок, к которым относятся в основном инструментальные ошибки, влияющие более или менее одинаково на весь ряд наблюдений. Устранить эти ошибки можно только путем введения поправок. Например при определении численности рыб в море, вводится поправка на уловистость орудий лова.
- 3) Грубые ошибки. Поскольку все измерения представляют собой ограниченную выборку из генеральной совокупности и в выборку может попасть величина, частота которой невелика. И хотя ее появление возможно принимать в расчеты наравне со всеми остальными величинами неправомерно, так как вероятность такой величины близка к нулю. Обычно применяют критерий, позволяющий установить принадлежность случайной величины к рассматриваемой совокупности; это правило трех сигм. Если известна величина и среднеквадратическое отклонение одного измерения, то находят приближенную ошибку каждого измерения, то есть отклонения измеренной величины от средней $\varepsilon_1 = x_i^2 - \bar{x}$. Обычно считают маловероятным, чтобы модуль ошибки превышал три сигмы.

Поэтому если найдется какое-нибудь $\varepsilon_1 > 3\sigma$, то соответствующее измерение считается содержащим грубую ошибку и отбрасывается.

$$\sigma^2 = \frac{\sum (x_1^2 - x_2^2)}{n_{t-1}} \quad (12)$$

- 4) существуют случайные ошибки, исключить которые невозможно, но можно учесть как погрешность наблюдения, так как случайные ошибки подчиняются нормальному закону распределения. На практике процесс обработки считается законченным, если подсчитана средняя квадратическая ошибка среднего арифметического (13)

$$\sigma_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \cdot 100\%. \quad (13)$$

При записи среднего арифметического принято указывать среднеквадратическую ошибку, обычно выражаемую в процентах.

Расчеты по выше указанным методам и формулам можно производить с помощью вычислительной техники (ЭВМ), используя методы современного программирования (листинг 1).

Листинг 1. Пример расчета средней с помощью языка программирования Pascal

```
Program Statistica;
var A: array [1..100] of real;
    Y,S,Sa,Sko,D,Osa,Kv: real;
    i,N: integer;
begin
  writeln('Расчет статистических характеристик ряда');
  write('Количество данных: '); readln(N);
  writeln('Введите данные:');
  writeln('N п/п данные');
  for i:=1 to N do begin
    write(i:3,' ');
    readln(A[i])
  end;
  S:=0;
  for i:=1 to N do S:=S+A[i];
  Sa:=S/N;
  S:=0;
  for i:=1 to N do S:=S+sqr(A[i]-Sa);
  D:=S/N;
  Sko:=sqrt(D);
  Osa:=Sko/sqrt(N);
  Kv:=Sko/Sa;
  writeln('Среднее арифметическое=',SA:8:1);
  writeln('Ошибка средней=',Osa:8:1);
  writeln('Дисперсия=',D:8:1);
  writeln('Среднее квадратическое отклонение=',Sko:8:1);
  writeln('Коэффициент вариации=',Kv:8:1);
  readln
end.
```

Контрольные вопросы и задания

1. Дать понятие моде и медиане, средней арифметической и среднегеометрической величинам.
2. Измерение вариаций, вариационного размаха и средних отклонений: варианты, среднеквадратического отклонения и стандартного отклонения (сигмы).
3. Оценка достоверности собранного материала, критерии достоверности.
4. Ошибки (систематические, грубые, случайные) при выполнении вариационно-статистических расчетах.

III. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА РЫБ

Научная литература, посвященная вопросу определения возраста рыб, исключительно обширна.

Исследуя рост карпа, Хинце (Hintze, 1886) и Хоффбайер (Hoffbauer, 1898, 1900) установили, что количество зон сближенных склеритов на чешуе соответствует числу прожитых зим. В последующих работах (Hoffbauer, 1901, 1904, 1905, 1906) приводятся более подробные доказательства определения возраста рыб по чешуе, причем помимо карпа автор исследовал рост и структуру чешуи других пресноводных рыб (карася, речного окуня, черного окуня). К аналогичным результатам пришли и другие ученые (Johnston, 1905; Dahe, 1910; Чугунова, 1939 и др.), работавшие с рыбами, возраст и предыстория которых были известны.

Хотя чешуя долгое время оставалась основным объектом для определения возраста рыб, однако, начиная с работ Ф. Гейнке (Heinke, 1908), В.О. Клера (1916, 1927), Арнольда (1911) и Н.Л. Чугунова (1926), для этих целей стали широко использоваться кости жаберных крышек, отолиты и кости позвоночника.

Использование отолитов, жестких плавниковых лучей, костей жаберных крышек и костей позвоночника для определения возраста зачастую обусловлено сложностью анализа чешуи или ее отсутствием.

В настоящее время все чаще при определении возраста рыб применяется анализ нескольких регистрирующих структур: чешуи и отолитов, чешуи и костей. Дублирование обусловлено результатами, которые получены, главным образом, при исследовании чешуи и вызывают сомнения в точности определения возраста. Так данными для ряда рыб, например угря, некоторых видов атлантических лососей, пикши, подтверждается, что на чешуях, взятых из разных частей тела, число колец может быть различным. Доказано, что имеются различия в возрасте закладки чешуи у разных рыб (Arwidsson, 1910; Rich, 1920 и др.) и это вносит ошибку в определение действительного возраста рыбы, поскольку не учитывается время, прожитое ею до закладки чешуи (у угря до четырех лет). Источником ошибок может служить и наличие добавочных колец, которые образуются вследствие непериодических изменений в росте рыбы в течение одного года и могут отражать задержку в росте в начале осени, во время ската, весенних миграций или перехода из одних условий среды в другие, резко отличающиеся по кормовым объектам, температурному режиму, солевому составу воды. Нечеткость проявления годичных колец на чешуе и наличие большого числа добавочных колец особенно характерны для рыб, условия среды обитания которых не имеют значительных сезонных колебаний, например для ряда тропических рыб. Возможны также выпадения колец из-за резорбции краев чешуйной пластинки или преждевременной остановки роста рыбы (цит. по Е.А. Ваганову, 1978).

По данным В.П. Василькова (1979), существенной особенностью роста рыб является его многоритмичность и в то же время ограниченность и близость набора ритмов, которые составляют ряд: 365, 178, 88, 72, 63, 40, 29, 15

и 7 суток.

Ритмы роста рыб имеют своей непосредственной причиной квазипериодические (ежегодно повторяемые) флуктуации кормовой обеспеченности и температуры воды.

Сам феномен периодичности в динамике этих факторов, а значит и в росте рыб объясняется астрофизическими причинами этой ритмичности (астрофизические лунно-солнечные циклы).

Таким образом, на чешуе, костях и отолитах фиксируются не только ритмы роста, имеющие годичную цикличность, но и те отклонения в сезонном росте, которые обусловлены действием как особых экологических факторов, так и внутренних.

По мере роста рыбы и увеличения ее возраста число годичных колец и размер чешуи, костей и отолитов увеличивается. Все методы определения возраста основаны на наличии связи между увеличением размеров последних и ростом (линейным и весовым) рыбы. При исследовании характера этой связи был установлен ряд зависимостей, которые выражаются аналитически и имеют эмпирическое представление. Так еще Э. Леа (1910, 1911), а затем и другие авторы доказали, что для большинства рыб справедлива прямая пропорциональность между ростом чешуи, костей и отолитов и линейным ростом рыбы, что можно записать следующим образом (14):

$$L_t = \frac{R_t}{R} \cdot L, \quad (14)$$

где L_t – линейный размер рыбы в возрасте t при размерах регистрирующей структуры (чешуи);

R_t, L, R – непосредственно измеренные линейные размеры тела и чешуи.

Но, оказывается, формула Леа имеет ограниченное применение. Для учета, например начального размера рыбы при закладке чешуи, Роза Ли (Lee, 1920) внесла в это уравнение изменение (15):

$$L_t = \frac{R_t}{R} \cdot (L - L_0) + L_0, \quad (15)$$

где L_0 – линейный размер рыбы при закладке чешуи (цит. по Е.А. Ваганову).

Существующая неравномерность роста, например чешуи по разным радиусам, сложность кривой зависимости «линейный размер рыбы – размер регистрирующей структуры» и непостоянство характера этой зависимости при использовании различных регистрирующих структур обусловили применение для ее описания как сложных форм математических выражений типа полиномов Чебышева (Шентякова, 1966а, б, 1973), так и эмпирических зависимостей, выраженных кривыми или номограммами (Вовк, 1955; Брюзгин, 1969, 1970 и др.).

Многообразии видов зависимостей между ростом регистрирующих структур и ростом рыбы (от линейных до сигмоидных) есть следствие того, что форма корреляции между длиной рыбы и размерами регистрирующих структур не является свойством семейства, рода или вида (Брюзгин, 1969). Форма связи может меняться от одной популяции к другой и более постоянна для узких групп особей. Результатами некоторых исследований подтверждается, что характер связи «размер регистрирующей структуры – размер тела» для рыб с различным темпом роста может меняться.

По Жакову Л.А. и Меншуткину В.В. (1982) способ обратных расчислений длины не точен. Длина первых лет жизни, рассчитанная по этому методу, оказывается заниженной. Причина возникающих искажений состоит в том, что в молодом возрасте усиленный рост приводит к временному уменьшению налегания чешуй друг на друга, вследствие чего линейность зависимости «длина-чешуя» нарушается. Она приобретает степенной характер.

Затем методом наименьших квадратов по фактическим размерам чешуи и размерам рыб находят коэффициенты уравнения линии регрессии.

Прежде всего, вычисляются коэффициенты линейной регрессии α и β в уравнении 16:

$$L = \alpha + \beta R \quad (16),$$

где L – длина рыбы;
 R – радиус ее чешуи.

Их находят по методу наименьших квадратов следующим образом:

$$\alpha = \frac{1}{n(\sum L - \beta \sum R)} \quad (17);$$

$$\beta = \frac{\sum R \cdot \sum L - \frac{1}{n} \sum RL}{(\sum R)^2 - \frac{1}{n} \sum R^2} \quad (18)$$

Эти уравнения легко программируются.

Расчисление весового роста по линейному согласно формуле Бергаланфи сомнительно, так как неизбежно приводит к асимптотической (ограниченной) зависимости массы тела от возраста, хотя данные первичных измерений не дают возможности делать такие выводы. К этому следует добавить, что определение возраста у немолодых рыб часто затруднительно (Яржомбек, 1998).

Таким образом, точность методов определения возраста и роста рыбы по анализу чешуи, костей и отолитов (регистрирующих структур) требуют как более полного знания морфологии чешуи, костей и отолитов, количественных закономерностей роста рыб и их регистрирующих структур жизни, так и знания причин, обуславливающих формирование годичных колец и других меток.

Практические методы расчисления темпа роста по чешуе, костям и ото-литам с использованием различных устройств и счетной техники изложены в ряде руководств (Правдин, 1966; Монастырский, 1924, 1930; Алеев, 1937 и др.).

Морфология чешуи

Известно, что чешуя растет подслаиванием базальных листков, на наружной поверхности которых образуется гиалодентиновый (минерализованный) слой. Нижняя более молодая пластинка выступает за края верхней, более старой. Эта схема строения чешуи предложена еще в начале века Э. Леа (1910). По этой схеме чешуя представляет собой низкий конус (рис. 4).

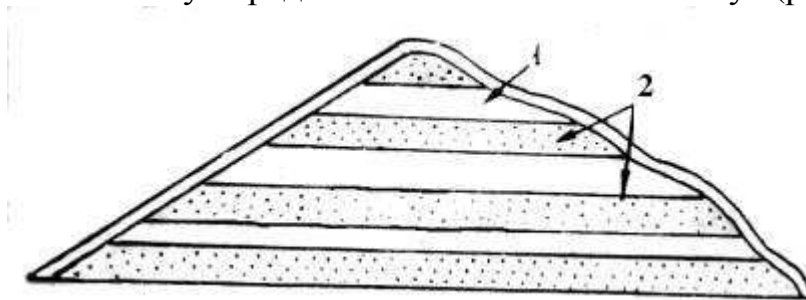


Рис. 4. Схема строения чешуи (Э. Леа, 1910)

1 – слоистая часть (фибрилярная)

2 – гиалодентиновая часть

Согласно этой схеме слоистая фибриллярная часть чешуи растет по площади и в толщину, а наружный гиалодентиновый слой лишь по поверхности, при этом быстрый рост рыбы сопровождается увеличением площади чешуи и редким расположением на ней склеритов, а замедлению роста сопутствует утолщение чешуи, образование из пластинок круглых «ступеней», на которых склериты располагаются более тесно. При этом оставалось не ясным, почему при замедлении роста чешуя в основном утолщается, а при быстром росте она и утолщается и растет по площади.

Подобное истолкование зон роста на чешуе вступило в серьезное противоречие с фактическими наблюдениями за сезонным ростом рыбы: появление сближенных склеритов, характеризующих годовое кольцо, приходится не на осень или зиму, когда рост рыбы замедляется или останавливается, а на весну или лето, когда рыба начинает питаться и расти.

Для решения вопроса о соответствии существующих представлений о росте чешуи были предприняты исследования Ю.Е. Лапиным (1971) по чешуе сельди, леща и карпа.

При исследовании общей формы чешуи было обнаружено, что она имеет вид не конуса, а свода. Эта сводчатость особенно хорошо заметна у крупной чешуи, например, карпа и леща, которую из-за выпуклости трудно сжать между предметными стеклами. Такая сводчатая конструкция чешуи, определяемая особым характером расположения слоев, во многом объясняет особенности чередования зон разреженных и сближенных склеритов на ее по-

верхности (рис. 5). На рисунке изображено расположение слоев в области нового годового кольца. Гиалодентиновый слой и фибриллярная часть прироста прошлого года изображены диагональной и точечной штриховками, а новый прирост – соответственно черным и незаштрихованным. Здесь вершина конуса прироста расположена под самым краем прошлогодней зоны. Хорошо видно место соединения гиалодентиновых слоев смежных зон прироста, где новый прирост охватывает край предыдущей зоны сверху и снизу, образуя своеобразный замок. Склериты зоны прошлого года разрежены. Наиболее сближенные склериты находятся на вершине конуса прироста над стыком верхних слоев смежных зон роста. Видно, что сближенными склеритами не кончается, а начинается рост чешуйной пластинки.

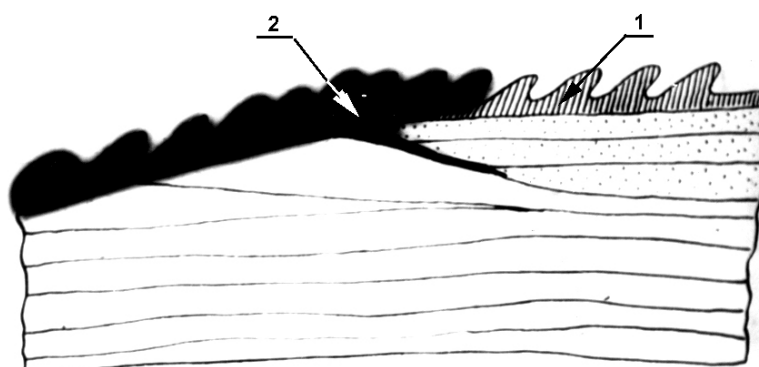


Рис. 5. Поперечный разрез чешуи леща (по Ю.Е. Лапину, 1971):
1 – гиалиновый слой; 2 – фибриллярный слой

Годовое кольцо представляет собой ту часть чешуи, где толщина слоя прироста наибольшая. Слои истончаются к центру и периферии, а годовое кольцо образуется вершиной конуса прироста. Таким образом, рост чешуи осуществляется путем ее неравномерного подслаивания новыми пластинками, слои которых идут не параллельно, а под углом друг к другу.

При остановке роста рыбы чешуя оканчивается истонченным краем, на котором никаких отметок остановки роста не образуется. С началом роста в новом сезоне происходит интенсивное подслаивание, прежде всего края чешуи, находящегося в проксимальной части чешуйного кармана. Благодаря неравномерному подслаиванию происходит некоторое выравнивание толщины чешуйной пластинки и образование ее сводчатой формы. После утолщения края чешуи клинообразными (в поперечном сечении) слоями дальнейшее подслаивание идет более равномерно и при этом чешуя быстро растет по площади. В связи с этим в росте чешуи можно выделить две фазы роста: первая – интенсивное утолщение края чешуи в начале роста, когда образуются сближенные склериты и вторая – интенсивное увеличение поверхности чешуи с образованием разреженных склеритов.

Природа образования «добавочных» колец пока не ясна, хотя можно предположить, что морфологические различия между годовым и дополнительным кольцом в числе тесно сдвинутых склеритов, в расстоянии между ними, степени выклинивания, в конечном счете, обязаны своим возникнове-

нием угнетению роста.

По типу чешуи в целях определения возраста всех рыб можно разделить на две группы. К первой относятся большинство карповых рыб, а также лососевые, окуневые и тресковые, ко второй – сельдевые. (Цит. по Н.И. Чугуновой, 1961).

Форма и расположение склеритов на чешуе не у всех рыб одинаковы. Самый распространенный тип расположения склеритов наблюдается у карповых (воблы, лещ), окуневых, лососевых – кругами, у тресковых – валиками.

У одних рыб годовые кольца лучше видны на передней части чешуи, лежащей в чешуйном кармашке и обращенной к голове, у других – на задней, торчащей наружу из чешуйного кармашка и обращенной к хвосту. Это приходится устанавливать на опыте, когда приступаешь к определению возраста новой рыбы, которой еще никто не занимался. Например, у воблы и леща годовые кольца лучше видны на задней части чешуи, у судака и сельди – на передней, у толстолобиков – на пограничной линии между задней частью и боком чешуи.

Время образования годового кольца на чешуе рыб разное. Оно меняется в разных возрастах даже у отдельных рыб одного вида в одном и том же водоеме. Обычно новое годовое кольцо образуется в период, начиная с ранней весны и кончая первой половиной лета. Например, у каспийских сельдей годовое кольцо образуется, чаще всего, в мае, но у некоторых особей образование годового кольца затягивается на все лето до августа (у каспийского пузанка); у воблы годовое кольцо отчетливо видно после нереста и ската в море, главным образом в мае, в июне, в единичных случаях – в июле; у судака Азовского моря годовое кольцо появляется у годовиков ранней весной, у двухгодовиков и трехгодовиков – в апреле, мае, у четырехгодовиков – в июне, июле и даже в августе.

Добавочные (дополнительные) кольца, которые образуются в результате непериодических (случайных) изменений в росте рыбы в течение года, как правило, менее отчетливы, чем годовые. Наиболее часто встречаются добавочные кольца, выраженные не по всей окружности чешуи, а только в части ее, например, у воблы обычно на передней части чешуи. Такие кольца легко отличить от годовых по их неполной замкнутости. Часто добавочные кольца бывают видны не на всех чешуях данной рыбы.

Кроме этих, легко распознаваемых колец, имеются еще дополнительные кольца, очень похожие на годовые по своей резкой видимости на чешуе, полной замкнутости и постоянству на чешуях одной и той же рыбы. Для распознавания этих добавочных колец приходится руководствоваться другими признаками, принимая во внимание, что эти кольца образуются в результате непериодической задержки роста или резкой смены быстрого роста медленным. Последний вызывается изменением ее биологического состояния (нереста, питания и связанных с ним ожирения или потери жира, а также упитанности и условиями жизни: изменением количества и доступности пищевых организмов или же условий усвоения пищи в зависимости от особенно-

стей гидрологического режима).

Рассмотрим некоторые типы добавочных колец у воблы.

Добавочное кольцо первого типа появляется в результате случайной задержки роста, тянется по всей окружности чешуи и образуется двумя-тремя сближенными склеритами, напоминая собой годовое кольцо. Это добавочное кольцо резко выделяется по соотношению величины граничащих с ним зон с раздвинутыми склеритами. Если рыба в данном году росла хорошо, то образуется годовая зона, значительную часть которой занимают широко раздвинутые склериты. В этом случае, склериты лишь к периферии сближены между собой. Если же рыба росла плохо, то годовая зона значительно меньше и вся состоит из сближенных склеритов, сильно сжатых около внешнего годового кольца. При образовании добавочного кольца первого типа такого правильного соотношения между шириной и структурой зон различного роста не наблюдается. Сближенные склериты (очень часто 2-3 как бы слипшихся склерита) врываются в зону раздвинутых склеритов. Часто зоны раздвинутых склеритов как до добавочного кольца первого типа, так и после него, всегда более узки, чем годовые зоны той же чешуи с аналогично раздвинутыми склеритами.

Добавочное кольцо второго типа образуется при резкой смене быстрого роста на медленный. В этих случаях после зоны раздвинутых склеритов сразу начинается зона частых склеритов. В этом месте перехода от редких склеритов к частым получается добавочное кольцо второго типа (иногда резко выраженное). Чтобы не смешивать его с годовым – надо помнить, что годовое кольцо образуется при смене частых внутренних склеритов редкими наружными, а при добавочном кольце второго типа, наоборот – от редких к частым.

Добавочное кольцо третьего типа наблюдается при механических повреждениях чешуи, когда на месте обрыва образуется поле с неправильно идущими склеритами, причем оно отграничивается резким кольцом от внутренней части чешуи. На других, нормальных, чешуях этой рыбы такого кольца нет. Это кольцо легко обнаруживается по неправильной форме. Добавочное кольцо третьего типа бывает на единичных чешуях данной рыбы.

Мальковое кольцо также относится к типу добавочных колец. Оно располагается недалеко от центра, внутри зоны первого года жизни рыбы.

Мальковое кольцо закладывается у тех видов рыб, которым свойственны резкие переходы в характере питания или других функциях организма. Мальковое кольцо наблюдается, чаще всего, у хищников (щуки, окуня) (Шентякова, 1966).

В тех случаях, когда кольцо образуется во время ската малька из реки в море (вобла), его называют «покатным». Скат нередко совпадает с моментом смены питания рыбы, например при переходе от планктонного питания к донному (вобла, лещ). Но у некоторых рыб ската нет, а мальковое кольцо существует, отражая, по-видимому, какой-то аналогичный момент в жизни рыб.

Мальковое кольцо нередко путают с первым годовым кольцом, но при внимательном рассмотрении эти кольца можно различить по тем же призна-

кам, какие описаны для других добавочных колец.

Наличие мальковых колец на чешуе обязательно для всех видов рыб. У одних рыб оно бывает, а у других нет. Например, у воблы мальковое кольцо просматривается не на каждом экземпляре.

Нерестовые отметки, которые называют иногда «нерестовыми марками» или «нерестовыми знаками» образуются на чешуе многих рыб в нерестовый период. Особенно хорошо выражены нерестовые отметки у лососевых, у некоторых сельдей и карпов, у этих рыб в нерестовый период края чешуи в большей или меньшей степени разрушаются преимущественно по бокам, то есть там, где чешуи граничат друг с другом без перекрывания (Линдрот, 1960). В результате выброса половых продуктов и падения упитанности и жирности при созревании половых продуктов и задержке питания во время нерестовой миграции и нереста происходит более или менее сильное похудание рыбы и вместе с тем уменьшение поверхности ее тела и сокращение площади чешуйного покрова. Это сопровождается разрушением, главным образом, боковых краев чешуи. При посленерестовом усиленном питании разрушенные края чешуи восстанавливаются, но нормальное направление склеритов нарушается.

Наиболее резко нерестовые отметки выражены у атлантического лосося (семги) (рис. 6).

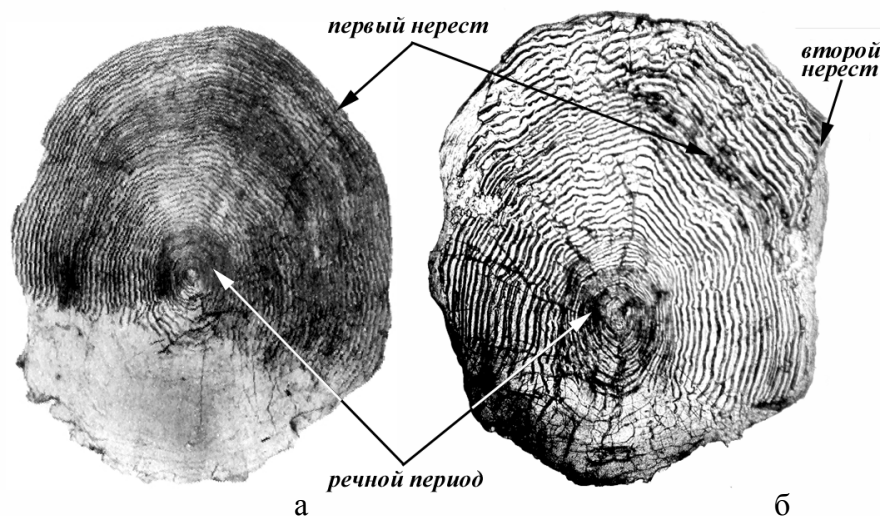


Рис. 6. Чешуя атлантического лосося, пришедшего на нерест впервые (а) и вторично (б)

В период нереста края чешуи лосося сильно обламываются и стираются. Такое явление выражено у обоих полов, но особенно резко у самцов. У них от чешуи остается только треугольник. После нереста рыба начинает расти, края чешуи восстанавливаются и она опять приобретает круглую форму. На месте, где чешуя была повреждена во время нереста, остается след из оборванных, сдвинутых, перепутанных склеритов – «эрозия». Менее отчетливы нерестовые отметки у кумжи и еще слабее выражены у форели, но и внутри этих видов четкость нерестовых отметок сильно варьирует.

На чешуе воблы нерестовую отметку называют «нерестовым кольцом»,

так как она имеет правильную форму, параллельную окружности чешуи и совпадает с годовым кольцом соответствующего года, то есть нерестовое кольцо является одновременно и годовым. Признаки нерестового кольца следующие:

- 1) по бокам чешуи нерестовое кольцо заметно, в ряде случаев, по разрыву склеритов, их расхождению (иногда между склеритами образуется белая полоска), неправильному их расположению, когда обрывки склеритов идут в разном направлении, как бы перепутаны;
- 2) на задней части чешуи нередко образуется более или менее утолщенный темный склерит, который обычно разбит на маленькие дугообразные участки. К этому склериту нередко примыкает еще бесструктурная блестящая полоска. Такие резкие нерестовые кольца определяются легко. Особенно отчетливы они у самцов. Все эти признаки выражаются на чешуях с разной степенью четкости.

Регенерированная чешуя. Вследствие механических повреждений, отдельные чешуи у рыб очень часто выпадают. На их месте вырастает новая чешуя, середина которой уже не имеет правильной склеритной структуры и вся состоит из тяжелой основной пластинки, идущих в разных направлениях. Правильная склеритная скульптура начинается с того года, когда чешуя образовалась вновь. Такая чешуя не пригодна для определения возраста и роста.

У некоторых рыб, например у сельдевых чешуя закреплена в коже не прочно и легко выпадает. Поэтому у них на середине тела много восстановленных (регенерированных) чешуй.

Особенности определения возраста рыб по чешуе

Чешуя сельдевых отличается своим расположением склеритов, их часто называют «стрии», способом образования и видом колец (годовых и добавочных). Особенность расположения склеритов на чешуе сельдевых состоит в том, что они идут под углом к краям чешуи (на передней ее части), а не параллельно окружности чешуи. Чешуя сельдевых тонкая, кольца лучше всего видны на передней части чешуи. У всех рыб годовые, нерестовые кольца и вообще вся скульптура верхнего слоя чешуи наиболее четко выражена на чешуях, расположенных на середине тела. У сельдей на чешуях близ головы или хвоста не видно нерестовых отметок и нередко нельзя отличить годовых колец от добавочных.

Годовые кольца у сельдей так же, как у других рыб, образуются в результате периодической зимней задержки роста рыбы и ее чешуи, после которой наступает быстрый весенний рост. При переходе от задержки роста к быстрому росту по краям чешуи на ее переднем крае образуется как бы «ступенька». По-видимому, вследствие того, что рост чешуи в толщину продолжается, в то время как (зимой) увеличения поверхности ее пластинки не происходит.

На задней части чешуи, лишенной склеритов, первые два-три годовых

кольца обычно различимы в виде слабых зубчатых гребней, но следующие годовые кольца не всегда заметны. Определение возраста сельдей по задней части чешуи в большинстве случаев невозможно. Эту часть чешуи можно использовать только для контроля при сопоставлении с передней частью чешуи. Нельзя смешивать годовые кольца на чешуе сельдей, идущие параллельно краям чешуи более или менее округло, с радиальными бороздками, расположенными «елочкой» (рис. 7).

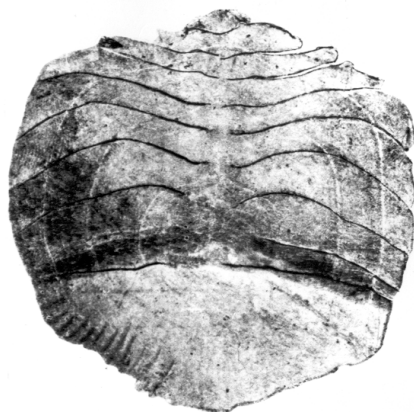


Рис. 7. Чешуя волжской сельди

Новый прирост чешуи пузанков каспийского и большеглазого, а также волжских проходных сельдей после годового кольца появляется сначала на боках чешуи, а затем охватывает и ее вершину. Здесь прирост более узок, чем на боках.

У мурманской сельди рост чешуи начинается с ее вершины и распространяется на бока.

Добавочные кольца у сельдей имеют строение, сходное с годовыми, но выражены гораздо менее четко. В области добавочного кольца склериты изгибаются и несколько расходятся, однако они почти не изменяются по толщине, промежутки между ними в области кольца мало расширены, несколько вытянуты и не образуют овала. Поэтому добавочное кольцо обычно шире, чем годовое, но блеклое и менее четкое. Изменяя освещение чешуи под бинокулярном, удастся найти положение, при котором добавочные кольца почти исчезают, а годовые, напротив, четко вырисовываются. Добавочные кольца бывают выражены не на всех чешуях данной сельди, или же не по всей окружности передней части чешуи, а только с одного бока. На задней части чешуи сельди добавочные кольца в большинстве случаев неразличимы.

Мальковые и покатные кольца, находящиеся в зоне первого года жизни, также встречаются довольно часто у морских сельдей, например, у большеглазого пузанка, иногда бывает не одно, а несколько мальковых колец. Они ничем не отличаются от обычных добавочных колец.

Регенерированные чешуи у сельдей встречаются очень часто. Как и у других рыб на вновь восстановленных чешуях склериты и годовые кольца образуются только на частях чешуи, близких к ее краю, то есть выросших после регенерации. Середина такой чешуи лишена склеритов или, как гово-

рят, «резорбирована». Иногда резорбированная часть чешуи окружена хорошо заметным «колечком». Это колечко нельзя смешивать с годовым или мальковым кольцами. Строение колечка не имеет с последними ничего общего, оно не представлено скульптурой склеритов, а просто окружает резорбированную часть чешуи точно валиком, отделяя ее от остальной части чешуи со склеритами.

Кольца смещения образуются в тех случаях, когда чешуя не выпала из кармашка, а только несколько сместилась в нем. Эти кольца по виду похожи на годовые, но склериты на них нередко разрываются, меняют в отдельных участках свое направление. При этом получается фигура, напоминающая нерестовую отметку. Отличительным признаком колец смещения является поворот всей зоны чешуи в пределах кольца по отношению к основной линии чешуи, в то время как позднейшие части чешуи имеют правильное расположение. Кольца смещения могут совпадать с годовыми. Это обнаруживается при сравнении с соседними «нормальными» чешуями. Иногда кольцо смещения не совпадает с годовым, являясь на данной чешуе лишним, добавочным кольцом.

Нерестовые отметки у различных сельдей неодинаковы. У северных сельдей, по мнению некоторых авторов, во время нереста на чешуе может образовываться отчетливое кольцо, и поэтому у чешско-печерских сельдей, нерестующих осенью, формируется по два кольца в год. Другие авторы считают, что нерестовые кольца совпадают с годовыми, но по внешнему виду они отличаются от прочих годовых колец.

У сига, имеющих осенний нерест и весенний выклев личинок (в апреле-мае) первые чешуйные пластинки появляются в первых числах июля при длине 30-40 мм. В летнее время рост чешуи малька характеризуется закладкой полных склеритов (окружных).

При осеннем похолодании со снижением концентрации зоопланктона интенсивность роста сеголетков падает.

Осенью и зимой на чешуе закладываются незамкнутые срезанные склериты, характеризующие собой более быстрый рост чешуи по переднему радиусу и замедленный рост в дорзо-вентральном (в боковых секторах) направлении. То есть при плохих кормовых условиях рыба растет преимущественно в длину, например, такой характер роста сохраняется у байкальского омуля до стадии годовика.

С началом летнего прогрева воды и появлением в изобилии кормового зоопланктона – рыбка в возрасте 14 месяцев начинает снова бурно расти, что отмечается появлением полных (окружных) склеритов, то есть при хороших кормовых условиях чешуя растет одинаково по всем радиусам. Срезанные склериты могут появиться в любое время года, поэтому за годовое кольцо их принимать нельзя и собирать материал на возраст можно только осенью (рис. 8) (Смирнов и др., 1981).

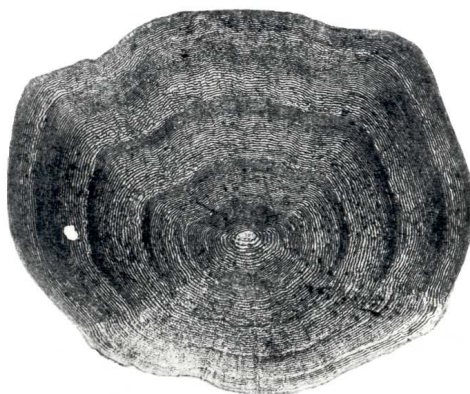


Рис. 8. Чешуя чудского сига из оз. Велье

У сига, активно питающихся и хорошо растущих весной и осенью, снижающих интенсивность питания и роста в конце зимы и летом, могут регулярно формироваться два хорошо выраженных кольца на чешуе в течение года: годовое в марте-апреле и не столь заметное дополнительное – в октябре-ноябре, перед концом замедления роста, которое начиналось в августе, зимние приросты на чешуе значительно уступают летним, как и приросты в длину самой рыбы. Наблюдения показывают, что на чешуе сига могут возникать два кольца в течение года даже при полной оседлости рыб и при обеспеченности пищей в течение всего года (у амурского сига, обского муксуна) (Барсуков, 1984).

По данным В.Н. Иванкова (1968), темп роста горбуши не отражается на частоте нарастания склеритов, в среднем в месяц на ее чешуе закладывается около 2,7 склерита. Нарастание склеритов идет равномерно в течение всей жизни.

На чешуйной пластинке горбуши имеется в среднем 34 склерита, с колебаниями от 28 до 42 (рис. 9). Чешуя появляется при длине от 3,5-4,0 см.



Рис. 9. Чешуя горбуши

Горбуша созревает в возрасте 18 месяцев (1+).

Созревание в возрасте 2+ лет (трехлеток) исключительно редкое явление. У таких рыб должно быть на чешуях около 60 или более склеритов (рис. 10).

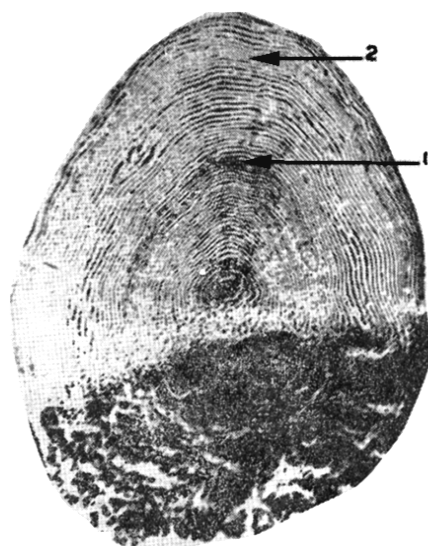


Рис. 10. Чешуя горбуши в возрасте 2+ (Anas, 1959)

По данным С.А. Ветасова (1970), чешуя леща (рис. 11) имеет самый распространенный тип склеритов. Четкость годовых колец бывает различной, кроме того, на чешуе в результате резких изменений условий существования часто образуются дополнительные кольца различных типов, очень затрудняющие определение возраста. В отдельные годы у некоторых экземпляров молоди образуется мальковое кольцо, которое часто принимают за первое годовое кольцо. Техника определения возраста по чешуе леща обычна, но требует довольно большого навыка.

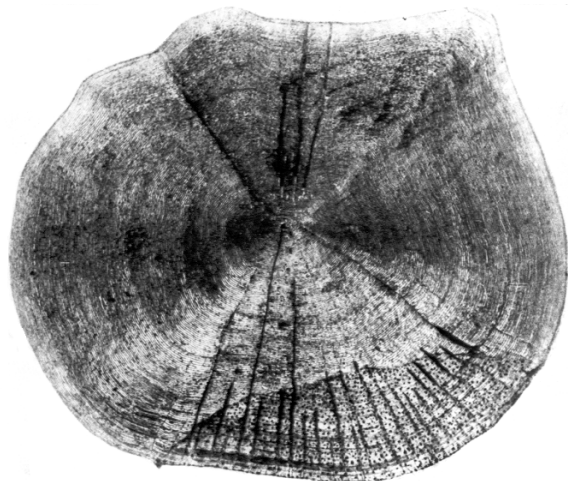


Рис. 11. Чешуя леща

Чешуя белого толстолобика (рис. 12) циклоидная, мелкая с ровными краями, радиальных каналов мало, наименьшее количество склеритов в переднем секторе чешуи, наибольшее – в заднем. Надежным признаком годовых колец является «поясок» незамкнутых склеритов, особенно хорошо видимый на стыке переднего и боковых секторов. Новый годовой прирост начинается в начале мая и заканчивается в середине июня. Формирование че-

шуйного покрова орально-каудального типа, чешуя появляется в передней части тела вдоль боковой линии, далее распространяется быстрее назад и медленнее вверх и вниз.



Рис. 12. Чешуя толстолобика

Установлено, что наиболее четкую структуру годовых колец имеет чешуя над боковой линией за головой на расстоянии до середины грудного плавника. На участке обычного взятия проб чешуи под спинным плавником, под боковой линией, структура годовых колец также достаточно четкая, но здесь чешуя у толстолобика легко опадает, бывает разрушенной или регенерированной. Чешуя на брюхе ниже боковой линии и на хвостовом стебле у рыб старше одного-двух лет имеет нечеткую структуру колец ранних возрастов.

У белого толстолобика четко прослеживается явление уменьшения размеров первых годовых колец у рыб старших возрастов по сравнению с молодыми, известное, как «феномен Ли» (Камилов, 1983).

У судака чешуя ктеноидная (рис. 13), с зубчиками, покрывающими всю переднюю часть, но порядок образования на чешуе годовых и добавочных колец сходен с воблой. Для определения возраста наиболее удобны чешуи средней величины, расположенные ниже боковой линии, но не рядом с ней.

Для определения возраста используется задний сектор чешуи, так как в боковых наблюдается выклинивание склеритов, а на переднем – склеритная структура отсутствует (Касьянов, Сметанин, 1982).

Годовое кольцо на чешуе судака распознается по следующим признакам:

два или три склерита могут быть тесно сближены, образуя одно темное кольцо вокруг всей передней части чешуи или в некоторых ее частях;

образуется прорыв между склеритами (чаще в отдельных ее местах) на боках чешуи, некоторые склериты в этих случаях оказываются частично разрушенными;

склериты, идущие от передней части чешуи, на боках чешуи на годовом кольце выклиниваются, как бы срезаются. Такое выклинивание часто бывает и в других местах чешуи, но на годовом кольце оно выражено наиболее рез-

ко;

годовое кольцо отмечается светлым расширением на радиальных бороздках чешуи.

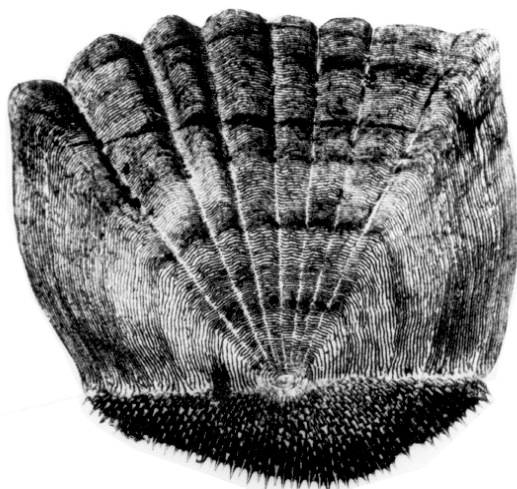


Рис. 13. Чешуя судака

Иногда годовое кольцо на чешуе судака бывает выражено неясно. Тогда его приходится отмечать в наиболее густой части темной зоны узких и сближенных склеритов. Склериты на темной зоне постепенно и без резких переходов расширяются по направлению к центру и наружу.

Чтобы узнать возраст судака, такое определение годового кольца достаточно, но при изучении роста нецелесообразно измерять длину чешуи до такого неясного кольца, потому что место его расположения берется приблизительно.

На чешуях судака иногда бывает заметно «покатное» кольцо, но нерес-
товых отметок пока не обнаружено.

У судаков в возрасте более 7-8 лет годовые кольца у края чешуи сильно сближены, так что возможны неточности в определении возраста.

Итак, чешуя является в настоящее время одной из основных регистрирующих структур, применяемых для определения возраста рыб.

Кроме визуального метода определения возраста рыб по чешуе, в настоящее время используются два близких метода регистрации неоднородности строения чешуи: фотометрическая запись оптической плотности чешуи на регистрирующем микрофотометре (Поддубный и др., 1976) и снятие фотометрических характеристик верхнего слоя чешуи с помощью сканирующего микрофотометра отраженного света (рис. 14) (Ваганов, 1978).

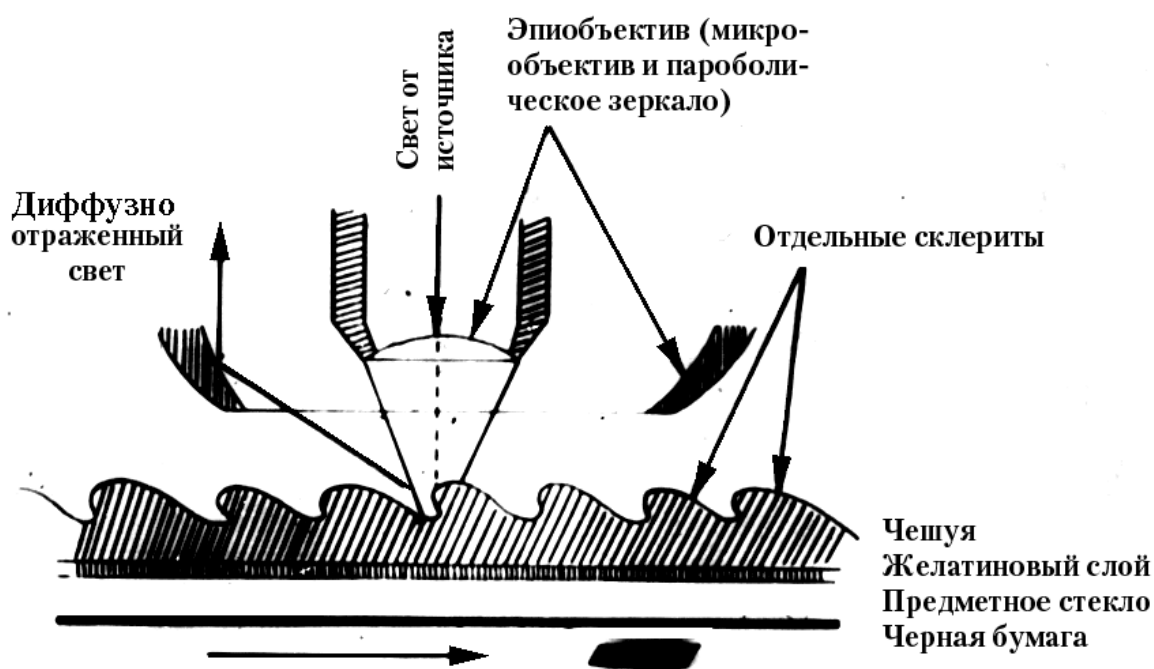


Рис. 14. Схема оптического контакта светового зонда сканирующего микрофотометра с поверхностью чешуи

Рост рыб рассматривается как нерегулярный колебательный процесс со скрытой периодичностью, а различные структуры (чешуя, кости, отолиты) – как носители информации о качественных и количественных сторонах этого процесса. Основным показателем закономерности роста является периодичность, нашедшая выражение в вариациях количества склеритов и расстояний между ними. Первичную информацию – ряд расстояний между склеритами получают оптическим методом.

На микрофотометре МФ-4 производится запись различий оптической плотности чешуи в радиальном направлении. На пленке получают кривую, расстояния между вершинами которой соответствуют масштабно увеличенным промежуткам между склеритами. Замер этих расстояний производится на измерительном микроскопе МИР-12, а полученные ряды цифр обрабатываются на ЭВМ.

Перед обработкой чешуя тщательно отмывается, так как загрязнения могут вызвать сильное искажение записи. Чешуя всегда берется с определенного участка тела рыбы. Запись ведется в строго избранном направлении – от центра к краю. Наиболее упорядоченные склериты чаще всего наблюдаются в боковой части чешуи (рис. 15, 16).

Получаемые в результате кривые межсклеритных расстояний служат основой для определения возраста и при изучении роста рыб.

Для обработки получаемой информации применяется метод аппарата теории случайных функций: сглаживание или скользящее осреднение, позволяющий снизить значение случайных колебаний в склеритном ряду.

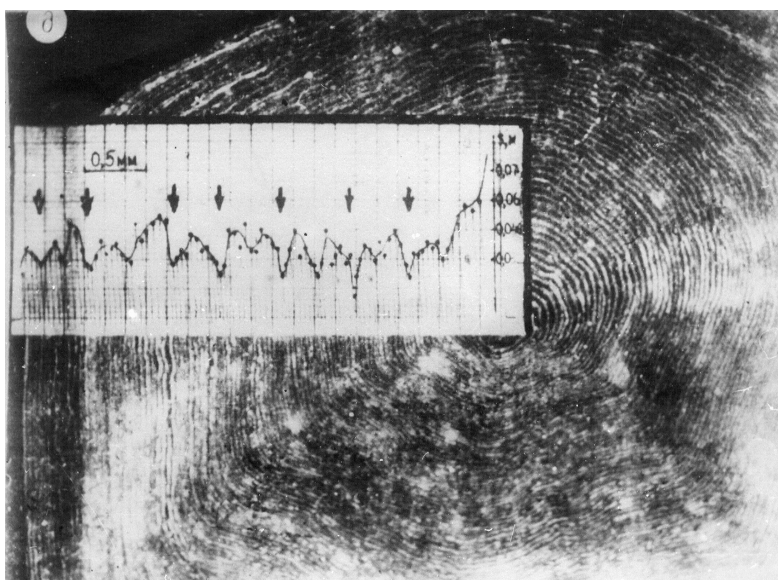


Рис. 15. Типичная склеритограмма и фотография чешуи сига.

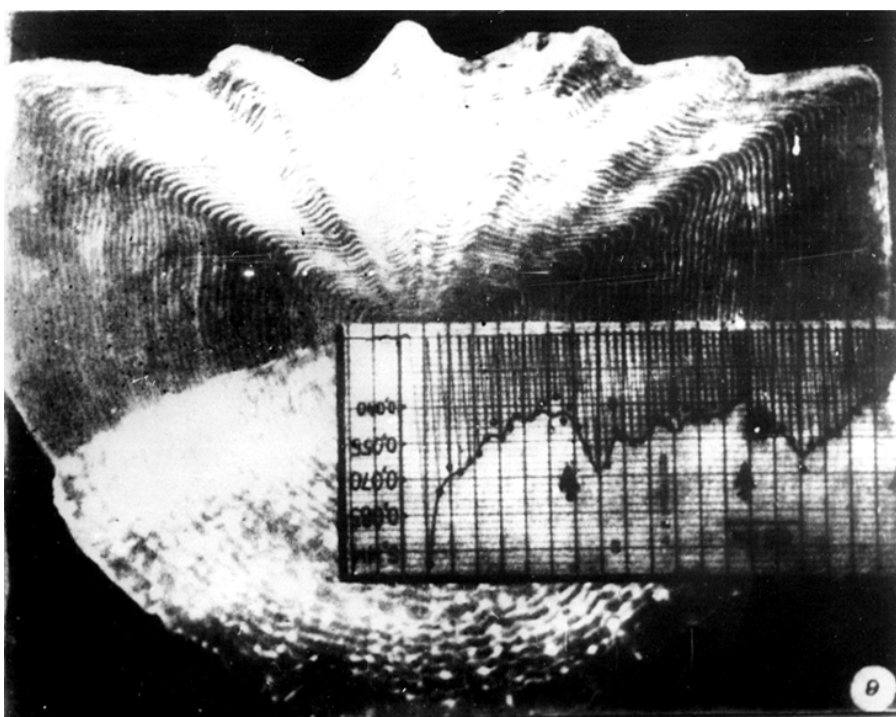


Рис. 16. Склеритограмма и фотография чешуи хариуса

Одним из существенных условий для получения более полной информации о структуре исследуемого ряда является его стационарность. В тех случаях, когда весь ряд не отвечает условиям стационарности, он разбивается на достаточно большие относительно стационарные отрезки, соответствующие циклам рыбы с более однородным темпом роста.

Выделив основную гармонику исследуемого ряда (или его отрезка), логично предположить, что она отражает периодичность основных изменений роста. Зная качественный характер роста рыб, под этими изменениями следует понимать различия роста летом и зимой, то есть годовые вариации.

Следовательно, определение возраста рыб сводится к определению чис-

ла периодов основной гармоник в исследуемом склеритном ряду.

Феномен Розы Ли

Явление, известное в ихтиологической литературе под названием феномена Ли, заключается в том, что размеры годовиков одного и того же вида рыб, вычисленные по измерениям годовых колец по чешуе рыб старшего возраста, оказываются меньше вычисленных по измерениям чешуи рыб младшего возраста.

По мнению одних исследователей, это явление возникает как ошибка метода обратных расчислений Э. Леа (Frasser, 1916; Meek, 1916; Ли, 1926; Монастырский, 1926, 1930; Вовк, 1956); другие утверждают, что феномен Ли образуется естественным путем как следствие неодинакового темпа роста и развития на ранних стадиях и более ранней смертности особей с более высоким темпом роста (Lea, 1913; Tompson, 1922; Киселевич, 1924; Казанчев, 1955, Кузнецов, 1957; а также вследствие отбирающего действия орудия лова (Corlander, 1950) (цит. по В.Л. Брюзгину, 1961).

Противоречивость мнений о причинах, порождающих феномен Ли, во-первых, свидетельствует о нерешенности вопроса, а во-вторых, дает основание предполагать, что этим термином обозначаются различные по своей природе явления, и ни одно из существующих объяснений не может быть принято без проверки.

Такая проверка была предпринята В.Р. Алексеенко (1979) на белом амуре.

При вычислении темпа роста белого амура двухгодовиков по чешуе трехлеток по переднему радиусу чешуи по методу Э. Леа получили заниженные величины в среднем на 2,32 см меньше наблюдаемых (с помощью мечения).

Оказалось, что у белого амура зимой рост тела в длину прекращается, а рост чешуи продолжается. Это же установлено для пестрого толстолобика, некоторых сельдей, пикши, черноморской скумбрии.

Возможно, именно это служит источником ошибок при обратных расчислениях и проявлении феномена Розы Ли, то есть у старых рыб чешуя крупнее, чем у молодых рыб при той же длине тела.

Доказано, что в процессе развития чешуи, вследствие уплотнения внутренней зоны, деформации и резорбции, уменьшается число склеритов. Так, например, у меченых годовиков в первой зоне роста на чешуе откладывается в среднем 31 склерит, у двухгодовиков, выросших из тех же годовиков, в зоне первого годового кольца было уже 28 склеритов, а у трехлеток – только 22 склерита.

Причем уменьшение наиболее интенсивно идет на втором и третьем году жизни, а с возрастом рыб и удалением первой годовой зоны от края чешуи изменение ее размеров замедляется.

Однако чешуя как регистрирующая структура имеет и отрицательные свойства, затрудняющие определение возраста:

установленное для многих видов рыб прекращение роста чешуи при достижении рыбой определенного возраста. Многие исследователи связывают начало нерегулярного роста чешуи с наступлением половой зрелости у рыб.

возможность резорбции краев чешуйной пластинки под воздействием голодания, наступления половой зрелости и сильного изнурения во время нерестовых миграций, неполноценная диета.

в онтогенезе чешуя появляется у рыб гораздо позже, чем кости и отолиты, поэтому в отличие от последних она не пригодна для определения возраста и изучения роста рыб моложе одного года.

Особенности определения возраста рыб по костям и отолитам

Кости и отолиты для определения возраста употребляются в следующих случаях:

при определении возраста рыбы, у которой отсутствует чешуя (осетровые);

чешуя не пригодна для определения возраста (пелагида);

определение возраста по чешуе не разработано и требуется материал для проверки и уточнения.

Для определения возраста рыб можно использовать кости жаберных крышек, кости плечевого пояса, челюстные кости, кости черепа, позвонки, жесткие лучи плавников, отолиты, глоточные зубы и т.д.

По данным В.В. Кондюрина (1974), определение возраста у акул представляет большую трудность. Если у костистых рыб возраст можно определять по чешуе, костям и отолитам, то у пластинчатожаберных ни один из этих элементов не может быть использован.

Исключение составляют колючие акулы, у которых качественное и быстрое определение возраста возможно по шипам спинных плавников (рис. 17).



Рис. 17. Шипы 2-го спинного плавника различной степени изношенности (вид спереди)

Существуют несколько различных методов определения возраста на

шипах: по внешним признакам – темным косым полосам на поверхностном эмалевом слое спинных шипов, на установлении корреляционных связей между длиной шипа от границы эмалевого слоя у его основания до верхнего конца шипа, приростами шипа за каждый год, шириной шипа у основания эмалевого слоя и длиной шипа.

По мере роста акул верхняя часть шипа стирается, что при определении возраста искажает результаты, однако установлено, что ширина и длина шипа находятся в прямолинейной зависимости, что позволяет построить кривую и определить теоретически возможную зависимость абсолютной длины шипа от длины рыбы.

Методика определения возраста осетровых по срезам костного луча грудного плавника разработана Н.Л. Чугуновым (1926), затем эту методику стали применять для определения возраста карповых, сома, щуки и других рыб.

Н.И. Чугунова (1961) предложила делать срез толщиной 0,5 мм; слишком тонкие (0,3 мм) и слишком толстые срезы не пригодны для определения возраста. Срезы лучей различных осетров не одинаковы: срезы лучей севрюги имеют округлые края, слабо вытянутые боковые лопасти с малым количеством добавочных слоев. Срезы лучей осетров – угловатые очертания годовых колец, довольно часто разрушенную зону первого года, много дополнительных колец, часто годовые кольца сдвоены с добавочными, при этом добавочных центров немного (рис. 18).

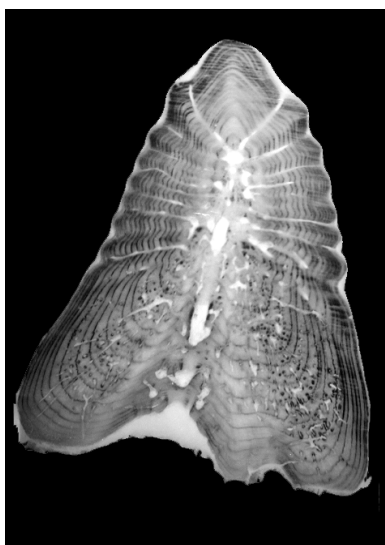


Рис. 18. Срез луча шипа

Срезы лучей молодой белуги похожи на срезы лучей севрюги, годовые слои довольно четки. Срезы лучей крупных белуг менее четки, центр среза, как правило, разрушен, иногда хорошие результаты получаются при распиле мягких лучей плавников.

Э.В. Макаров (1970) считает, что годовое кольцо образуется в результате периодической (зимней) задержки роста рыбы и ее луча.

Образование зимних колец на спицах не всегда приурочено к календар-

ному году.

Осенью (в сентябре-ноябре) у осетровых всех возрастных групп не наблюдается зимнего кольца, оно появляется в мае-июне.

Образование зоны сближенных колец в преднерестовый период связано с замедленным ростом рыбы.

Рыб, имеющих одну зону сближенных колец, относят ко впервые нерестующим рыбам, с двумя зонами сближенных колец – к вторично нерестующим, с тремя – нерестующим в третий раз.

Число сближенных колец в нерестовых марках осетровых колеблется от двух до десяти, чаще всего их пять-семь (у осетра и белуги) и четыре-шесть (у донской севрюги).

У самцов количество сближенных колец в нерестовых марках меньше, чем у самок.

Нерестовая марка на спилах луча у большинства рыб выражена довольно четко (рис.19).



Рис. 19. Срез луча шипа с нерестовой отметкой (отмечено стрелками)

Для определения возраста леща по срезам лучей у свежей рыбы вырезается грудной или спинной плавник вместе с сочлененными головками лучей (Веткасов, 1970). Лучшим материалом для определения возраста оказался спинной плавник, но при этом портился товарный вид рыбы, поэтому приходилось брать грудной плавник.

У мелких рыб размерами менее 20 см вырезался весь спинной плавник, у

более крупных использовались только 5-6 первых лучей этого плавника. Грудной плавник, как правило, брался полностью у всех рыб (рис. 20, 21).

Собранные плавники помещались вместе с чешуей в чешуйные книжки. Плавники закладывались лучами в книжку, а сочленованными головками наружу. Такая закладка обеспечивала более быстрое высыхание тканей. Просушивались книжки в помещении при хорошей вентиляции. После просушки лучи и чешуя разделялись по бумажным пакетам, на которые выписывались все данные с чешуйной книжки. Пакеты разбирались по размерным группам и устанавливались в картотеку.



Рис. 20. Срез первых трех лучей спинного плавника леща (возраст 14+)

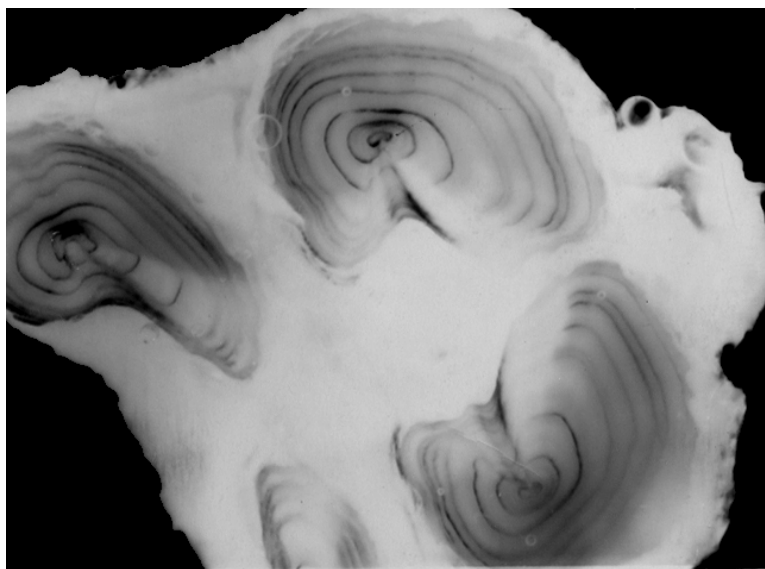


Рис. 21. Срез лучей спинного плавника леща (возраст 11+)

Просушенные плавники леща размером более 20 см распиливались без всякой предварительной подготовки электролобзиком типа ЛН-1 с пилками по металлу №1. Сначала отпиливались сочленованные головки вместе с суставной частью луча, а затем делалось до 5 срезов толщиной 0,5-0,8 мм, так чтобы плоскости срезов были перпендикулярны к оси луча. Чтобы избежать

выклинивания первого годового кольца, срезы делались у самой сочленованной головки не далее 1 см от нее. Первые один-два среза часто были не прозрачными. На всех следующих срезах годовые кольца просматривались одинаково хорошо даже без шлифовки. Для лучшего чтения годовых колец срезы шлифовались на наждачной бумаге № 0.00.000. Толщина их доводилась до 0,3-0,5 мм, чем достигалась наиболее четкая видимость годовых колец.

Лучи мелких рыб без предварительной подготовки распиливать не представляется возможным, так как они крошатся под пилкой лобзика. Чтобы устранить этот недостаток, рекомендовано заливать лучи мелких рыб полистиролом, растворенным в бензоле. Этот раствор дает достаточно толстое покрытие, прозрачен и позволяет в случае необходимости увеличивать толщину покрытия, после кратковременной сушки. Полистирол растворяется до консистенции жидкого теста, в этот состав плавники опускаются или обмазываются им. Через одну-две минуты полистирол затвердевает и плавники можно ставить на просушку или увеличивать толщину слоя покрытия вторичным обмазыванием.

Для просушивания плавники приклеивались полистиролом к пакетам, в которых лежали раньше. Пакеты ставились вертикально в какую-либо стойку. Полностью полистирол затвердевал через 4-5 часов, но практически сушка происходила дольше, так как плавники, приготовленные в течение рабочего дня, оставлялись до следующего утра. После просушки плавники легко отделялись от пакетов и складывались в них для последующего хранения или сразу распиливались.

Плавники у рыб длиной 15-20 см распиливались электролобзиком. Для более мелких рыб этот инструмент оказался слишком грубым, для них использовалось лезвие безопасной бритвы, вставленное в оправу. Предварительно лезвие опускалось на пламени газовой горелки, на нем другим лезвием, ножом или иглой наносилась зубчатая насечка и лезвие снова закаливалось. Плавник укладывался на деревянную или пенопластовую пластинку, крепко прижимался к ней пальцами левой руки и распиливался. Срезы мелких плавников требовали незначительной шлифовки на самой тонкой наждачной бумаге.

Определение возраста проводится с помощью микроскопа МБС-1 при увеличении от 26,5 до 56 раз. Никаких просветляющих средств при этом не применялось. Годовые кольца отчетливо просматривались в проходящем свете, как резко очерченные светлые замкнутые линии. Наиболее трудно определялось первое годовое кольцо. Центр луча часто был сплошь светлым без темной зоны роста. Вероятно, это объясняется тем, что в первый год жизни лучи плавников имеют очень незначительную толщину. Последующие годовые кольца были ясно выражены и легче просчитывались. На срезах луча спинного плавника кольца имеют подковообразную форму и резко выражены (рис. 22).

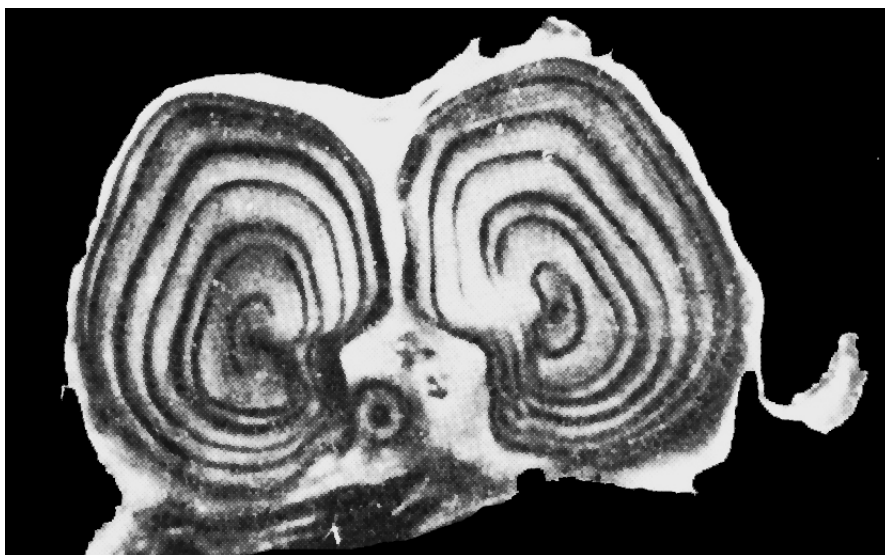


Рис. 22. Срез жесткого луча спинного плавника сазана

Наиболее удобен для чтения третий жесткий луч спинного плавника, так самый крупный (рис. 23). На грудных плавниках форма годовых колец более сложная и возраст по ним определяется труднее. Добавочных колец на срезах лучей не обнаруживается, нет на них также мальковых и нерестовых.

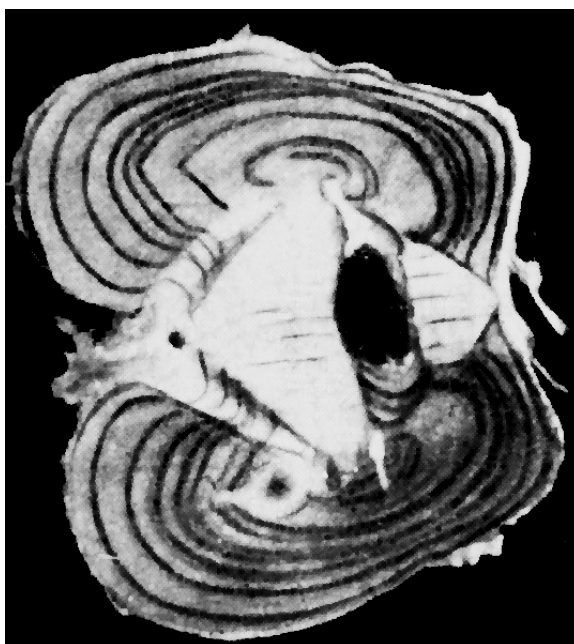


Рис. 23. Спил третьего жесткого луча спинного плавника сазана (9+)

На чешуе рыб старше 10 лет последние годовые кольца практически просчитать невозможно, тогда как на срезах лучей они читаются легко до возраста 15+-17+ лет.

У окуневых возраст можно определять по крышечным костям, срезам колючих лучей спинного и анального плавников (рис. 24) (Пермитин, 1963).

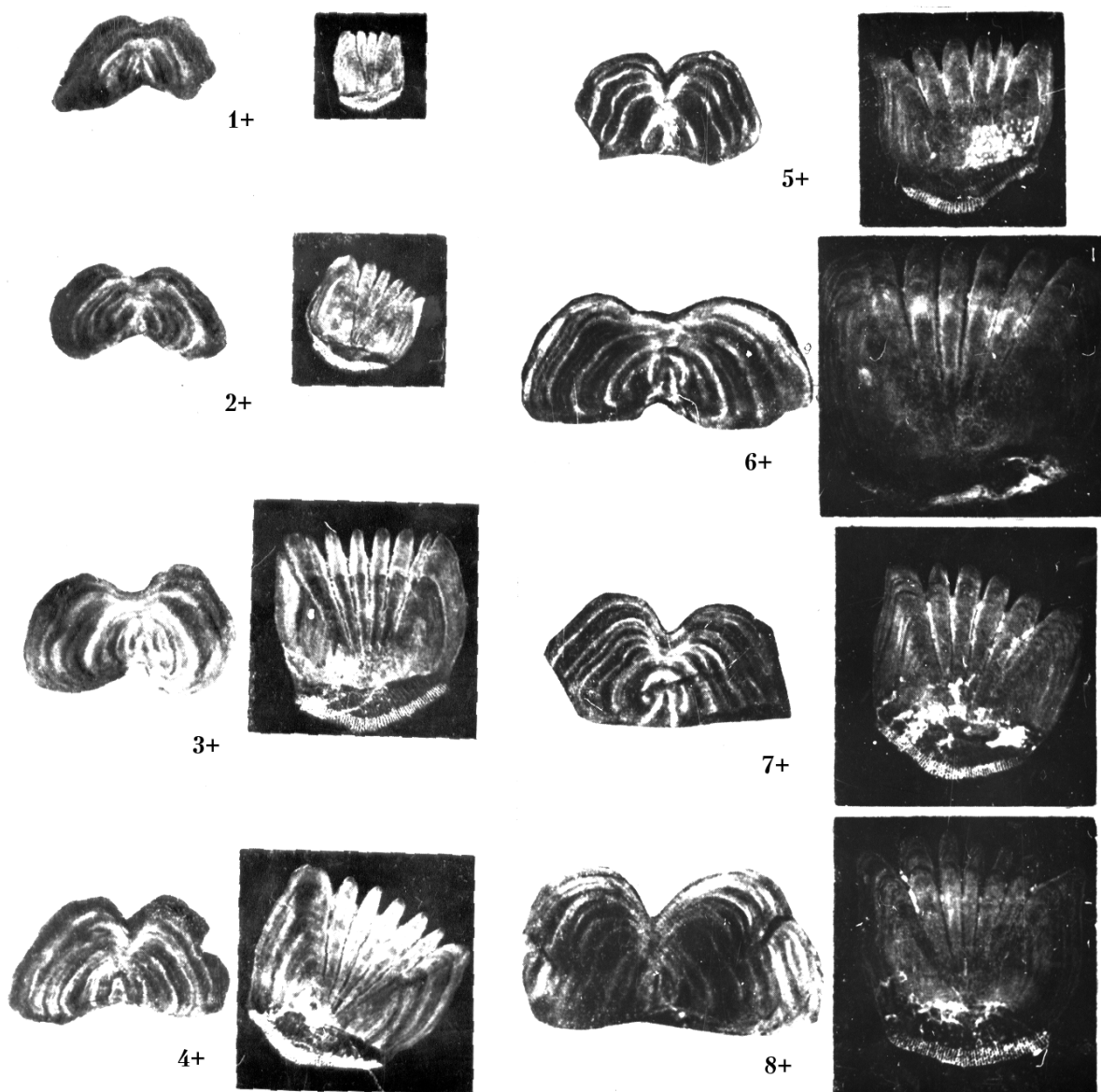


Рис. 24. Спи́лы анальных плавников и чешу́й оку́ня разных возрастов

Анальный луч вырезался вместе с суставной сумкой и закладывался в чешуйную книжку. После просушки, продолжающейся 10-14 дней, можно приступать к распиливанию. Срез нужно сделать с таким расчетом, чтобы захватить годовой прирост первого года. Лучи распиливают обычным лобзиком с тонкой пилкой №00. Толщина спила не должна превышать 0,5-0,7 мм, очень тонкий спил покрывается трещинами, слишком прозрачен и годовые кольца на нем не заметны. Полученный спил не нуждается в обработке и его можно сразу просматривать под бинокляром.

Спил просветляют трансформаторным маслом. Значительно лучше просматривать спи́лы при комбинированном освещении дневным и электрическим светом с применением светофильтра. При таком освещении годовые кольца выделяются отчетливее.

Согласно А.Г. Смирнову (1929), жаберные крышки, очищенные от тканей, слизи и омыленных жиров, 10-15 мин выдерживают в глицерине, а затем в нем же в широкой стеклянной пробирке нагревают до кипения (290 С). В

кипящем глицерине кости из прозрачных становятся молочно-белого цвета и на этом фоне годовые кольца начинают отчетливо выделяться. Первое годовое кольцо, которое проходит недалеко от суставной сумки, где кость толще, появляется несколько позднее. Если крышку задержать в кипящем глицерине, она пожелтеет и структура годовых колец будет иной.

Крышечные кости в целом дают более четкую картину, но первые два кольца, как правило, определить очень трудно и здесь возможна ошибка (рис. 25).

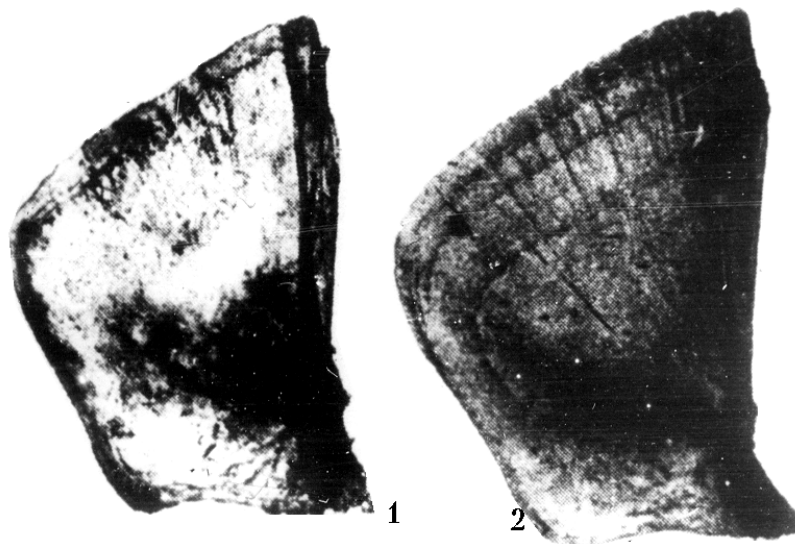


Рис. 25. Жаберная крышка: 1 – обработана обычным способом; 2 – выдержана в кипящем глицерине

Определение возраста сома, как рыбы не имеющей чешуи, проводится по костям, шлифам лучей грудного плавника и первому туловищному позвонку (Дронов, 1976). Первый туловищный (сложный, или комплексный) позвонок распиливался в дорзовентральном направлении. Определение возраста проводилось в нескольких направлениях: по сочленованной поверхности (передней и задней), по внутренним конусовидным полостям тела позвонка и по поперечным сочленованным поверхностям (рис. 26).

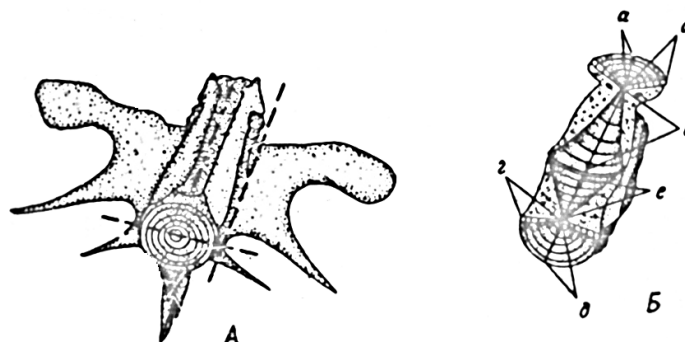


Рис. 26. Схема распиливания первого туловищного позвонка сома

При необходимости для лучшей видимости эти поверхности подшлифовывались «бархатным» напильником или надфилем, а внутренние полости смачивались ксилолом для удаления жира. Препараты просматривались в от-

раженном свете под бинокляром МБС-1 при малом увеличении. По этим препаратам можно производить и расчисление темпа роста.

Маргинальный (крайний) луч грудного плавника довольно легко извлекается и высушивается. Для получения шлифа он распиливается в поперечном направлении в непосредственной близости от сочленованной головки. Шлиф, имеющий толщину 0,5-0,6 мм, просветлялся ксилолом и рассматривался под бинокляром. В большинстве случаев шлифовки не требовалось.

Однако определенную трудность в определении возраста сома по шлифам представляет степень резорбции центра луча, от которого может теряться одно, а иногда два возрастных кольца. Аналогичная картина отмечается и для осетровых. Поэтому, чтобы убедиться в правильности определения возраста сома, надо свериться с определением по позвонкам, особенно у старшевозрастных рыб. Наиболее четко годовые кольца видны в переднем и боковых секторах луча (рис. 27, 28), на лопастях луча видимость колец значительно хуже из-за сильного окостенения, особенно у старшевозрастных особей.

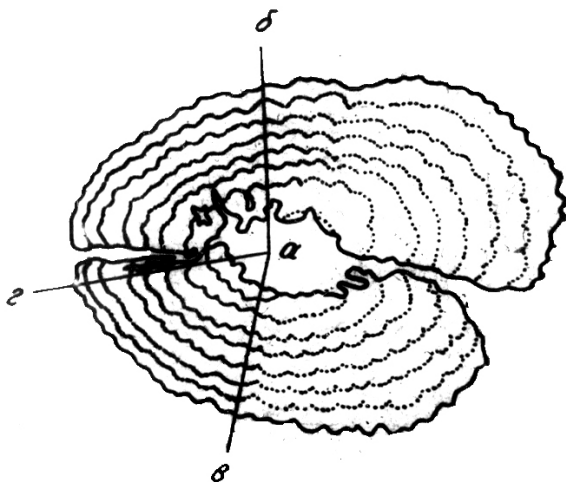


Рис. 27. Схема спила луча грудного плавника сома

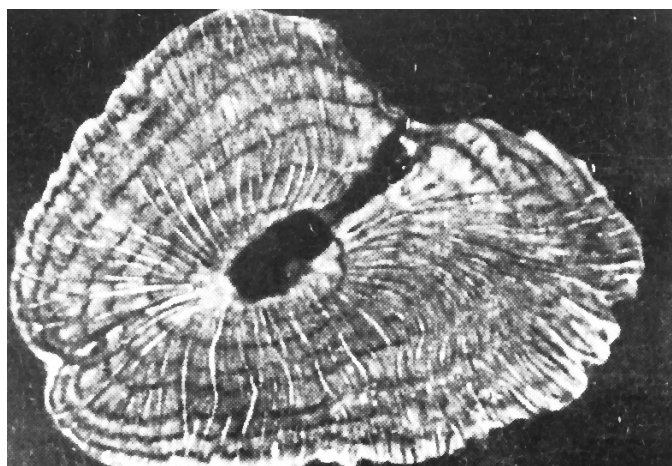


Рис. 28. Спил луча грудного плавника сома

Определение возраста по позвонкам. П.Н. Кочкин (1980) предлагает следующий способ подготовки позвонков трески и минтая для определения

возраста. Очищенную от мышц часть позвоночника кипятят в воде 2-3 мин. После этого позвонки легко отделяются друг от друга и с поверхности их сочленованных ямок пинцетом удаляют соединительную ткань и хрящи. Затем два-три очищенных позвонка вновь кипятят в воде 3-5 мин. Для плохо очищенных крупных позвонков эту операцию повторяют 2-3 раза и за это время удаляется вывариваемый из позвонков жир.

Для слабо обызвествленных позвонков антарктических рыб этого времени достаточно для их размягчения, структура позвонков при этом не нарушается. Для позвонков рыб, имеющих повышенное содержание кальция, желаемый результат можно получить при кипячении их под давлением в автоклаве, при этом срок выдерживания их в автоклаве для каждого вида рыб различен. Так размягчение позвонков трески без нарушения их структуры достигается при кипячении под давлением 1,5 атм. при $t^{\circ}\text{C}$ $127^{\circ}\text{C}\pm 3^{\circ}\text{C}$ в течение часа, морского окуня и минтая – в течение 40 мин, а полосатой бело-красной щуки – 7 мин.

После этой операции с наружной стороны размягченного позвонка лезвием отделяют все отростки и соединительную ткань, а позвонок разрезают продольно пополам. Края каждой половинки осторожно обрезают с постепенным углублением лезвия к центру позвонка. Полученная заготовка имеет вид двух соединенных вершинами конусов с нечеткой структурой. Структура позвонка становится более четкой при окрашивании. Наилучшие результаты получены при использовании методики окрашивания на белок.

Лучшая видимость структуры позвонков достигается при просмотре препаратов под биноклем в падающем поляризованном свете с использованием поляризационных фильтров ПФ-42, при этом один светофильтр крепят к объективу бинокля, а другой помещают над препаратом.

По данным зарубежных исследователей (A.G. Johnson, 1979; Munekiyo Masahiro et al, 1982) с позвонков от свежих, замороженных или фиксированных формалином костистых рыб удаляют желеобразное вещество, для чего их смачивают гипохлоридом натрия, затем погружают в 0,01 % раствор кристалливиолета в дистиллированной воде на 0,2-0,4 ч в зависимости от размера позвонка, после чего промывают в воде. Нефиксированные крупные позвонки после окраски можно обработать 5%-ным формалином. Переокрашенные позвонки осветляют в 50%-ном водном растворе пропанола, после окраски центры позвонков имеют красный цвет с хорошо выраженными кольцами. Другая пригодная краска – ализарин красный в концентрации – 0,32%.

Метод подготовки заключается в том, что очищенный от ткани и обезжиренный позвонок покрывают поливинилспиртом, который образует пленку, точно копирующую структуру поверхности тела позвонка. Застывшую пленку отделяют от позвонка и просматривают под микроскопом. Метод применялся к двум видам рыб: сериоле и ставриде, определение возраста которых по отолитам и костям жаберной крышки затруднено.

Отолиты как наиболее надежная регистрирующая структура широко применяется для определения возраста рыб. Однако закономерности их роста, особенно количественные, изучены на сегодня недостаточно, что сущест-

венно снижает сферу их использования. Эффективным способом получения количественных характеристик элементов структуры отолита является метод микрофотометрирования негативных изображений, разработанный М.В. Миной (1965) при изучении отолитов трески (рис. 29, 30).



Рис. 29. Шлиф отолита трески (а) и кривая-характеристика (б) (1+)

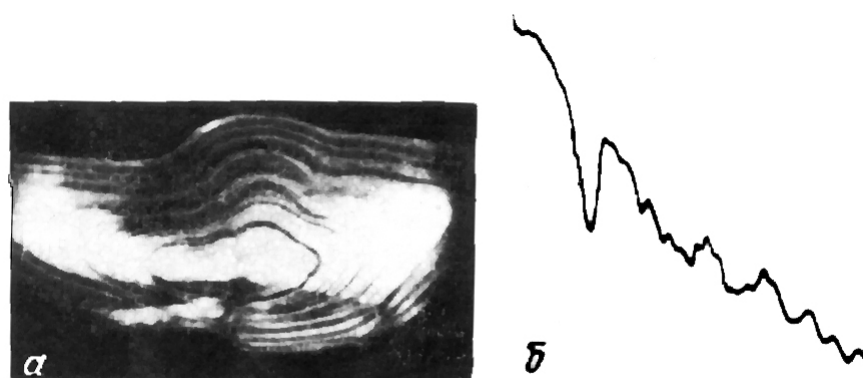


Рис. 30. Шлиф отолита трески (а) и кривая-характеристика (б) (6+)

Существуют две основные причины, обуславливающие непригодность отолитов для определения возраста. Первая причина – полное или частичное перерождение (кристаллическое) одного или обоих отолитов, вторая – асимметричность отолитов одной пары, которые могут различаться как по своим размерам, так и по числу зон роста. Следует отметить, что явление кристаллического перерождения и асимметричности отолитов относительно редки (например, у балтийского шпрота соответственно 3 из 100 и 1 из 1000), поэтому с практической точки зрения сам метод определения возраста рыб по отолитам под сомнение не ставится.

По оптической плотности субстанции отолитов различают менее прозрачные – opakовые и более прозрачные – гиалиновые зоны. Возникновение зональности в строении отолитов связывается с сезонной неравномерностью роста рыб.

Известно, что неорганическое вещество отолитов состоит из CaCO_2 в форме игольчатых кристаллов арагонита, органическое вещество представляет собой – уникальный по аминокислотному составу фиброзный белок – отолин, близкий к конхиолину – белку раковин некоторых моллюсков. На-

блюдаемые различия в оптической плотности субстанции отолитов, видимо, связаны с различным соотношением органического и неорганического компонентов в опаковых и гиалиновых зонах. Показано, что гиалиновые зоны содержат больше органического вещества, чем опаковые. Существуют разные мнения о том, какой компонент отолитов органический или минеральный более прозрачен для видимого света. Целесообразно зоны роста отолитов, соответствующие летнему быстрому росту, считать опаковыми (менее прозрачными); зимнему медленному росту, задержке роста – гиалиновые (прозрачные) (Апс, 1982).

Отолиты, как правило, надо брать у свежей рыбы, при этом следует помнить, что у рыб, хранившихся в формалине, отолиты становятся хрупкими и теряют прозрачность.

У мелких рыб (хамса, шпрот) после 2-3 месячного хранения в формалине отолит полностью растворяется, однако не всегда консервирующие жидкости губительно действуют на отолиты. Например, отолиты невской корюшки хорошо просматриваются у рыб, фиксированных формалином или спиртом, причем просвечиваемость годовых колец не ухудшается.

Когда нельзя вынуть отолиты у только что пойманных мелких рыб, их помещают в слабый раствор формалина (2-3%) на один-два дня, но при первой же возможности их необходимо вынуть и обработать. Через неделю хранения рыб в формалине отолиты становятся хрупкими и непригодными для определения возраста.

Мелкие прозрачные отолиты рассматривают без всякой предварительной обработки, помещая их в просветляющие жидкости (у хамсы, шпрота, ставриды, невской корюшки, иногда судака, у которого отолиты довольно крупные и прозрачные).

Иногда отолиты перед просмотром прокаливают в пламени спиртовки, подшлифовывают.

Крупные отолиты (трески) перед шлифовкой разламывают посередине на две части, поверхность слома прокаливают в пламени спиртовки, после чего она желтеет, годовые кольца проступают резче. Затем обе половинки укрепляют либо в воске, либо в пластилине так, чтобы поверхность слома была обращена кверху, и рассматривают в падающем свете, пользуясь просветляющими жидкостями.

В некоторых случаях применяют более сложные методы обработки отолитов. Отолиты беломорской корюшки, налима выдерживают, прежде всего, в нашатырном спирте (25% растворе аммиака) от 30 мин до 3-х суток после этого их промывают в горячей воде и рассматривают по биноклю в капле глицерина. Если кольца плохо видны, то отолиты помещают на 3-5 мин в кипящий раствор поваренной соли (6 г соли на 100 см³ воды) и снова промывают в горячей воде.

Если и после такой обработки отолитов годовые кольца на них видны неотчетливо, их дополнительно шлифуют. Для этого отолит распиливают лобзиком перпендикулярно к продольной оси или стачивают напильником, а потом шлифуют на оселке. Затем отолит заливают в канифоль на предметном

стекле так, чтобы отшлифованная поверхность была обращена к стеклу. Когда канифоль затвердеет, отолит стачивают напильником до тонкой пластинки, затем ее шлифуют до полной просвечиваемости, канифоль растворяют ксилолом, заливают канадским бальзамом и покрывают покровным стеклом.

Помимо годовых колец на отолитах бывают видны и добавочные кольца, но они менее резки и большей частью не замкнуты.

При определении возраста балтийского шпрота по отолитам, последние берутся от свежей или зафиксированной в этаноле рыбы (Апс, 1982). Отолиты шпрота, зафиксированного в формалине, не пригодны для определения возраста. Отолиты помещаются в ксилол, толуол или глицерин и просматриваются в отраженном свете на черном фоне с небольшим увеличением (рис. 31 А).

Можно залить отолиты канадским бальзамом и рассматривать под микроскопом в проходящем свете. Для определения возраста достаточно 100-кратного увеличения и лишь для определения возраста отдельных старшевозрастных рыб необходимо увеличение до 250 раз. Хорошие результаты дает применение поляризованного света, определение возраста балтийского шпрота состоит в распознавании и подсчете более широких летних опаковых и более узких зимних гиалиновых зон. Летние опаковые зоны могут заключать в себе одну или несколько узких гиалиновых подзон внутрисезонных задержек роста, не учитываемых при определении возраста. Возрастная структура балтийского шпрота характеризуется обычно доминированием одной какой-нибудь возрастной группы и постоянным наличием в ней рыб старших возрастов.

При использовании электронного микроскопа на отолитах шпрота можно определить суточные приросты и факторы, влияющие на рост (например, выявить среднюю температуру воды, в которой обитала рыба и ее миграционные тенденции) (рис. 31 Б).

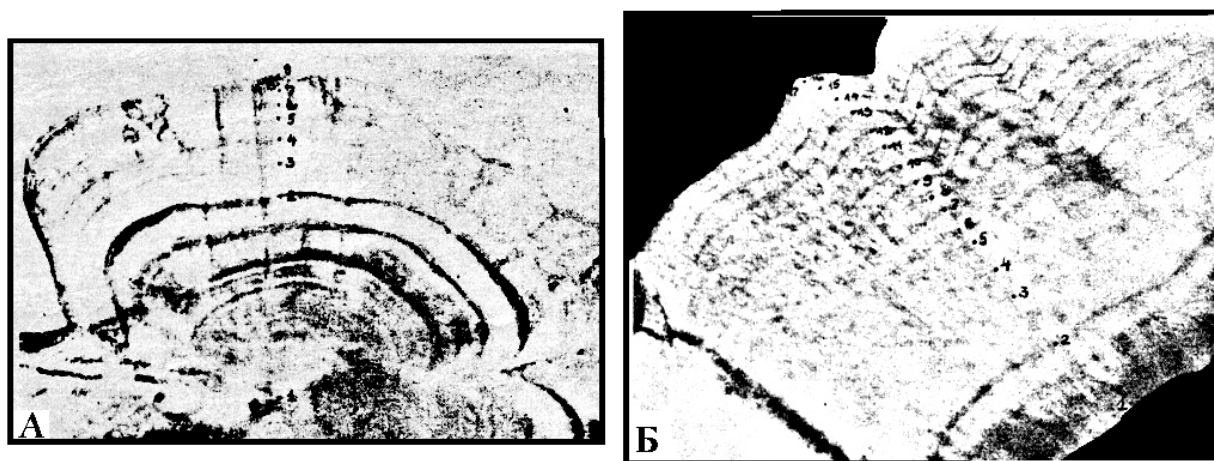


Рис. 31. Отолит балтийского шпрота в обычном проходящем свете (А) и в проходящем поляризованном свете (Б)

При использовании чешуи для определения возраста гольца, возраст оказывается заниженным на 1-4 года, чаще на два года (Тиллер, 1986). Использование же отолитов дает более надежный результат, однако и здесь

возможно занижение возраста за счет первого годового кольца. Первое годовое кольцо обычно плохо очерчено, расплывчато, с трудом поддается измерению, видимо, его принимают за ядро отолита, а первым годом уже считают второе годовое кольцо, которое имеет четкие границы (рис. 32).

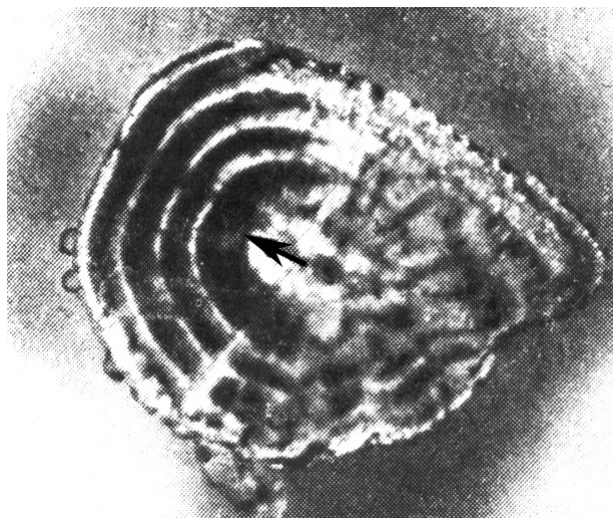


Рис. 32. Отолит гольца в возрасте 5+ (стрелкой показано первое годовое кольцо)

Определение возраста хариуса по чешуе и отолитам по данным М.Б. Скопеца и др. (1990) показало существенное занижение продолжительности жизни у старшевозрастных рыб (старше 1-11 лет). Это явление ранее отмечалось у хариусов Аляски. На чешуе старых особей годовые приросты, как правило, незаметны (рис. 33).

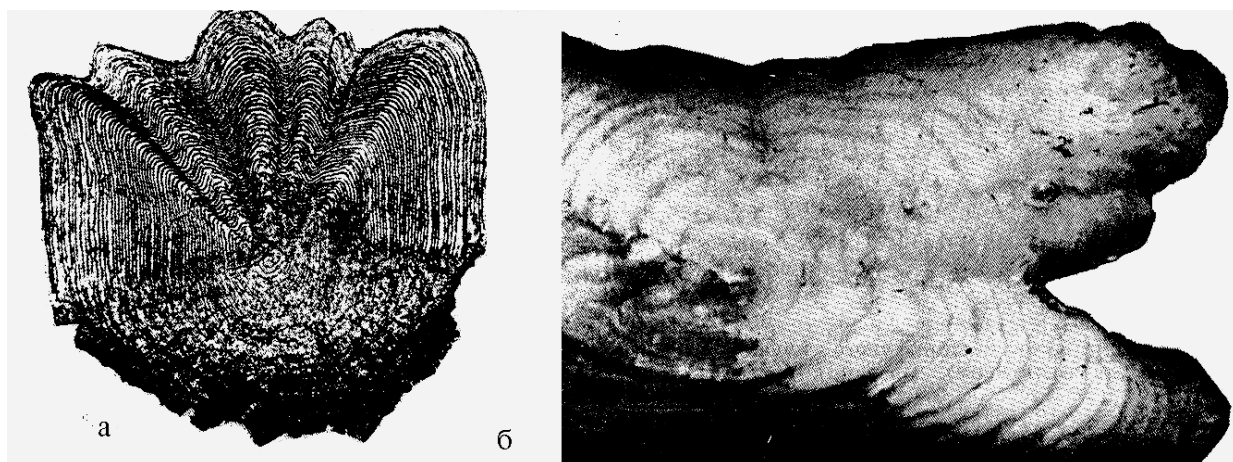


Рис. 33. Чешуя и отолит камчатского хариуса из р. Еропол:
а – чешуя, возраст 13+ лет, проходящий свет;
б – отолит, возраст 17+ лет, отраженный свет

Для определения возраста у карповых рыб чаще используется чешуя, спицы лучей и кости, чем отолиты. Хотя в литературе есть сообщения о вполне успешном их применении у уклей, линя, ельца и др.

М.В. Мина (1989) использовал отолиты для определения возраста у ельца. Отолит ельца имеет форму, характерную для представителей семейства карповых (рис. 34). В передней части его имеется мощный выступ, задняя часть его уплощена.

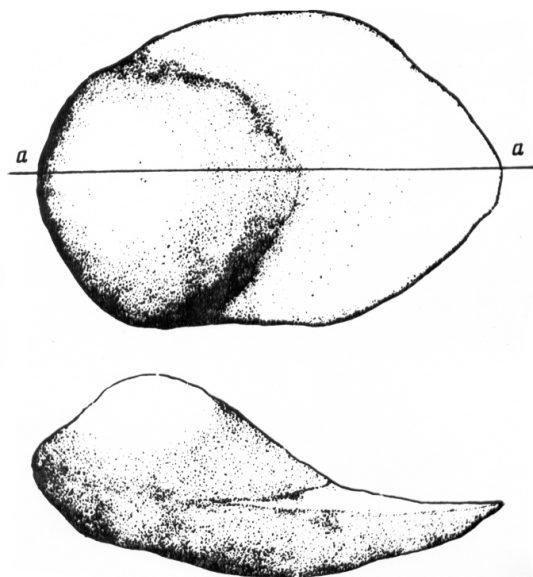


Рис. 34. Отолит sagitta представителя семейства карповых (схема)

Извлеченные отолиты помещают в глицерин. Уже через несколько минут в задней части отолита начинают проступать чередующиеся opakовые и гиалиновые зоны, они лучше всего видны при рассмотрении антимаккулярной поверхности (обращенной от мозга) на темном фоне в падающем свете.

Первая по времени образования гиалиновая зона располагается так, что ее центр значительно смещен к переднему краю отолита, и у крупных особей она оказывается в той или иной мере скрытой под выступом на антимаккулярной поверхности. На отолитах крупных особей первая зона становится видна только через несколько дней нахождения в глицерине (рис. 35).



Рис. 35. Отолит ельца из Верхне-Ружского водохранилища, $l - 181$ мм.
Шесть гиалиновых зон

Число гиалиновых зон на отолите и наиболее четких колец на чешуе оценивалось независимым оператором дважды через три месяца. Расхождения в оценках независимых определений по чешуе отмечены в 9 случаях из 52 (в одном случае – на 2, в восьми – на 1 год), т.е. совпадение оценок составило 83%, расхождения оценок по отолитам не превышали одного года и были отмечены в 11 случаях из 53 (совпадение 79%).

Несоответствия оценок возникают, как правило, у особей, имеющих более 4-х гиалиновых зон на отолитах, причем при определении возраста по чешуе у этих рыб оценки, как правило, были заниженными.

У наиболее крупных ельцов бывают плохо различимы периферийные зоны отолитов и, кроме того, возникают сомнения относительно положения первой гиалиновой зоны, скрытой под выступом на антимакулярной поверхности отолита. Чтобы зоны выявились более четко, было достаточно, прокалить отолит целиком в пламени спиртовки и затем снова просветлить его в глицерине. В других случаях изготовлялся и обжигался аншлиф, для чего отолит ставили на ребро в каплю расплавленного парафина на предметном стекле и после того, как парафин застывал, шлифовали на корундовом бруске со шлифовальным порошком, добиваясь, чтобы срез прошел через середину отолита в плоскости, обозначенной на рис. 34 по линии *aa*.

Контрольные вопросы и задания

1. Морфология чешуи, костей, отолитов.
2. Способы подготовки чешуи, костей, отолитов к определению возраста.
3. Особенности определения возраста по чешуе, костям, отолитам.
4. Способы расчисления темпа роста у рыб (Э. Леа, Жакову и Меншуткину и др.).
5. Феномен Розы Ли.

IV. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ ПО ПИТАНИЮ РЫБ

Изучение трофических связей рыб на уровнях межвидовых отношений, сообщества или экосистемы в целом позволяет решить вопросы обеспеченности пищевых потребностей рыб, степени и эффективности использования ими кормовой базы.

Методика исследования питания рыб состоит из четырех элементов:

- сбора материала;
- обработки содержимого желудочно-кишечных трактов рыб;
- цифровой обработки полученных материалов;
- литературной обработки и трактовки различных наблюдений, сделанных во время исследований.

При изучении питания рыб обязательным является проведение полного биологического анализа рыб.

Одновременно с отловом рыбы и в том же месте отбирают пробы планктона и бентоса, что необходимо для изучения кормовой базы рыб водоема и его конкретного участка.

Термины, используемые при характеристике питания

Хищные рыбы питаются в основном рыбой и в меньшей степени другой пищей (окуни, лососи, треска, щука, сом и др.).

Мирные рыбы условно подразделяются на бентофагов, планктофагов и растительоядных.

Широта спектра питания (ШСП) дает представление о разнообразии потребляемой пищи. Определяется количеством родов или видов организмов в пищевом комке рыб.

Частота встречаемости определяется числом пищеварительных трактов, содержащих соответствующий компонент пищи, выражается в процентах от общего числа исследуемых трактов.

Индекс избирания пищи определяется по формуле А.А. Шорыгина (19):

$$I_i = r_i / P_i, \quad (19)$$

где r_i – процентное значение организмов в пище;

P_i – процент этого же организма (или группы) в природном сообществе (планктон, бентос, нектон).

Если рыба ест все подряд, то индекс избирания (И.И.) равен 1, если выбирает организм, то И.И. больше 1, а если избегает, то И.И. меньше 1.

В течение жизни рыб характеристики питания претерпевают возрастные, локальные, сезонные изменения.

Суточный ритм питания зависит от вида рыб, доступности кормовых организмов, их размера, калорийности, способов разыскивания и т.д.

Интенсивность питания характеризуется наполнением пищеварительного тракта. Визуально определяется степень его наполнения по пятибалльной шкале: 0 – пусто, 1 – единично, 2 – малое наполнение, 3 – среднее наполнение, 4 – много пищи (пищеварительный тракт полный), 5 – масса (пищеварительный тракт растянут).

Количественным выражением интенсивности питания, или накормленности, являются общий индекс наполнения (И.Н.) – отношение массы всего пищевого комка к массе рыбы – и частный индекс наполнения отношение массы одного компонента пищи к массе рыбы (Ч.И.Н.). Индексы наполнения выражаются в процентах (%) или, что удобнее, в промиллеях (‰), когда результат увеличивают в 10000 раз.

Индекс потребления – отношение суммы реконструированных масс организмов, составляющих пищевой комков, к массе тела рыб.

Интенсивность питания можно выразить также процентом рыб, питающихся в момент наблюдения.

Рацион, или скорость питания – количество пищи, потребляемое рыбой за единицу времени (сутки, месяц, сезон, год). Обычно суточный рацион вычисляют на основе индексов наполнения кишечника и скорости переваривания пищи при той или иной температуре по формуле 20:

$$D=A(24/n), \quad (20)$$

где D – суточное потребление пищи, %

A – средний индекс наполнения кишечника, %

n – скорость переваривания пищи определяет по наибольшим спадам в питании, для чего наблюдают за суточным ходом питания. Более сложным считается метод баланса энергии, когда рацион вычисляется в ккал для рыб различных возрастов.

Удельный рацион, или интенсивность питания особи – рацион рыбы, отнесенный к единице массы ее тела.

Пищевые потребности рыб определяются количеством энергии, затраченной организмом на жизненные функции и на оптимальный рост.

Обеспеченность рыб пищей представляет собой отношение реально получаемого рыбой в данном водоеме рациона к необходимой для нее величине рациона. Для выражения этого отношения в процентах следует умножить его на 100 (21):

$$C_{об} = \frac{C_p}{C_n} \cdot 100, \quad (21)$$

где $C_{об}$ – степень обеспеченности рыб пищей;

C_p – реальный рацион;

C_n – потребный рацион.

Эффективность использования кормовой базы рыбами (α) представляет собой отношение весового прироста рыб (P) популяции к величине потребленной популяцией пищи (C) в единицу времени (месяц, год) (22):

$$\alpha = \frac{P}{C} \cdot 100 (\%) \quad (22)$$

Интенсивность выедания кормовых организмов популяциями рыб в водоеме определяется по уравнению 23:

$$I = \frac{C}{P}, \quad (23)$$

где C – рацион популяции рыб;

P – продукция кормовых организмов.

Кормовой коэффициент – один из показателей рационального питания рыб, показывает сколько килограммов данного корма должно быть съедено рыбой для получения 1 кг прироста массы за известный период. К.К. (в рыбоводстве – кормовые затраты) зависит от питательной ценности корма, вида и возраста рыбы, температуры воды, газового (кислородного) режима и т.д.

Пищевая конкуренция возникает при питании различных видов рыб одними и теми же пищевыми организмами, характеризуется индексом пищевого сходства (А.А. Шорыгин, 1939, 1952), который представляет собой сумму наименьших величин из спектра питания сравниваемых рыб (в %).

Напряженность пищевых отношений, или сила пищевой конкуренции, вычисляется по формуле 24, предложенной А.А. Шорыгиным (1946):

$$e = \frac{100 \cdot (a_1 + a_2)}{b} \cdot dg, \quad (24)$$

где e – напряженность пищевых отношений к какой-либо группе организмов, потребляемых обоими видами рыб;

a_1 и a_2 – размер суточного потребления группы организмов обоими видами рыб;

b – биомасса данных пищевых организмов в водоеме;

d – индекс пищевого сходства группы организмов;

g – поправка на положение пастбищ.

Сбор материала

Существует два метода сбора и обработки материала по питанию:

- метод индивидуального сбора и обработки желудочно-кишечных трактов, когда каждая рыба анализируется отдельно;
- метод группового сбора и обработки, когда кишечники собираются от группы рыб и содержимое их обрабатывается как нечто

единое.

Сбор материала производят активными орудиями лова, которые не остаются долго в воде. В случае необходимости применения пассивных орудий лова следует просматривать их каждые 1-3 часа. Сбор материала по питанию в каком-либо водоеме желательно проводить во все сезоны года и в различных районах, в местах наибольшего и наименьшего скопления рыбы.

В зависимости от целей исследований проба на питание рыб состоит из 10-100 экз. Рыбу длиной до 20 см (мелкие виды рыб, личинки и мальки) фиксируют целиком, делая у более крупных экземпляров надрез на брюшной стороне. У рыб длиной более 20 см фиксируют только желудочно-кишечные тракты.

Желудочно-кишечные тракты надо брать немедленно после притонения или по выемке из пассивных орудий лова.

Перед извлечением желудочно-кишечного тракта проводят биологический анализ:

- каждую рыбу, подлежащую вскрытию, измеряют (определяют всю длину и длину до конца чешуйного покрова – l);
- взвешивают (общая масса – G и масса выпотрошенной рыбы – g);
- определяют пол и стадию зрелости половых продуктов;
- определяют упитанность (по универсальной номограмме упитанности) и жирность по шестибалльной шкале по ожиркам на кишечнике;
- берут материал для определения возраста и темпа роста (табл. 20).

Таблица 20

Образец записи в журнале промеров (ихтиологическом журнале)

№ п/п	Место вылова			Дата			Орудие лова		
	Вид рыбы	Длина рыб		Масса рыбы		Пол и стадия зрелости	Вес гонад	Воз- раст	При- меча- ние
		общая (L)	до конца чешуй- ного покро- ва (l)	общая (G)	тушки (g)				

Извлечение желудочно-кишечного тракта проводится следующим образом. Рыбу вскрывают ножницами или скальпелем по брюшной стороне от анального отверстия до головы. Желудочно-кишечный тракт вырезают от пищевода до анального отверстия и помещают с соответствующей этикеткой в марлевую салфетку.

Во время вскрытия отмечается наличие наружных (на теле, на жабрах) и внутренних (в глазах, в брюшной полости) паразитов – ракообразных и червей, с указанием степени зараженности ими.

Все кишечники одной пробы помещают в общую марлевую салфетку и

кладут в какой-либо сосуд, предназначенный для перевозки и хранения материала.

Этикетки должны быть написаны на пергаменте тушью или простым карандашом.

Фиксируют материал (целые личинки, мальки и мелкие виды рыб, кишечные тракты взрослых особей) 4-процентным формалином.

При сборе материала ведется специальный «пищевой» журнал (табл. 21).

Таблица 21

Карточка по питанию рыб

№ рыбы в ихтиол. Журнале	Длина рыбы, см	Массы рыбы, г	Длина ж.-к. тракта, см	Масса ж.-к. тракта, г	Масса пищ. комка, г	Степень наполн. желудка, в баллах	Степень переваренности пищи, баллы	Общая воост. масса комка, г	Общий индекс наполн., И.Н., % или ‰	Общий индекс потреб., И.П., % или ‰	Частные индексы потреб., % или ‰	Широта спектра питания, ед

Сбор материала по питанию для разработки мероприятий по рациональному использованию природных ресурсов водоемов должен охватывать все районы водоема, весь период времени, когда рыба кормится, и все возрастные группы обитающих в водоеме рыб. Из улова берется проба в 15-20 штук одного вида, если рыба близкого размера, или по 10 экз. мелких, средних и крупных рыб. Пробы берут для всех видов рыб, встреченных в улове.

Сбор материала по питанию рыб на разных возрастных стадиях рекомендуется проводить в следующие сроки:

- сеголетки карповых, окуневых, лососевых, корюшковых и щуковых собираются в конце весны, в середине лета и осенью; сеголетки осетровых собираются в северных реках в июле-августе, в южных – в июне-июле;
- годовики пресноводных и полупроходных рыб, за исключением осетровых и тресковых, собираются во второй половине июня, в середине мая (в средней полосе) и в конце апреля (на юге); годовики осетровых – с мая по сентябрь, годовики тресковых – с января по март;
- материал по двух- и трехлеткам осетровых, лососевых, большинства карповых, окуневых, щуковых, сомовых и тресковых собирается летом и осенью, а для изучения сезонного хода питания – еще зимой и весной.

Для анализа отбираются 15-20 желудочно-кишечных трактов рыб от большого количества размерных группировок.

Сбор материала по питанию рыб на разных горизонтах осуществляется с помощью дрефтерных (плавных) сетей, установленных на разных горизон-

тах. Для бентосоядных рыб ставят донный ярус. С каждого горизонта берут 20-25 кишечников каждой размерной группы.

Сбор материала по питанию рыб для нужд разведки – у 30-50 экз. рыб определяется степень наполнения кишечника по пятибалльной – системе Лебедева; отдельно отмечается степень наполнения желудка и кишечника, у безжелудочных рыб – степень наполнения I, II, III отделов кишечных трактов (соответственно пищеводов, желудков, кишечников). Дается визуальное определение состава пищи и указываются преобладающие организмы.

Сбор материала по суточным изменениям питания осуществляется на одной станции в течение 28-32 ч через равные промежутки времени – 2-3-4 ч, чтобы время последней пробы заходило за время взятия первой пробы. Каждая проба состоит из 20-25 кишечников от примерно равноразмерных рыб.

Обработка содержимого желудочно-кишечных трактов рыб

Задачей исследований содержимого желудочно-кишечных трактов является определение состава пищевого комка и значения отдельных пищевых компонентов, т.е. анализ содержимого желудочно-кишечных трактов сводится к определению видового состава кормовых организмов и их процентного соотношения в пище.

Оборудование для обработки содержимого кишечников: микроскоп, бинокляр, окуляр-микрометр, лупа; весы технические с разновесами, весы аптекарские на 100 г, весы торсионные; линейка для измерения длины кишечного тракта; эмалированные кюветы; чашки Петри, часовые стекла, посуда для вымачивания фиксированных кишечников; предметные и покровные стекла; мерные цилиндры и мензурки на 100-200 мл; шпатель-пипетки на 0,25; 0,5; 1,0; 2,0 и 5,0 см³ и счетные камеры Богорова, Наумова, Ножотта и др. для просчета пищевых компонентов планктоноядных и растительноядных рыб; пинцеты, препаровальные иглы; фильтровальная бумага; карточки для записи содержимого пищевого комка; материалы по средним восстановленным весам кормовых организмов.

Фиксированных рыб (молодь и особи мелких видов) или фиксированные кишечники, подлежащие анализу, накануне отмывают от формалина, сменяя воду несколько раз.

Отмоченный желудочно-кишечный тракт перед вскрытием:

- очищают от обрывков внутренностей и ожирков;
- измеряют его длину (для получения данных по соотношению его длины к длине тела рыбы), избегая его излишнего растяжения;
- визуально определяют и записывают степень наполнения пищей отдельных разделов пищеварительного тракта (пищевод, желудок и кишечник у желудочных рыб или передняя, средняя и задняя части тракта у безжелудочных) по пятибалльной шкале Лебедева: 0 – пусто, 1 – единично, 2 – малое наполнение, 3 – среднее наполнение, 4 – много, 5 – масса, растянутый кишечник; записывается результат трехзначным числом, например – 321;

- разрезают на три указанных выше отдела и извлекают из них пинцетом, скальпелем или шпателем содержимое (на стекло, кюветку и т.д.);
- подсушивают содержимое каждого отдела отдельно на фильтровальной бумаге и взвешивают в зависимости от количества на соответствующих весах; по возможности визуально определяется доля слизи;
- после взвешивания содержимое каждого отдела просматривается под биноклем, а если нужно – и под микроскопом: на глаз определяют цвет пищевого комка и степень переваренности пищи в разных отделах по пятибалльной шкале (1 – организмы хорошей сохранности, 2 – организмы слегка переварены, 3 – полупереваренные организмы, 4 – сильно переваренные организмы, но определимы по отдельным частям, 5 – совершенно неопределяемая масса; полученные данные заносятся в карточку в виде цифровых выражений, например, 124).

Далее приступают к качественной и количественной обработке пищевого кома: определению видового состава, численности и массы компонентов.

При небольшой величине пищевого кома последний просматривается полностью, т.е. определяются, просчитываются и взвешиваются все компоненты пищи.

При наличии большого количества содержимого просматривают часть кома:

- а) берется навеска с последующим пересчетом на весь ком;
- б) применяется объемный метод – содержимое размешивают в определенном количестве воде, штемпель-пипеткой берется часть взвеси и просматривается в чашке Петри, камере Богорова или другой соответствующей посуде; в дальнейшем ведется пересчет на весь пищевой ком.

При обоих способах просмотра ведется качественный учет кормовых объектов в оставшемся комке или в осадке взвеси – учитываются крупные кормовые организмы, которые могут не попасть в навеску или при заборе штемпель-пипеткой.

У личинок на этапах С₁-Д₁ содержимое кишечника просматривают под биноклярным микроскопом МБС-1, МБС-2 без вскрытия, т.к. личинка прозрачна, а кишечник представляет собой прямую трубку.

У личинок на этапах Д₂-Е содержимое кишечника извлекают препаровальной иглой под биноклем. При этом личинку помещают на предметное стекло, измеряют ее окуляр-микрометром, взвешивают на торсионных весах, затем путем надавливания на кишечник от глотки препаровальной иглой извлекают его содержимое.

У мальков до 3,5 см желудочно-кишечный тракт извлекают путем разрезания брюшка (лезвием), освобождают его от других элементов полости тела, помещают под бинокляр и легким нажатием на кишечник препаровальной иглой извлекают содержимое.

У сеголетков кишечник также извлекают из полости тела, помещают на предметное стекло размером 9×12 см и с помощью препаровальной иглы или

шпателем извлекают содержимое.

Точность определения пищевых компонентов зависит от целей исследований. Как правило, ракообразных, коловраток, личинок хирономид и других насекомых следует определять до вида, остальные организмы до вида или рода. Низшие ракообразные в случае значительного разрушения определяются по фрагментам: представители кладоцер – по постабдоменам; циклопы и диаптомиды – по пятой паре торокальных ног, фурке и абдомене; личинки хирономид – по головной капсуле со всеми ее элементами: субментуму с рядом зубов, их количеству, форме и расположению, по максиллам и усикам; олигохеты в слаборазрушенном состоянии могут быть определены до рода или вида.

Если пища мало разрушена, то возможно прямое взвешивание олигохет, моллюсков, личинок хирономид и прочих бентосных организмов. Если пищевой комок состоит преимущественно из коловраток и низших ракообразных, полупереваренных остатков бентосных организмов, то масса каждого определенного организма устанавливается по стандартным (восстановленным) массам, приводимым в литературе.

Неопределимая масса содержимого тракта, если возможно, взвешивается или определяется на глаз в процентном отношении к весу всего пищевого кома и распределяется пропорционально весовому значению обнаруженных пищевых организмов.

Данные видового и весового определения содержимого кишечника записываются в индивидуальную карточку (табл. 22, 23) в зависимости от характера питания рыб.

Таблица 22

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ КАРТОЧКА ПО ПИТАНИЮ

Масса рыбы – _____ Орудие лова – _____ Масса содержимого кишечника – _____
 № в журнале просчетов – _____ Дата – _____ Навеска – _____

или

Объем разведения – _____

№ п/п	Наименование организмов или компонентов пищи	Длина, мм	Ширина гол. капсулы, мк	Численность в навеске (объеме), шт.	Численность во всем кишечнике, шт.	Масса компонентов в кишечнике, г	Примечание

Таблица 23

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ КАРТОЧКА ПО ПИТАНИЮ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ РЫБ

Масса рыбы – Орудие лова – Все содержимого кишечника –
 № в журнале просчетов – Дата – Объем разведения –
 Камера для счета, h –

№ п/п	Таксоны и компоненты пищи	Размеры, ок/мк	Размеры, мк	Численность в камере, шт.	Численность в киш-ке, шт.	Объем водорослей в камере, мк ³	Масса водорослей в киш-ке, мк ³	Примечание

Методика обработки содержимого желудочно-кишечных трактов в деталях отличается для рыб с разным характером питания.

При изучении питания хищных рыб (судак, окунь, щука, жерех, чехонь, налим, сом, нельма) исследуется содержимое желудка, а у жерехов и чехони – кишечника. Хищные рыбы заглатывают жертву целиком, и в зависимости от времени пребывания жертвы в желудке ее сохранность бывает различной.

Такие хищники, как жерех и другие карповые, измельчают жертву глоточными зубами, и определение видовой принадлежности жертвы осуществляется по фрагментам и костям (нижнеглоточные кости и зубы у карповых, нижнечелюстные кости у окуневых, сома и щуки, отолиты, позвонки и другие кости у остальных рыб). Хорошо сохранившихся рыб-жертв определяют до вида, измеряют длину, массу и делают соответствующие записи в карточках. Все группы пищевых организмов, обнаруженные в пищеварительном тракте рыб, должны быть даны в процентах по массе (табл. 24).

Таблица 24

Состав пищи леща Куйбышевского водохранилища в 1975 г. (% по массе)

Группа кормовых организмов	Размерная группа рыб	
	20,1-25,0	25,1-30,0
Копеподы	1,3	
Кладоцеры	17,5	
Личинки хирономид	60,7	
Личинки других насекомых	12,5	
Детрит	8,0	

Подробно методы изучения бентосоядных, планктоноядных рыб и личинок в естественных водоемах изложены в «Руководстве по изучению питания рыб в естественных условиях» (М., 1961) и в «Инструкции для сбора и обработки материалов по питанию бентосоядных рыб» (Л., 1989).

При изучении питания растительноядных рыб различают рыб, питаю-

щихся высшей водной растительностью, и рыб, питающихся низшими водорослями. К первым относится преимущественно белый амур. Поскольку определение сильно переваренных остатков высшей водной растительности затруднительно, обязательно должны быть данные по видовому составу растительности в исследуемом водоеме. Рассмотрение пищевого комка (по отделам кишечника) производится под биноклем в чашках Петри, просчитываются организмы зоопланктона, берутся их реконструированные массы. Визуально или путем прямого взвешивания или путем вычета массы зоопланктона определяется доля высшей водной растительности в навеске, затем во всем пищевом комке. Далее вычисляются соответствующие индексы и показатели в зависимости от целей исследований.

К рыбам, питающимся низшими водорослями, относятся толстолобики, преимущественно белый, в меньшей степени пестрый и их гибриды.

Исследование содержимого пищеварительного тракта проводится объемным методом. Из разведенной пробы помещается капля в камеру Ножотта (объемом 0,05 мм³) или камеру Горяева (объемом 0,9 мм³). Просматривают несколько камер или дорожек камеры Ножотта, или квадратов камеры Горяева (для массовых видов). Определяют и просчитывают все виды водорослей, измеряют окуляр-микрометром параметры водорослей. Вычисляют объем водорослей, приравнивая их к соответствующим геометрическим фигурам, по формулам 25-30:

$$\text{Конус (к)} V_k = d^2 \times h \times 0,26 \quad (25)$$

$$\text{Шар (ш)} V_{ш} = d^3 \times 0,25 \quad (26)$$

$$\text{Эллипс (э)} V_{э} = d^2 \times h \times 0,52 \quad (27)$$

$$\text{Цилиндр (ц)} V_{ц} = d^2 \times h \times 0,72 \quad (28)$$

$$\text{род Pediastrum } V = d^2 \times 3,9 \quad (29)$$

$$\text{род Phacus } V = d \times 3,9 \quad (30)$$

В карточку учета фитопланктона (табл. 23) заносят данные по размерам водорослей и их количеству в камере. Затем пересчитывают количество на весь пищевой комок по формулам 31 и 32:

$$\text{для камеры Ножотта } N = n \cdot k \cdot V \quad (31)$$

где n – количество водорослей в камере;

V – объем разведения пищевого комка;

k – коэффициент, величина которого зависит от числа просмотренных дорожек камеры, при просмотре 5 дорожек $k=160$

8 дорожек $k = 100$

10 дорожек $k = 80$

20 дорожек $k = 40$

40 дорожек $k = 20$

$$\text{для камеры Горяева } N = \frac{n \cdot V}{0,9}, \quad (32)$$

где n число водорослей в камере;

V – объем разведения пищевого комка

$0,9$ – объем камеры

Для определения массы водорослей используют формулу 33:

$$B = \frac{\mu^3 \cdot N}{1000000000}, \quad (33)$$

где B – масса водорослей в пищевом комке;

N – число водорослей в пищевом комке;

μ^3 – объем водорослей

Далее вычисляют индексы потребления фитопланктона (как общие, так и частные для отдельных его видов).

Цифровая обработка материалов по питанию рыб

Результаты анализа содержимого пищеварительного тракта рыб могут быть представлены различными способами: по встречаемости, по количеству экземпляров, по объему, по массе, по калорийности и т.д.

Следует отметить, что как самостоятельный метод на первом этапе изучения питания рыб, когда вся цель исследования заключалась лишь в установлении характера питания разных видов, применялся качественный метод. В настоящее время качественная обработка пищевого кома представляет неотъемлемую часть любого количественного метода.

Количественные методы:

- наиболее прост и наименее распространен метод определения частоты встречаемости отдельных компонентов в пище (количество кишечников, содержащих какой-либо кормовой компонент, выражается в процентах к общему количеству исследованных кишечников данного вида, учитываются только кишечники с пищей);

- счетный метод, самостоятельно применяется редко. Основной его недостаток тот, что дает неправильное представление о роли отдельных компонентов (оказывается, при одинаковых количествах очень мелких, например водоросли, и очень крупных, например моллюски, компонентов, значение их в питании одинаково, хотя и по объему и по массе это будут несоизмеримые величины. Также при этом методе совершенно игнорируются такие пищевые компоненты, как детрит, обрывки растений, которые нельзя просчитать);

- объемный метод (Форбс, 1968, 1988) используется большинством зарубежных исследователей; методика Форбса включает определение объема всего пищевого комка, а значение отдельных компонентов в пище выражают или в процентах частоты встречаемости или в процен-

тах по числу экземпляров;

- весовой метод наиболее точен и совершенен, предложен Блевадом (1916), усовершенствован отечественными учеными (Никитинский В.Я. 1929; Зенкевич Л.А., 1931 и др.). В отличие от Блевада, у Зенкевича Л.А. индексы были представлены не абсолютными отношениями веса пищи и веса рыбы, а это отношение было увеличено в 10000 раз. Работа с такими индексами (выраженными в продецимилле – ‰) оказалась эффективной и простой. Однако в чистом виде весовой способ тоже применяется редко, так как прямое взвешивание отдельных компонентов пищи затруднительно, а порой невозможно. Обычно весовой метод комбинируют с объемным или плоскостным, когда общая масса пищевого кома определяется непосредственным взвешиванием, а масса отдельных компонентов - на основании процентного содержания их в коме по объему или по занимаемым площадям, при чем процент нередко определяется на глаз;

- метод восстановленных весов устраняет ошибку визуального определения. При этом методе просчитываются все особи (целые и по остаткам), по размерам или возрастам каждого пищевого компонента и восстанавливается их живая масса (данные по восстановленным массам приводятся в литературе). Восстановленные массы всех пищевых компонентов, а также масса грунта, если он есть в коме, складываются, и от суммы вычисляется процентное содержание каждого компонента по живой массе. Следует иметь в виду, что и эти проценты могут быть недостоверны, т.к. в данном случае не учитывается степень переваренности, реконструированная масса, как правило, всегда больше массы фактического.

Частные и общие индексы наполнения и потребления вычисляются для отдельных рыб и заносятся на индивидуальную карточку в соответствующую графу.

Для получения средних индексов по пробе индивидуальные индексы рыб из одной пробы суммируются и делятся на общее число рыб в пробе независимо от того, имела ли она пищу у какой-либо из составляющих пробу рыб.

Вычисление процентного значения пищевых организмов и величины общего индекса по способу Зенкевича-Броцкой по групповому способу дает сходные результаты.

Литературная обработка материалов по питанию

В зависимости от целей исследований указываются только частные индексы и процентное значение по массе различных пищевых компонентов или приводятся более полные данные по характеристике питания: помимо частных индексов, следует приводить «частоту встречаемости» – число экземпляров пищевых организмов в среднем на одну рыбу, максимальные индексы, максимальные массы пищевых компонентов и всей пищи, максимальное

число экземпляров пищевых организмов, а также минимальный, максимальный и преобладающий размеры потребляемых рыбой организмов. Все эти данные сводятся в виде отдельных таблиц или граф общей таблицы из имеющихся индивидуальных карточек.

Результаты цифровой обработки материала, помимо таблиц, представляются в графиках разной формы – в виде кругов, прямоугольников, кривых и т.д., а также наносятся на карты. Ход питания можно изобразить в виде кривых для отдельных пищевых компонентов (рис. 36); значение организмов в питании можно выразить в виде прямоугольников (рис. 37). Диаграмма на рис. 38 дает представление об изменении процентного соотношения пищевых компонентов.

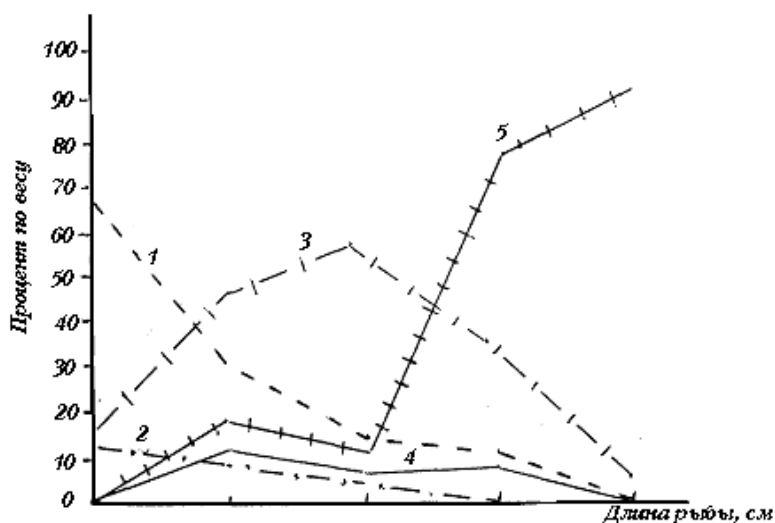


Рис. 36. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом (в процентах по массе): 1 – ветвистоусые раки; 2 – веслоногие раки; 3 – личинки хирономид; 4 личинки прочих насекомых; 5 – рыбы (размерные группы молоди соответствуют группам на рис. 37)

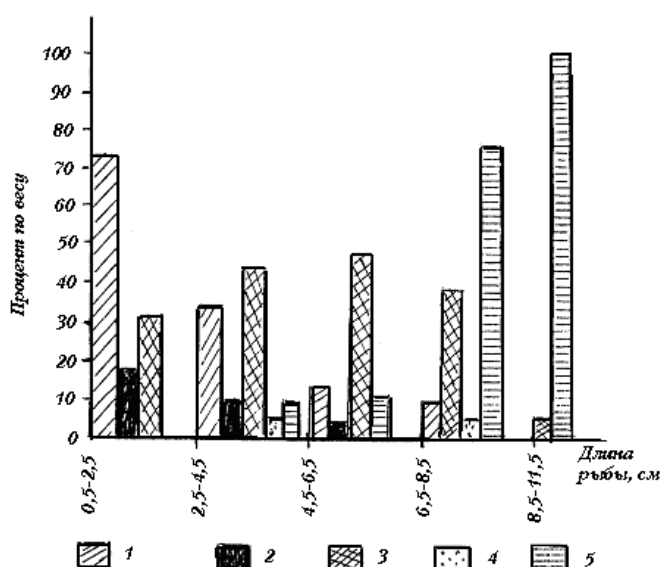


Рис. 37. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом (в процентах по массе): 1 – ветвистоусые раки; 2 – веслоногие раки; 3 – личинки хирономид; 4 – личинки прочих насекомых; 5 – рыбы

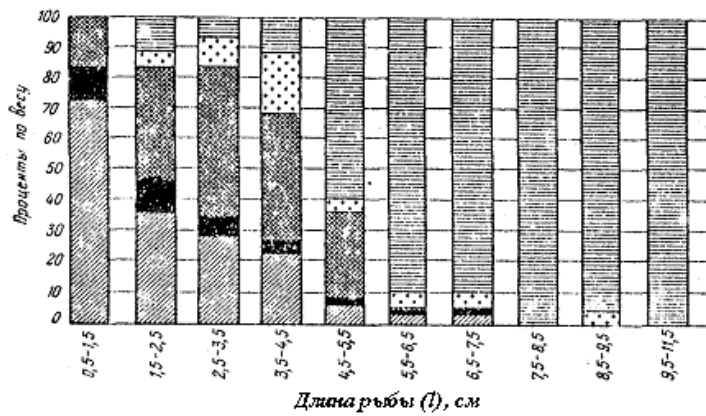


Рис. 38. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом (в процентах по массе). Обозначения те же, как на рис. 37

На рис. 39 представлены спектры питания рыб в виде прямоугольников, площадь которых соответствует общему индексу наполнения желудочно-кишечного тракта или массе пищевого комка; значение отдельных компонентов выражено в процентах от общей массы или от общего индекса.

Изменения спектра питания можно представить в виде заштрихованных условными обозначениями площадей, соответствующих значению отдельных компонентов в процентах по массе (рис. 40).

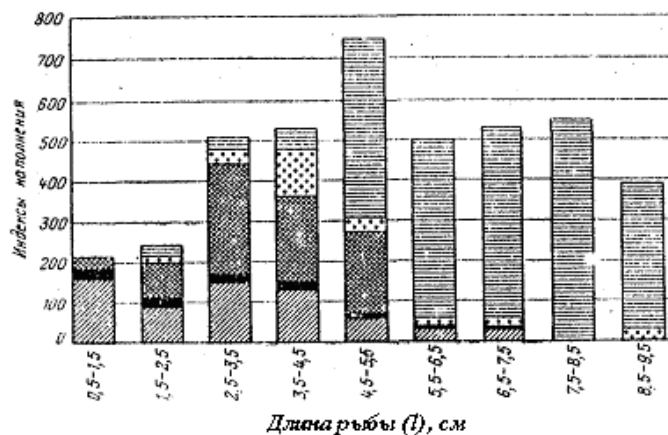


Рис. 39. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом (в процентах по массе). Обозначения те же, как на рис. 37

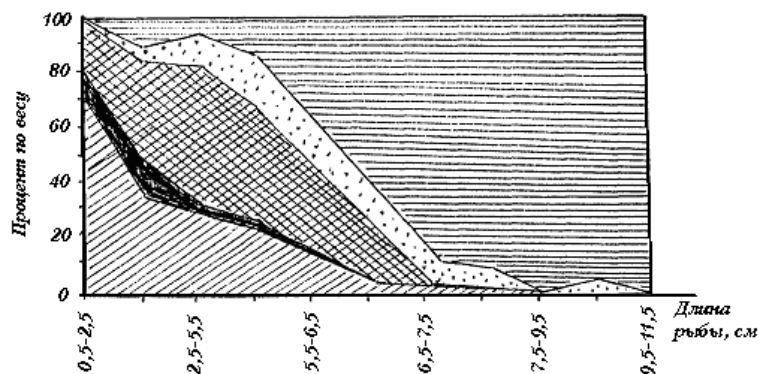


Рис. 40. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом (в процентах по массе). Обозначения те же, как на рис. 37

Наиболее показателен и распространен график в виде кругов (рис. 41). Площадь круга соответствует общему индексу наполнения пищеварительного тракта, квадратный корень которого равен радиусу круга. Отдельные секторы круга означают массы пищевых компонентов или частные индексы в процентах от общего индекса (практически в процентах от длины окружности или 350°). Подобными диаграммами можно графически изображать все стороны питания рыб: суточный, сезонный, годовой ход питания, питание по возрастам, по отдельным полам и т.д.

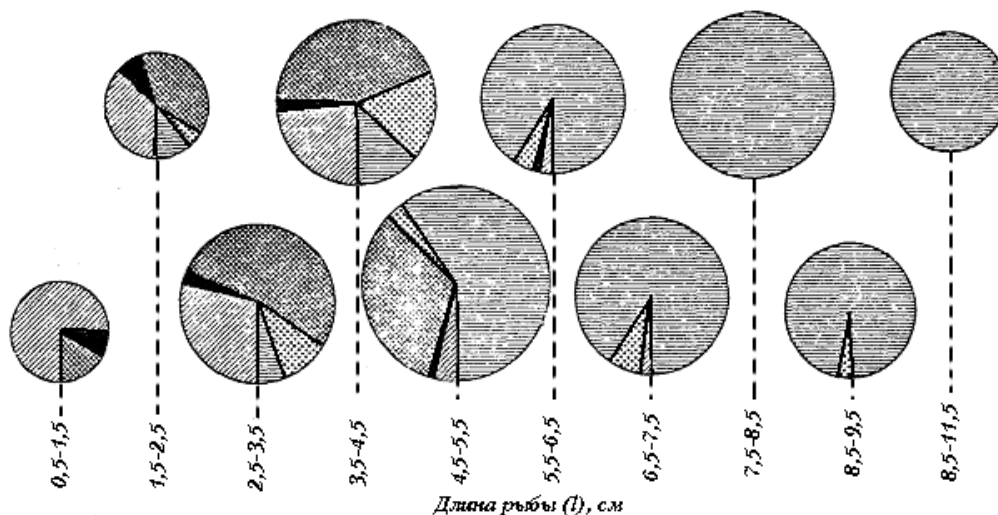


Рис. 41. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом (в процентах по массе). Обозначения те же, как на рис. 37.

На основании полученных цифровых и графических данных делают выводы о характере питания рыб, их накормленности, возможной конкуренции в питании, состоянии кормовой базы и т.д.

Контрольные вопросы и задания

1. Дать понятие мирных и хищных рыб.
2. Интенсивность питания (степень наполнения желудочно-кишечных трактов).
3. Индексы наполнения и потребления.
4. Рационы и скорость питания.
5. Пищевая конкуренция.
6. Кормовой коэффициент.

V. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИРНОСТИ И УПИТАННОСТИ

Жирность и упитанность являются показателями биологического состояния и условий откорма рыб и находятся в зависимости от возраста, пола, условий нагула, степени зрелости гонад, а также времени года. При хорошем питании у лососевых, миноговых, угрей жир накапливается в мускулатуре, у судака – на внутренних органах, у тресковых и акуловых – в печени, у сельдевых и осетровых – в мышцах и на внутренностях.

Жирность характеризует процентное содержание жира в теле. У некоторых рыб (хрящевых, тресковых) определяют коэффициент жирности – это отношение массы печени к массе рыбы; у леща, судака, воблы и других – это отношение массы жира на внутренних органах к массе рыбы.

О жирности некоторых рыб можно судить визуально по количеству жира на внутренних органах. Для этой цели существует шкала жирности: 0 – нет жира на внутренностях, 1 – мало, 2 – средне, 3 – много жира, 4 – полость залита жиром. Для каспийской воблы предложена 6-балльная шкала определения жирности.

Жирность рыб колеблется в широких пределах (средние показатели, в %):

Треска....	0,3	Палтус.....	5,0
Судак.....	0,5	Осетр.....	8,0
Сазан.....	1,5	Лосось.....	11,0
Вобла.....	2,5	Угорь.....	22,0
Сом.....	4,0	Хамса.....	23,0

Все рыбы по содержанию жира подразделяются на следующие группы: тощие (судак, щука, бычки) – жирность около 1%; среднежирные (вобла, сазан) – жирность от 1 по 5%; жирные (белуга, осетр, севрюга) – жирность от 5 до 15%; особо жирные (хамса, угорь, миноги) – жирность более 15%.

Жирность рыб, как и упитанность, обычно увеличивается с возрастом. Средняя жирность мелкого леща в Северном Каспии составляет 1,6%, среднего – 4,0%, крупного – 7,8%. При подготовке к нересту у сазана значительно понижается жирность мускулатуры, а у самок заметно уменьшается жир и на внутренностях.

Жирность рыб изменяется в зависимости от длительности и дальности миграций. У проходных рыб, совершающих протяженные миграции, жирность выше, чем у рыб с более короткими миграционными путями. Так жирность японской миноги, вошедшей на нерест в р. Амур и поднимающейся на 1200 км, достигает 31,1%, а речной миноги, нерестящейся в р. Неве на расстоянии 70-80 км от устья, не превышает 16,1 %.

Коэффициент жирности у многих рыб также меняется в зависимости от возраста, сезона и района обитания. У баренцевоморской сайки, например, с увеличением возраста он уменьшается (Печеник и др.).

Возраст, лет	3	4	5	6	7	В среднем
Коэффициент жирности, %	11,1	10,6	9,1	8,7	7,6	9,5

Максимальный коэффициент жирности у сайки наблюдается в августе-сентябре (13,1%), а после нереста резко снижается (6-7%), так как жир печени расходуется на созревание гонад.

В Карском море с весьма ограниченной кормовой базой коэффициент жирности сайки в 2 раза меньше, чем в Баренцевом море.

Жир у рыб является основным источником энергии для совершения дальних миграций и созревания гонад, а жирность является своеобразным индикатором условий нагула и имеет важное значение для прогноза поведения, распределения и миграций рыб.

Азовская хамса, например, при жирности менее 14% не начинает зимовальную миграцию в Черное море. Условия нагула азовско-донских сельдей в Азовском море в значительной мере сказываются на процессе созревания их половых продуктов и на сроках обратной миграции в следующем году. Если жирность сельдей осенью во время зимовальной миграции в Черное море менее 10%, то обратный заход их в Азовское море в следующем году будет незначительным.

Упитанность характеризуется соотношением мяса и массы тела и содержанием жира в нем к длине тела в кубе или массы тела к его объему. Для определения упитанности используют формулу Фультона (34):

$$K = \frac{p \cdot 100}{L^3}, \quad (34)$$

где p – масса рыбы с внутренностями, г;

L – длина всей рыбы, см

Позднее Кларк предложила определять коэффициент упитанности, используя массу тела без внутренностей с тем, чтобы устранить влияние массы гонад и кишечника.

Чаще всего используют формулу Фультона, однако берут не всю длину тела (AB), а лишь до конца чешуйного покрова (AD) (35),

$$K = \frac{p \cdot 100}{l^3}, \quad (35)$$

Указанные формулы имеют общий недостаток: позволяют сопоставлять упитанность рыб только одного вида, пола и одной возрастной группы.

Показатель упитанности имеет большое значение при образовании предзимовальных скоплений, для успешной зимовки рыб. Так при выращивании сеголетков карпов дважды за сезон у них определяют коэффициент упитанности: 1 августа и при пересадке их на зимовку. Нормальным коэффициентом упитанности у сеголетков на 1 августа считается 1,8 и более, а при пересадке на зимовку – в зависимости от массы: более 25 г – 2,5-2,6; 15-25 г – 2,5; менее 15 г – 2,9.

Н.Е. Сальников и Д.Н. Кравченко в 1978 г. предложили определять коэффициент упитанности, используя не только длину и массу тела, но и высоту и обхват (36):

$$K_y = \frac{p \cdot 100}{H \cdot O}, \quad (36)$$

где Н – высота, см;
О – обхват, см

Такой метод позволяет получить более объективную характеристику упитанности не только рыб разного пола и возраста, но и разных видов (цит. По Моисееву П.А., 1982).

Гарландером (Garlander, 1965) для определения упитанности рыб была предложена универсальная номограмма (рис. 42).

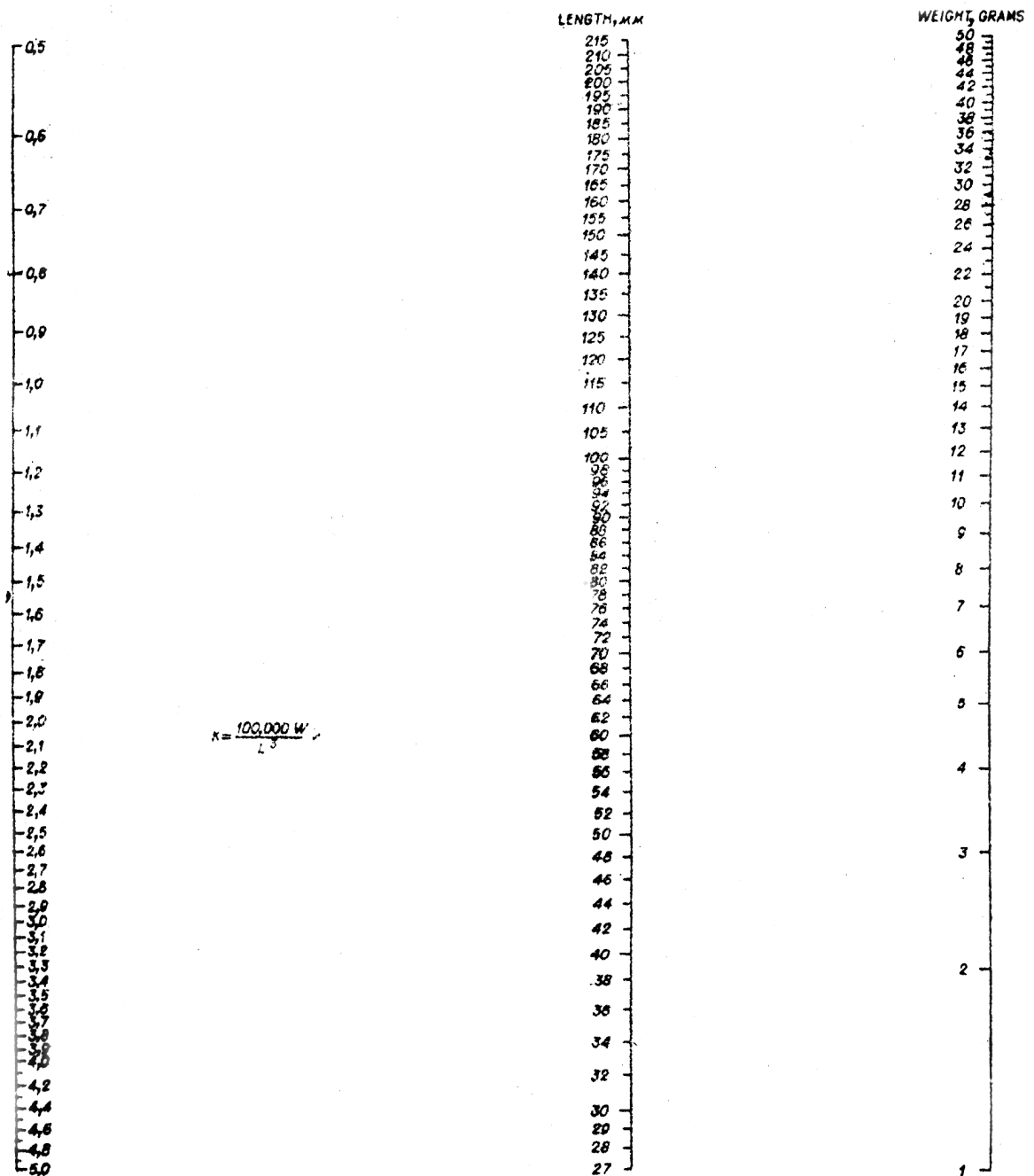


Рис. 42а. Номограмма расчета упитанности рыб для молоди (по Garlander, 1965)

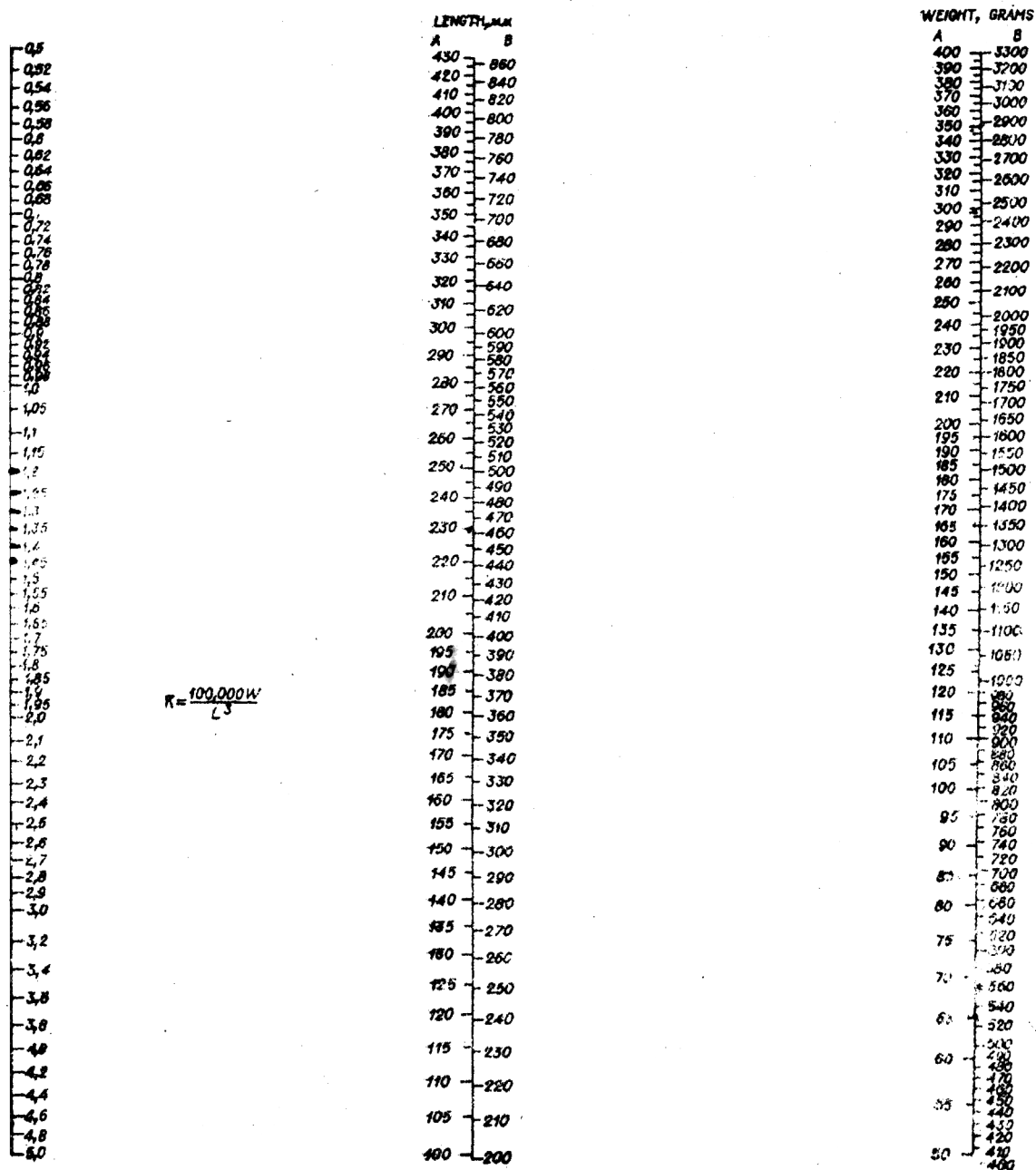


Рис. 426. Номограмма расчета упитанности для взрослых рыб (по Garlander, 1965)

Контрольные вопросы и задания

1. Способы определения жирности (визуальный, химический, расчетный).
2. Упитанность по Кларк, Фультону.
3. Способы определения упитанности по Кларк, Фультону, Гарландеру

VI. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ

Способы размножения рыб

Рыбы размножаются половым путем, хотя изредка развитие икры происходит без оплодотворения, т.е. партеногенетически, и в большинстве случаев такое развитие не приводит к получению жизнеспособной молодежи.

В ряде случаев партеногенетическое развитие некоторой части икры способствует большей результативности нереста. Так у лососей, укрывающих свою икру в нерестовых буграх, неоплодотворенные икринки нередко развиваются партеногенетически. В результате их нахождения в гнезде в течение нескольких месяцев не происходит загнивания, а тем самым гибели всей кладки.

Одной из форм размножения является гиногенез (рождение самок) известный в наших водах у серебряного карася (*Carassius auratus* L., 1758), где популяции состоят из одних самок. При гиногенезе сперматозоиды близких видов (сазана, леща, золотого карася) проникают в яйцо и стимулируют его развитие, однако оплодотворения при этом не происходит. В результате такого размножения в потомстве наблюдаются одни самки. Однако в водоемах с неблагоприятными условиями обитания может быть большое количество самцов.

Рыбы, как правило, однополы, но среди них встречаются гермафродиты. Естественный гермафродитизм свойственен некоторым рыбам, например, морскому окуню, морскому карасю, он чаще всего встречается в тропических водах среди семейств Serranidae, Maenidae, Cnracandidae, в остальных семействах гермафродитизм явление довольно редкое. Как патологическое явление гермафродитизм отмечен у трески, сельди, лосося и некоторых других видов рыб.

Протогиния – более раннее по сравнению со сперматоцитами созревание овоцитов, в случае протоандрии - сначала созревают сперматоциты.

Дихогамия – одновременное созревание семенников и яичников, вследствие этого рыбы – гермафродиты могут быть сперва самцами, а затем самками.

Гомогамия – одновременное созревание обоих полов.

При гермафродитизме очень редко половые органы самцов и самок одинаково хорошо развиты в анатомическом и функциональном отношении.

Наблюдается односторонний, когда и мужские и женские половые органы развиваются как в левой, так и правой части, двусторонний гермафродитизм, когда на одной стороне половых органов развиваются мужские, а на другой стороне женские половые железы.

У кеты было обнаружено, что половые железы обеих сторон разделены на сегменты, чередующиеся с женскими и мужскими половыми органами.

У некоторых рыб в течение жизни происходит изменение пола: у молодых особей гонады функционируют как яичники, у более старших – как семенники.

Оплодотворение у большинства рыб наружное. Внутреннее оплодотворение характерно для хрящевых, а также некоторых костистых (морских окуней, бельдюг), многих карпозубообразных (гамбузий, гуппи, меченосцев) и др.

У костистых рыб различают яйцекладущих, откладывающих яйца во внешнюю среду, и живородящих, для которых характерно внутреннее оплодотворение и развитие икры внутри яичника.

Среди хрящевых есть яйцекладущие (полярная и кошачья акулы), но большинство видов выметывают мальков, развитие которых внутри материнского организма происходит по-разному. У яйцеживородящих – оплодотворенная яйцеклетка задерживается в задних отделах яйцеводов до полного развития малька, у живородящих эмбрион развивается с образованием «плаценты», через которую поступают питательные вещества с кровью матери (рис. 43).

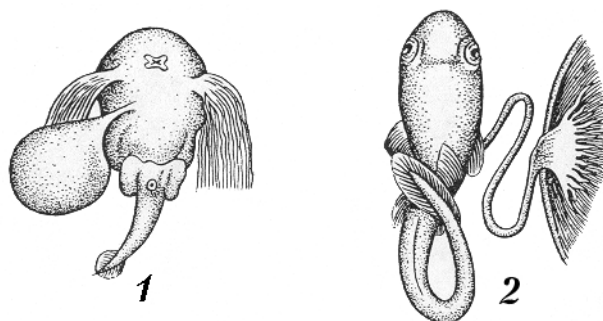


Рис. 43. Зародыши ската хвостокола (1) и куньей акулы (2)

В зависимости от характера размножения рыб делят на моноциклических и полициклических.

Большинство рыб являются полициклическими, т.е. размножающимися в течение жизни по несколько раз.

Моноциклические рыбы после однократного икрометания погибают (речной угорь, тихоокеанские лососи, речная минога, байкальская голомянка и др.)

Возраст наступления половой зрелости

Половое созревание рыб находится в большей зависимости от длины тела, чем от возраста, причем рыбы обычно созревают при достижении половины своей максимальной длины (Моисеев и др., 1981) и четвертой части максимального возраста, до которого могла бы дожить рыба (Чернявский, 1986).

Возраст наступления половой зрелости у рыб значительно колеблется – от 1-2 месяцев (гамбузия) до 15-30 лет (осетровые).

Возраст полового созревания рыб зависит от видовой принадлежности, условий обитания рыб и в первую очередь от условий откорма, поэтому у одного и того же вида в разных водоемах и даже в пределах одного водоема половая зрелость наступает в разном возрасте.

Наступление половой зрелости связано также с достижением определенного содержания жира в организме. Как правило, чем лучше рыба питается, тем быстрее она растет, а, следовательно, быстрее созревает.

Самцы обычно созревают раньше самок.

На скорость созревания оказывают влияние и климатические условия. Чем длительнее период откорма, тем интенсивнее рост и созревание рыбы. Так у леща половая зрелость наступает в Аральском море в 3-4 года, в Северном Каспии в 3-6 лет, на Средней Волге в 6-7 лет, в Ладожском озере в 8-9 лет.

Половой диморфизм. Половой диморфизм, или вторичные половые признаки, в межнерестовый период проявляются не у всех рыб, и определение их пола без вскрытия затруднено.

У многих рыб самки крупнее самцов, самцам свойственна более яркая окраска в нерестовый период, удлиненные плавники и др.

Например, у самцов полярной камбалы – чешуя ктеноидная, а у самок – циклоидная.

У обыкновенной плотвы у самцов тело ниже, глаза крупнее, спинной и анальный плавники выше, а брюшные и грудные плавники длиннее.

Самцы тихоокеанских лососей, мойвы, обыкновенного сома крупнее самок.

У самцов морского окуня имеется копулятивный орган, расположенный позади анального отверстия. У хрящевых рыб совокупительные органы – птеригоподии, представляющие собой видоизмененную часть брюшных плавников превращены в длинные хрящевые выросты с желобками по внутренней стороне, по которым сперма стекает в клоаку самки.

Кроме того, у некоторых скатов (морская лисица) у самцов зубы заостренные, у самок – плоские.

У самцов линия первый луч брюшного плавника более утолщенный, чем у самок.

Самцы смариды крупнее самок, плавники у них несколько длиннее. Самцы имеют более яркую окраску тела с поперечными полосами, особенно в период нереста.

Самцы зеленушки окрашены в ярко-зеленый, голубой, красновато-оранжевый цвет. Менее яркая с серовато-зеленым тоном окраска самок.

У бычков семейства Gobiidae самки имеют у анального отверстия сравнительно короткий и широкий сосочек, через который выметывается икра; у самцов сосочек, через который выходит сперма длиннее и уже. Кроме того, самцы в период нереста приобретают черную окраску.

У некоторых карповых рыб (лещ, сазан, плотва, вобла, кутум), сигов в преднерестовый период под влиянием выделяемых в кровь гормонов образуются острые шипики или эпителиальные бугорки «жемчужная сыпь», которая на туловище и голове самцов более ярко выражена.

У самцов многих лососевых рыб (лосось, кета, горбуша, форель) к моменту размножения резко изменяется форма тела. У самцов горбуши вырастает горб, загибается вниз крючком верхняя челюсть, величина которой, как

правило, тем больше, чем выше степень зрелости половых продуктов. На нижней челюсти также вырастает большой «крюк», зубы на челюстях увеличиваются.

Сильно меняется внешний облик самца семги, который превращается в «лоха», есть указания на то, что форма чешуи у самцов и самок половозрелой семги различна.

Прижизненная диагностика пола у видов рыб, не имеющих внешних признаков полового диморфизма, еще очень слабо разработана. У осетровых для этих целей берутся пункции гонад (икорным щупом). Цит. по Иванкову В.Н. (1971).

Соотношение полов. Соотношение полов является приспособительным свойством рыб и направлено на обеспечение успешного воспроизводства. У большинства рыб соотношение полов близко 1:1, но в зависимости от размера особей или других факторов оно становится иным и может изменяться у одного и того же вида.

Размерно-половые отношения у рыб, т.е. процент самок и самцов, входящих на каждую размерную группу, могут быть трех типов.

Первый тип – размеры самцов и самок в одновозрастных группах равны. Половой диморфизм по размеру у них отсутствует. Сюда относятся представители рода *Clupea*, у которых половое созревание самцов и самок происходит одновременно и соотношение полов 1:1 наблюдается во всех возрастных группах.

Второй тип – самки крупнее самцов, а самцы созревают в более раннем возрасте и продолжительность их жизни меньше (сельди рода *Alosa*, морская камбала, аральский усач, сибирская ряпушка). Доля самок у рыб этого типа по мере увеличения их длины возрастает, достигая 100% среди крупных особей.

Третий тип – самцы крупнее самок (бычки, амурская кета, мойва, европейский сом) и среди крупноразмерных особей доля самок уменьшается до минимума.

Соотношение полов в период нерестового хода и на нерестилищах может быть равным (у рыб первого типа), или на первом этапе хода преобладают самцы, а затем возрастает доля самок (у рыб, относящихся ко второму и третьему типам).

Соотношение полов на нерестилищах зависит от особенностей поведения рыб и воздействия различных факторов в период размножения. Так у воibly на нерестилищах преобладают самцы (до 90%) так как самки после икрометания покидают нерестилища, а самцы задерживаются для участия в оплодотворении икры многих самок.

Таким образом, оценка соотношения полов на различных этапах нерестового хода и нереста позволяет составить представление об особенностях нереста и нерестовых миграций, что имеет важное значение для ведения рационального промысла, оценки состояния запасов облавливаемых популяций.

Среди рыб есть моногамы и полигамы. У семги с одной самкой обычно

нерестится один самец, а в нерестовой группе сазана на одну самку приходится три-четыре, а иногда и более самцов. У обыкновенного карася нерест групповой, в котором участвует несколько самцов и самок.

Сроки размножения. В зависимости от сроков размножения различают рыб с весенним (щука, окунь, хариус, атлантическо-скандинавские сельди), летним (сазан, осетр, хамса) и осенне-зимним нерестом (семга, тихоокеанские лососи, сиги, налим, наваги). Сроки размножения каждого вида, а, следовательно, и сроки выклева личинок и развития молоди связаны с лучшей обеспеченностью их пищей.

Единовременное и порционное икрометание

У полициклических рыб с единовременным икрометанием вся икра созревает одновременно. Для яичника с единовременным икрометанием характерны следующие комплексы овоцитов: неразвивающиеся, которые являются «запасом» овоцитов для следующего нереста, и созревающие овоциты, все в одной фазе развития.

К полициклическому типу с единовременным выметом половых продуктов относятся древние рыбы: круглоротые, осетровые, род океанических сельдей (*Clupea*), корюшки, лососи, щуки, вобла, лещ, навага, налим, окунь, судак и др.

Для яичника рыб с порционным икрометанием характерны следующие комплексы овоцитов: неразвивающиеся овоциты – «запас» и созревающие овоциты разных фаз развития (фаза первоначального накопления желтка, фаза накопления желтком овоцита, фаза зрелого овоцита).

При порционном икрометании, а, следовательно, и порционном созревании каждая «порция» может опережать другую на 10-15 дней.

О порционности икрометания можно судить на основании измерения диаметра икринок в яичнике в нерестовый период.

Рыбы с круглогодичным порционным созреванием, а, следовательно, и с порционным икрометанием, живут преимущественно в тропических и теплых водах, рыбы с единовременным созреванием гонад, но сезонным порционным икрометанием живут преимущественно в теплых и умеренных водах:

к ним относятся черноморско-каспийские сельди, кильки или тюльки, шпроты, плотва, карась, сазан, красноперка, линь, шемая, уклей, густера, сом, ерш.

Порционное икрометание является адаптацией вида к воздействию неблагоприятных факторов среды и способствует увеличению плодовитости, большей вероятности выживания икры и личинок, лучшему питанию молоди, благодаря равномерному использованию кормовой базы.

Шкала зрелости

Для оценки степени зрелости половых продуктов у рыб применяются шкалы зрелости, из которых наиболее распространенной для полициклических

рыб с единовременным икрометанием является шестибалльная с использованием макроскопических признаков.

I стадия – ювенальная (juvenis). Это неполовозрелые рыбы. Половые клетки яичников не различимы простым глазом, и пол визуально не определяется. Яичники и семенники имеют вид тонких прозрачных тяжей желтоватого или розоватого цвета.

II стадия – покоя. Половые продукты или еще не начали развиваться, или были выметаны. Икринки очень мелкие и видны только под лупой. Яичники прозрачны и бесцветны, вдоль них проходит крупный кровеносный сосуд. Семенники увеличиваются в размерах, теряют прозрачность и имеют вид округлых тяжей сероватого или бледно-розового цвета. Гонады занимают менее 1/2 полости тела.

III стадия – созревания. В икринках начинается накопление желтка, и переход к этой стадии свидетельствует о наступлении полового созревания. Икринки заметны невооруженным глазом, но еще не прозрачные, многогранной формы. Яичники и семенники сильно увеличены. Семенники упругие. При разрезании лезвием бритвы их края не оплывают. Цвет их от розоватосерого до желтовато-белого. Гонады занимают 2/3 полости тела.

IV стадия – зрелости. Рост икринок закончился, икринки округлые, слабопрозрачные. Яичники и семенники достигли максимального объема и массы. Семенники мягкие, молочно-белого цвета. При разрезе края их оплывают и пачкают бритву, а при надавливании на брюшко появляется капля густой спермы. Легкое надавливание на брюшко самки не приводит к вытеканию икры.

V стадия – текучести. Семенники молочно-белого цвета, мягкие на ощупь, в них образуется семенная жидкость, разжижающая сперму. Икринки созрели. Гонады занимают почти всю полость тела. При легком надавливании на брюшко икра и молоки вытекают наружу.

VI стадия – выбоя. Икра выметана, молоки вытекли. Гонады в виде спавшихся мешков. В яичниках могут наблюдаться оставшиеся икринки, в семенниках – остатки спермы. Цвет яичников багрово-красный, семенников – розоватый или буроватый. Половое отверстие воспалено. Через некоторое время после размножения яичники и семенники переходят во II стадию зрелости.

У рыб с порционным икрометанием стадия зрелости определяется состоянием той порции икры, которая наиболее развита и раньше всех будет выметана. После вымета первой порции яичники переходят не в VI стадию, как у рыб с единовременным икрометанием, а в IV или III, и эти стадии зрелости обозначаются VI-IV или VI-III. Затем после завершения всего нерестового периода состояние яичника оценивается как находящееся в VI, а затем во II стадии. Если же оставшиеся овоциты (резерв будущего года) вступают в рост уже на VI стадии, то яичник из VI стадии переходит в III стадию и обозначается VI-III.

Продолжительность стадий зрелости. I стадия наиболее длительна и зависит от времени наступления половой зрелости, т.е. может продолжаться до

нескольких лет. У большинства морских рыб с весенне-летним икрометанием, у лососевых и сиговых, нерестящихся осенью, и некоторых пресноводных, (пескарь) самой продолжительной является III стадия (до 8 месяцев и более). У других пресноводных и морских рыб с весенне-летним икрометанием наиболее продолжительная IV стадия (рис. 44). У сома, например, II стадия длится около 1 месяца III стадия – 1-1,5 месяца, IV стадия – 7-8 месяцев, V стадия – около 1,5 месяцев.

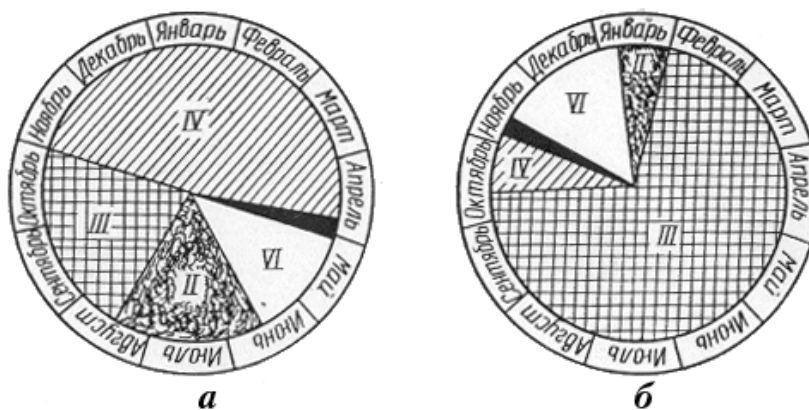


Рис. 44. Продолжительность стадий зрелости яичников у судака (а) и сига-лудоги (б) (по Лапицкому) (черным обозначена V стадия)

Коэффициент и индекс зрелости

Степень зрелости гонад характеризуется также коэффициентом и индексом зрелости. Коэффициент зрелости представляет собой отношение массы гонад к массе тела рыбы (в %). У рыб с весенне-летним икрометанием (сазан, судак, вобла и др.) коэффициент зрелости наиболее высок весной, уменьшается летом, начинает снова увеличиваться осенью. У рыб с осенне-зимним икрометанием (лососи) наиболее высокий коэффициент зрелости наблюдается осенью.

Индекс зрелости – это процентное отношение коэффициента зрелости гонад, вычисленное в отдельные периоды созревания гонад, к максимальному коэффициенту зрелости (табл. 25).

Таблица 25

Индексы зрелости окуня (Дрягин)

Стадия зрелости яичников	Коэффициент зрелости. %	Индекс зрелости
II	13,0	49,2
IV	26,4	100,0
VI	2,1	8,0

Форма, размер и строение икринок. Икринки у рыб обычно шаровидные, хотя есть и другие формы. Строение икринок является характерным признаком не только для рода, семейства, но и более крупных категорий. Например, у большинства представителей сарганообразных наблюдается шаровидная

икринка с нитевидными выростами или выступами; у бычковидных грушевидные икринки на нижнем конце снабжены розеткой нитей для прикрепления к субстрату; у анчоусовых икринки эллипсовидные (рис. 45).

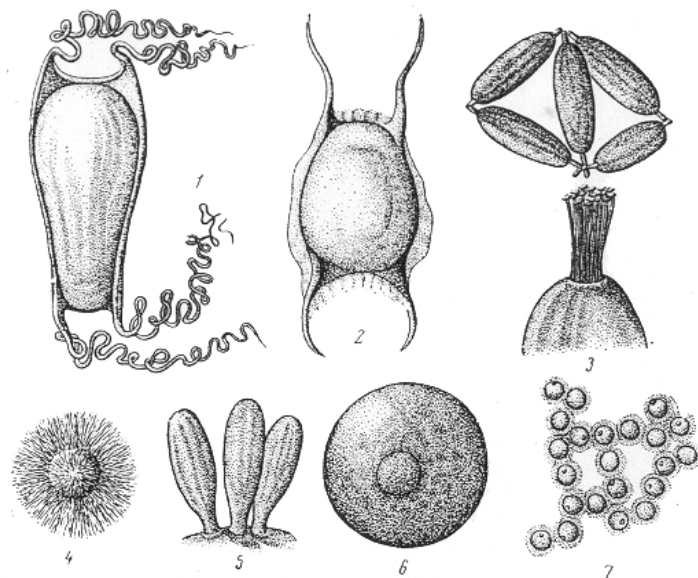


Рис. 45. Формы яиц и икринок рыб:

1 – акула; 2 – скат; 3 – миксина; 4 – сарган; 5 – бычок; 6 – кета; 7 – окунь

Икринки рыб различаются не только формой, но и размером, цветом, наличием или отсутствием жировых капель, строением оболочки.

Величина икринок, как и другие морфологические признаки, является стабильным признаком вида. Крупные рыбы откладывают икру большего диаметра, чем мелкие, но амплитуда колебаний размера икринок остается постоянной для вида даже в разных водоемах, хотя средние значения их могут смещаться в ту или иную сторону.

Размеры икринок зависят от содержания в них питательного вещества – желтка – и значительно колеблются – от 0,3 мм у бычка пандака (без капсулы), у китовой акулы до 670 мм в длину (с капсулой).

Среди многочисленных костистых рыб наиболее мелкие икринки характерны для камбалы – лиманды, самые крупные – для лососевых, особенно для кеты. Большой объем желтка в икринках лососевых в отличие от других рыб обеспечивает более длительный период развития, появление более крупных личинок, способных на первом этапе активного питания потреблять более крупные кормовые организмы.

Самые крупные яйца наблюдаются у хрящевых рыб (у китовой акулы диаметр икринки – 676 мм). Развитие эмбрионов у некоторых из них (катран) длится почти 2 года.

Окраска икринок специфична для каждого вида. У ряпушки они желтые, у лососей оранжевые, у щуки темно-серые, у сазана зеленоватые, у терпугов изумрудно-зеленые, голубые, розовые и фиолетовые. Желтоватые и красноватые тона обусловлены наличием дыхательных пигментов – каротиноидов. Икра, развивающаяся в менее благоприятных кислородных условиях, обычно окрашена интенсивнее. Из лососевых у нерки наиболее яркая малиново-

красная икра, развивающаяся в воде, относительно бедной кислородом. Пелагические икринки, развивающиеся при достаточном содержании кислорода, пигментированы слабо.

Икринки многих рыб содержат одну или несколько жировых капель, которые наряду с другими способами, например обводнением, обеспечивают плавучесть икринок.

Икринки снаружи покрыты оболочками, которые могут быть первичными, вторичными и третичными.

Первичная – желточная, или лучистая (*zona radiata*), оболочка, образованная самим яйцом, пронизана многочисленными порами, по которым в яйцо поступают питательные вещества во время его развития в яичнике. Эта оболочка достаточно прочная, причем у осетровых двухслойная.

Над первичной оболочкой у большинства рыб развивается вторичная оболочка, студенистая, липкая, с разнообразными выростами для прикрепления яиц к субстрату (рис. 46).

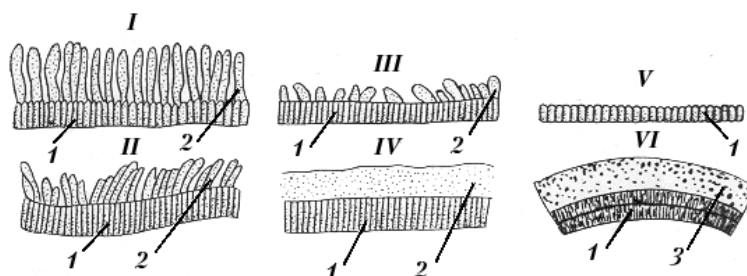


Рис. 46. Оболочки икринок:

I – пескарь; II – плотва; III – густера; IV – карась; V – чехонь; VI – осетр; 1 – радиальноисчерченная оболочка; 2 – ворсинки; 3 – студенистая оболочка

На анимальном полюсе обеих оболочек расположен особый канал – микропиле, по которому сперматозоид проникает в яйцо. У костистых имеется один канал, у осетровых их может быть несколько.

Существуют также третичные оболочки – белковая и роговая.

Роговая оболочка развивается у хрящевых рыб и миксин, белковая – только у хрящевых.

У миног, как и у костистых рыб, икринки мелкие, у миксин они эллипсоидной формы диаметром 2-3 см. На роговой оболочке имеются крючкообразные отростки, с помощью которых яйца прикрепляются друг к другу и к подводным предметам.

Роговая оболочка хрящевых рыб значительно больше самого яйца, не соответствует ему по форме, сплюснута и слегка сжимает яйцо. Часто от нее отходят роговые нити, с помощью которых яйцо прикрепляется к водным растениям. У яйцеживородящих и живородящих видов роговая оболочка очень тонкая, исчезающая вскоре после начала развития.

Откладывание икры. Начало икрометания зависит от многих факторов – готовности половых продуктов к вымету, температуры и солености воды, наличия подходящего субстрата, а также особой другого пола и др. Каждому

виду в период размножения свойственны оптимальные и предельные температуры воды, называемые пороговыми. При отрицательной температуре размножаются сайка, наваги, арктические и антарктические рыбы. Так минимальная температура воды, при которой возможен нерест, у наваги – минус 2,3°C, трески – 3,6°C, атлантической сельди – 4,5°C, сазана – 13°C. Наиболее интенсивный нерест у многих карповых рыб наблюдается при температуре 18-20°C и выше. Оптимальная температура размножения белого амура 26-30°C.

Рыбы откладывают икру в разных условиях. Пинагор нерестится в приливно-отливной зоне, а угорь – в океанической пелагиали на глубинах более 1000 м. У подавляющего большинства морских рыб икрометание происходит в относительно прогреваемых районах прибрежной зоны на глубинах менее 500 м там, где наиболее высока биопродуктивность и личинки и молодь обеспечены пищей.

При отсутствии необходимых, специфических для каждого вида условий размножения икрометание может не осуществиться или икра выметывается не полностью; в этом случае она рассасывается.

Икру различают плавающую, или пелагическую, и донную, или демерсальную, к которой относится икра, откладываемая не только непосредственно на грунт, но и на донную растительность.

Рыб в зависимости от места откладки икры разделяют на следующие группы:

пелагофильные, откладывающие плавающую икру в толщу воды (кильки, хамса, атлантическая треска, чехонь, белый амур, толстолобик);

фитофильные, откладывающие икру на растения и водоросли (вобла, лещ, сазан, карась, окунь, тихоокеанская сельдь);

литофильные, откладывающие икру на каменисто-галечный грунт (осетровые, лососевые, кутум, шемая, голавль, подуст);

псаммофильные, откладывающие икру на песок (пескарь);

остракофильные, откладывающие икру в раковины двустворчатых моллюсков (горчаки).

Забота о потомстве. Большинство рыб не заботится о своем потомстве, хотя откладывание икры на определенный субстрат можно считать уже проявлением пассивной заботы. Однако существует немало рыб, которые сооружают примитивные или более сложные гнезда и охраняют икру и даже личинок или в иной форме заботятся о своем потомстве.

Например, тихоокеанские и атлантические лососи хвостом выбивают в грунте глубокие желоба длиной до 2-3 м, шириной 1,5-2 м, откладывают в них оплодотворенную икру и засыпают гравием.

Самец бычка-кругляка устраивает гнездо под камнями и охраняет кладку до вылупления личинок, отгоняя хищников и аэрируя воду у входа в гнездо движениями значительно увеличенных к этому времени грудных плавников. В течение всего периода инкубации икры он не питается, худеет и зачастую гибнет от истощения.

Самец колюшки сооружает гнездо из растительных остатков в виде

муфточки и охраняет икру и личинок.

Самец судака расчищает на дне место для будущей кладки икры, затем охраняет ее, очищает от ила, смывая его сильными движениями грудных плавников. Если кладка остается без сторожевого самца, то охрану продолжает другой.

Лабиринтовые рыбы строят гнездо из пузырьков воздуха, обволакивая их клейкими выделениями изо рта.

Самец пинагора при обсыхании кладки в литоральной зоне поливает ее водой изо рта.

Некоторые рыбы вынашивают оплодотворенную икру. Самка тилапии, например, держит ее в ротовой полости. На брюшке у самца иглы-рыбы имеется выводковая камера, образованная отходящими от боков тела складками, в которой развивается отложенная самкой икра, а у морского конька камера, почти полностью замкнутая, с небольшим отверстием для откладки икры и выхода личинок.

Живорождение у рыб может рассматриваться как проявление одной из форм заботы о потомстве.

Плодовитость

У рыб различают плодовитость потенциальную, конечную, абсолютную, индивидуальную, относительную, рабочую, видовую и популяционную.

Плодовитость измеряется количеством икринок, а при живорождении - эмбрионов, личинок, мальков в яичниках или яйцеводах (у хрящевых рыб), готовых к вымету в данном нерестовом сезоне (Анохина, 1969).

Яичники для исследования плодовитости лучше всего брать у самок, идущих на нерестилища

Потенциальная плодовитость – это количество икры, откладываемое самкой за всю жизнь при обитании в оптимальных экологических условиях.

У моноциклических рыб наивысший уровень потенциальной плодовитости закладывается на стадии личинок (у миног и горбуши) и сеголетков (у кеты, симы, нерки) (Иванков, 1985).

У полициклических рыб с порционным так же как и рыб с единовременным икрометанием, потенциальная плодовитость формируется на третьей стадии зрелости яичников.

Конечная плодовитость – это фактическое количество икры, выметываемое самкой за всю жизнь.

Экспериментальные данные указывают на тесную связь условий обитания и уровня потенциальной и конечной плодовитости. Он может отличаться в 3,5-6,5 раз (цит. по В.Н. Иванкову, 1985).

Абсолютная индивидуальная плодовитость (ИАП) – это количество икры, откладываемое самкой в течение одного нерестового периода. В ихтиологии обычно учитывают абсолютную индивидуальную плодовитость, называемую плодовитостью.

Индивидуальную плодовитость можно определять прямым методом,

подсчитывая количество всех яиц в гонадах, взятых для исследования, или же применяя автоматические счетчики. Но чаще всего, учитывать огромное количество яиц у рыб можно только косвенно. Косвенный метод заключается в определении общей массы (весовой) или объема (объемный) всех яиц, изолированных из яичника, а также ряда взятых из них проб. Яйца в пробах просчитывают, соотносят с единицей измерения и увеличивают либо на всю массу, либо на весь объем ястыка.

Плодовитость рыб является приспособительным свойством вида и значительно колеблется. Наиболее низкая плодовитость наблюдается у хрящевых рыб, которые выметывают хорошо развитых мальков или откладывают оплодотворенные яйца, покрытые прочной роговой оболочкой икринок). Второе место по плодовитости занимают виды, откладывающие икру на растительность и не проявляющие заботы о потомстве. Так плодовитость сазана, икра которого развивается на растительности, составляет 0,6-1,5 млн. икринок.

У рыб, проявляющих заботу о потомстве, наблюдается меньшая плодовитость. Например, живородящая бельдюга выметывает от 10 до 400 личинок, колюшка откладывает 60-550 икринок, бычки – 1-2 тыс. икринок.

Количество и качество икры находятся в зависимости от массы длины тела, возраста, жирности и ряда абиотических и биотических факторов, что имеет приспособительное значение (рис. 47). По мере роста рыбы и увеличения ее массы абсолютная индивидуальная плодовитость повышается. Однако у старых особей процесс развития яиц может затухать, и они становятся бесплодными.

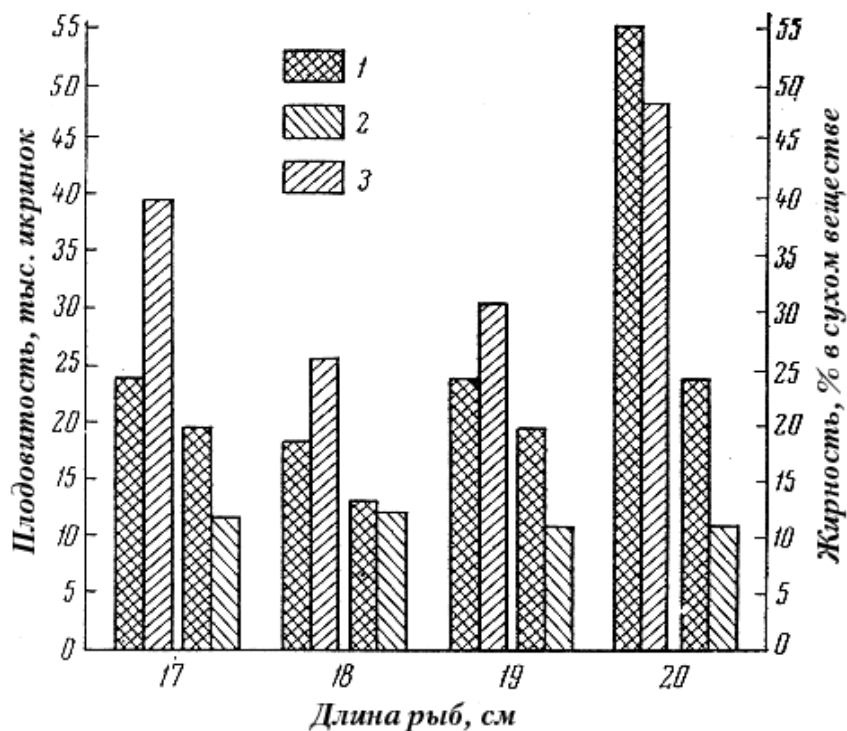


Рис. 47. Абсолютная индивидуальная плодовитость (1) и жирность тощих (2) и жирных (3) самок весеннерестующей салаки в 1957 г. (Анохина)

Рыбы обладают свойством регулировать плодовитость в зависимости от изменяющихся условий среды и особенно от обеспеченности пищей. Улучшение условий откорма приводит к ускорению темпа роста, а, следовательно, к более высокой плодовитости одноразмерных рыб. В связи с этим, плодовитость одного вида в разных водоемах различна, отражает условия существования рыб и направлена на обеспечение определенной величины пополнения (табл. 26).

У азовского судака, например, наблюдается тесная связь между колебаниями плодовитости и летними заморами, вызывающими ослабление питания, а также отмечена прямая зависимость его плодовитости от активности солнца, хотя в эти годы урожай молоди, наоборот, уменьшается.

Относительная плодовитость (ОП) – это количество икринок, приходящееся на единицу длины или массы тела самки, для чего ИАП делится на длину или массу самки.

Относительную плодовитость можно сравнивать лишь у отдельных стад одного вида. У большинства видов (лещ, щука, черноморские кефали и др.) относительная, как и абсолютная индивидуальная, плодовитость с ростом самок увеличивается (табл. 27). Однако у ряда видов (горбуша Европейского Севера, салака, севрюга и др.) относительная плодовитость с увеличением размера и массы особей уменьшается, а у плотвы Куйбышевского водохранилища колеблется.

Таблица 26

Абсолютная индивидуальная плодовитость щуки в разных водоемах (в тыс. икринок) (по Сухановой)

Длина тела, см	Цимлянское водохранилище	Рыбинское водохранилище	Вилуйское водохранилище
30-35	9,2	6,4	
40-45	1,8	13,5	
50-55	32,8	26,2	
60-65	54,3	45,6	44,0
70-75	80,6	86,2	43,7
Длина тела, см	Цимлянское водохранилище	Рыбинское водохранилище	Вилуйское водохранилище
80-85	122,0	132,5	78,3
85-90	149,2	166,1	7,0
90-95		200,2	
95-100		233,8	

Таблица 27

Зависимость плодовитости и качества икры от массы леща (Куйбышевское водохранилище, Кузнецов)

Масса рыбы, г	Абсолютная плодовитость, тыс. икринок	Относительная плодовитость, тыс. икринок	Содержание жира в икре, %	Диаметр икринки, мм	Масса икринки, мг.
1	2	3	4	5	6

400-600	46,1	90,0	5,15	1,16	0,66
600-800	76,1	108,9	3,95	1,30	0,92
800-1000	112,0	124,0	3,92	1,29	0,90
1000-1200	147,0	133,7	3,80	1,30	0,92

Продолжение таблицы 27

1	2	3	4	5	6
1200-1400	176,0	136,0	4,23	1,27	0,91
1400-1600	236,0	183,0	4,12	1,31	0,98

Рабочая плодовитость представляет собой количество икринок, получаемое от одной самки для рыбоводных целей. У пеляди, например, она составляет около 70% абсолютной индивидуальной плодовитости.

Видовая абсолютная плодовитость – это общее количество икринок, выметываемое рыбой за всю ее жизнь.

Для определения значения плодовитости в пополнении стада недостаточно иметь абсолютную индивидуальную, относительную и видовую плодовитость. Для этого необходимо определить показатель видовой плодовитости. Показатель видовой плодовитости – условная величина, зависящая от ряда факторов: индивидуальной плодовитости, возраста наступления половой зрелости, числа икрOMETаний и др.

Показатель видовой плодовитости вычисляют по формуле С.А. Северцова (37):

$$q = \sqrt[pjs]{r}, \quad (37)$$

где r – индивидуальная плодовитость;

p – период между двумя икрOMETаниями;

j – возраст наступления половой зрелости;

s – соотношение полов в популяции.

Б.Г. Иоганзен, дополнив формулу С.А. Северцова числом икрOMETаний в течение жизни (x) и опустив соотношение полов (оно близко 1:1), представил её в следующем виде (38):

$$q = \sqrt[pj]{rx}, \quad (38)$$

В табл. 28 приведены показатели видовой плодовитости некоторых видов рыб.

Таблица 28

Показатели видовой плодовитости рыб

Вид рыбы	Средняя индивидуальная плодовитость, шт. икринок	Возраст наступления половой зрелости, годы	Период между двумя икрOMETаниями годы	Показатель видовой плодовитости	Автор
1	2	3	4	5	6
Белуга	2400000	16-20	5	1,17	Иоганзен

Севрюга	200000	10	3	1,50	»
Стерлядь	25000	3-4	2	4,25	»
Язь	80000	3-5	1	16,82	»
Уклея	250000	3-5	1	22,36	»

Продолжение таблицы 28

1	2	3	4	5	6
Окунь	150000	2-3	1	117,60	»
Бычок-кругляк	800	1	1	800,0	Михман

Как видно из табл. 28, у рыб с коротким жизненным циклом при низкой индивидуальной плодовитости показатель видовой плодовитости значительно выше, чем у поздносозревающих. Следовательно, они обладают более высокой воспроизводительной способностью.

Для более точной оценки показателя видовой плодовитости В.С. Ивлев предложил определять популяционную плодовитость, поскольку отдельные популяции различаются по возрастному составу, времени наступления половой зрелости у рыб и другим биологическим показателям. Она, как и показатель видовой плодовитости, отражает воспроизводительную способность стада.

По характеру нереста различают рыб, выметывающих икру одновременно и несколькими порциями.

У рыб с порционным икрометанием ооциты, предназначенные для вымета в данном году, созревают неодновременно. Асинхронность развития ооцитов проявляется в период трофоплазматического роста (на III стадии зрелости). При переходе в IV стадию зрелости не все одновременно заканчивают трофоплазматический рост. В результате после вымета первой порции яичник переходит не в VI, а в III стадию, которую обозначают как III₂. В яичнике на этой стадии (в отличие от обычной III стадии) присутствуют лопнувшие фолликулы, хорошо видимые на гистологических препаратах. Яичник после вымета второй порции переходит в стадию III₃ и только после вымета последней порции – в стадию VI. Число порций и продолжительность их созревания у порционно икромечущих рыб зависят от характера развития ооцитов в период трофоплазматического роста.

Для определения числа возможных порций с помощью окулярмикрометра определяют диаметр у 200 икринок в каждой пробе, затем строят вариационный ряд (по диаметру икринок) и по разрывам в вариационном ряду составляют суждение о единовременном или порционном икрометании.

Влияние качества икринок на воспроизводительную способность рыб. У многих видов рыб выявлена положительная зависимость уровня жирового обмена от их воспроизводительной способности. Среди рыб одного поколения быстрее созревают особи с большей жирностью тела, однако рано созревающие рыбы обладают меньшей воспроизводительной способностью, чем поздно созревающие: плодовитость их ниже, икринки мельче, с меньшим количеством жира (табл. 29).

Таблица 29

Характеристика самок одного поколения балтийский речной камбалы, нерестящихся в разном возрасте (по Шатуновскому и Беяниной)

Первый нерест в	Диаметр зрелой икры, мм	Масса зрелой икринки, мг	Содержание жира в 1 икринке, 10 ⁻³ мг	Абсолютная плодовитость, тыс. икринок	Относительная плодовитость, тыс. икринок на 1 г	Жирность тела, % на сырое вещество
4 года	0,36	0,068	1,75	309,0	2,3	1,4
5 лет	0,40	0,093	2,20	550,0	3,0	1,8

У ряда видов среди рыб одного поколения, нерестящихся одновременно, быстрорастущие особи с повышенным содержанием жира в теле обладают и большей плодовитостью, однако икра у них мельче и с меньшим количеством жира.

Величина икринок в гонадах даже у самок с единовременным икрометанием неодинакова и зависит от близости к кровеносным сосудам. Диаметр икринок их масса также не остаются неизменными с ростом рыбы. У самок леща, плотвы, воблы, тарани и других видов диаметр икры и их масса увеличиваются с ростом рыбы (в пределах, свойственных данному виду). У старых рыб диаметр икринок уменьшается и качество их ухудшается.

Тенденция к накоплению жира в икринках различна (рис. 48). У беломорской корюшки, горбуши Европейского Севера и других видов содержание жира в икринках увеличивается с возрастом самок. У леща, плотвы Куйбышевского водохранилища наибольшее содержание жира в икринках наблюдается у молодых, менее жирных рыб с низкой плодовитостью и меньшим диаметром икры, что можно рассматривать как важное приспособление для повышения их воспроизводительной способности.

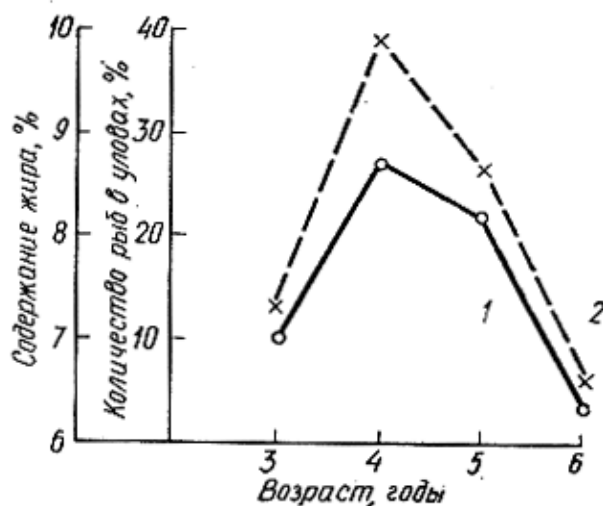


Рис. 48. Содержание жира в икре различных возрастных групп нерестового стада воблы (Чепракова): 1 – количество рыбы; 2 – содержание жира

Многие исследователи (Штурбина; Никольский, Мартышев и др.), считают, что различия в размерах икры и содержании в них жира влияют на выживаемость потомства и его качество. Из мелкой икры выклеваются меньше личинок и меньшего размера. Поэтому у большинства рыб наиболее высококачественное потомство получается от рыб среднего возраста (табл. 30).

Таблица 30

Показатели качества потомства карпа разного возраста (Мартышев)

Показатели	Возраст производителей.			
	3+	4+	8+	17+
Средний диаметр икринок, мм	1,26	1,39	1,71	1,64
Длина личинок в момент выклева, мм	4,80	5,05	6,41	6,18
Масса сеголетков к осени, г	Нет данных	32,08	34,5	25,04

Несомненно, что для многих рыб существует тесная взаимосвязь между скоростью роста производителей, жизнеспособностью потомства и его численностью.

Длительность инкубационного периода у рыб значительно колеблется – от нескольких часов у многих тропических до 22 мес. у колючей акулы. Для инкубации икры того или иного вида требуется определенное количество тепла, выражаемое в градусоднях. Однако эта величина непостоянна и в зависимости от температуры воды различна. При повышении температуры воды (в пределах, свойственных данному виду) развитие икры протекает быстрее (табл. 31).

Таблица 31

Продолжительность развития икры некоторых видов рыб в зависимости от температуры воды

Вид рыбы	Средняя температура, град	Число суток	Число градусодней
Салака весенне-нерестующая	11,8	8,0	94,6
	18,3	4,5	81,4
Карп	16,0	6,0	96,0
	21,1	3,0	63,3
Форель ручьевая	2,0	200,0	400,0
	7,0	65,0	455,0

У карповых икра развивается в течение 3-6 дней, у наваги – 3-4 мес., а у лососей – до 5-6 мес.

Метаморфоз. Развитие личинок камбал, речного угря, луны-рыбы и других рыб проходит с метаморфозом. Симметричные личинки камбал плавают

в верхних слоях воды спиной кверху, затем постепенно опускаются глубже, один глаз у них переходит на другую сторону тела, и после завершения метаморфоза молодые камбалы начинают вести придонный образ жизни. Личинки речного угря (лептоцефалы), выклевающиеся из икринок в Саргасовом море, имеют листовидную форму. За 2-3 года дрейфа в струях Гольфстрима они превращаются в прозрачных угребразных рыбок, заходящих в реки Европы, где растут, теряя прозрачность и превращаясь во взрослых угрей (рис. 49).



Рис. 49. Метаморфозы европейского угря и миграции его личинок: в кружочке – средняя длина личинок, мм; 1 – только что вышедшая личинка; 2 – годовалая личинка; 3 – двухгодовалая личинка; 4 – личинка перед началом превращения; 5 – стеклянный угорек; 6 – взрослый угорек

Выживаемость икры и личинок. Численность популяции в основном зависит от выживаемости эмбрионов и обеспеченности пищей личинок на этапе перехода на активное питание. На эти периоды приходится наибольшая смертность по сравнению со всеми другими периодами жизни рыбы (табл. 32).

Основными факторами, определяющими выживаемость эмбрионов и предличинок, являются температура воды, соленость, газовый режим, ветер, волнения.

Как видно из приведенных данных, огромная плодовитость некоторых рыб не может свидетельствовать об их высокой численности, так как выживаемость икры и личинок очень низка.

Таблица 32

Сравнительные показатели гибели некоторых видов морских рыб в эмбриональный и личиночный периоды их развития (по Дехник)

Вид рыбы	Поколение	Общая смертность от икры до конца личиночного периода, %	Смертность, %		Автор
			в собственно эмбриональный и предличиночный подпериоды	в личиночный период	
1	2	3	4	5	6

Черноморская хамса	1953	99,9	96,1	3,8	Дехник
Азовская хамса	1962	99,8	97,9	1,9	»
	1963	99,91	97,3	2,61	»

Продолжение таблицы 32

1	2	3	4	5	6
Тихоокеанская сардина	1950	99,6	96,8	2,8	Альстром
	1951	99,0	97,5	1,5	»
Черноморская ставрида	1959	99,3	87,7	11,6	Дехник

Жизненный цикл рыб (периоды, этапы, скачки)

Жизненный цикл рыб, т.е. вся жизнедеятельность организма в течение онтогенеза от момента оплодотворения до естественной смерти, распадается на различные периоды, каждый из которых характеризуется определенными морфологическими и физиологическими особенностями. В жизненном цикле рыб выделяют следующие периоды: эмбриональный (зародышевый), личиночный, мальковый, ювенильный (юношеский), взрослого организма, старческий.

Эмбриональный (зародышевый) период характеризуется эндогенным питанием (за счет собственного желтка), длится от момента оплодотворения до момента перехода на внешнее (экзогенное) питание и подразделяются на 2 подпериода: собственно эмбриональный, когда развитие совершается внутри яйцевой оболочки, а у живородящих рыб протекает внутри тела самки; предличиночный (свободного эмбриона), когда выклюнувшиеся свободноживущие особи питаются за счет желтка (рис. 50).

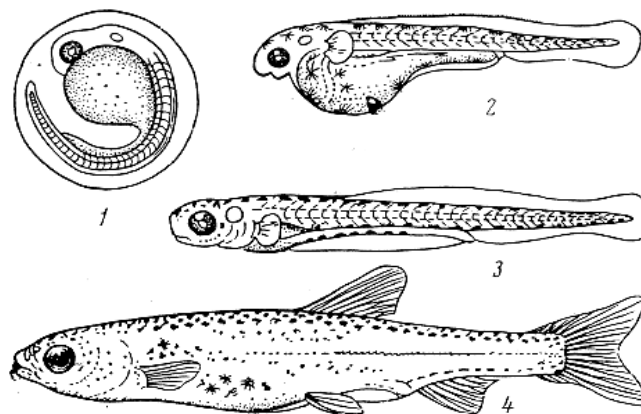


Рис. 50. Развитие воблы:

1 – икринка; 2 – предличинка; 3 – личинка; 4 – малек

Личиночный период характеризуется переходом на активное внешнее питание с сохранением личиночных органов и признаков. По внешнему и внутреннему строению организм еще далек от взрослого. В частности – плавниковая складка еще не дифференцирована на зачатки парных и непар-

ных плавников. Мальковый период характеризуется тем, что по внешнему строению организм приобретает сходство со взрослым. Непарная плавниковая складка дифференцируется на плавники. Закладывается чешуя, дифференциация пола началась, но половые органы неразвиты. Малек – это молодая сформировавшаяся рыбка данного года рождения.

Ювенильный (юношеский) период характеризуется усиленным развитием половых желез, но рыбы еще неполовозрелые. Начинают развиваться вторичные половые признаки (если они имеются).

Период взрослого организма начинается с момента наступления половой зрелости, и рыбы обладают всеми признаками, характерными для полностью сформировавшегося организма.

Старческий период характеризуется замедлением роста или полным прекращением его. Рыба теряет способность размножаться.

Теория этапного развития рыб, позволившая изучить периоды, этапы, стадии развития и их продолжительность у многих видов рыб, была разработана В. В. Васнецовым, затем дополнена и развита другими исследователями.

Периоды – это довольно длительные интервалы индивидуального развития, слагающиеся из последовательных этапов.

Этапами называются такие интервалы в развитии рыбы, в течение которых происходит рост и медленные, постепенные изменения организма, однако никаких существенных изменений ни в строении, ни в физиологии, ни в поведении рыбы не совершается. Сохраняются ведущие взаимоотношения организма со средой, остается тот же способ движения, захвата пищи и т.д. (Васнецов).

Только после достижения определенной меры количество переходит в новое качество, и организм вступает в следующий этап. Смена этапов у рыб происходит в течение всей жизни. В первые периоды этапы обычно короткие, продолжающиеся от нескольких часов до нескольких суток, а у взрослых рыб длительность этапов может измеряться годами. Переход от одного этапа к другому осуществляется скачкообразно с резкими изменениями в строении и обычно происходит при достижении определенных размеров.

Скачки (морфологические изменения) совершаются очень быстро, иногда менее чем за 3-4 ч, и неразрывно связаны с изменением биологии. Незначительные морфологические изменения, отражающие каждый момент развития организма, называются стадиями.

У трески, например, период собственного эмбрионального развития подразделяют на несколько стадий (рис. 51).

Ia стадия – начало дробления (от 2 до 8 бластомеров).

I стадия – дальнейшее дробление, обрастание желтка зародышевым слоем - гастрюляция. Длится до появления зародышевой полоски.

II стадия – образование зародышевой полоски. Продолжается дифференцировка туловищных миотомов. Стадия заканчивается отделением хвостовой почки от желтка.

III стадия – неоформившегося эмбриона. Начинается от момента обособления хвоста и продолжается до охвата эмбрионом всего желтка.

IV стадия – оформившегося эмбриона. Начинаются пульсация сердца и подергивание эмбриона. Длится от момента охвата эмбрионом всего желтка до выхода его из икринки. На этой стадии у эмбрионов многих рыб глаза пигментированы.

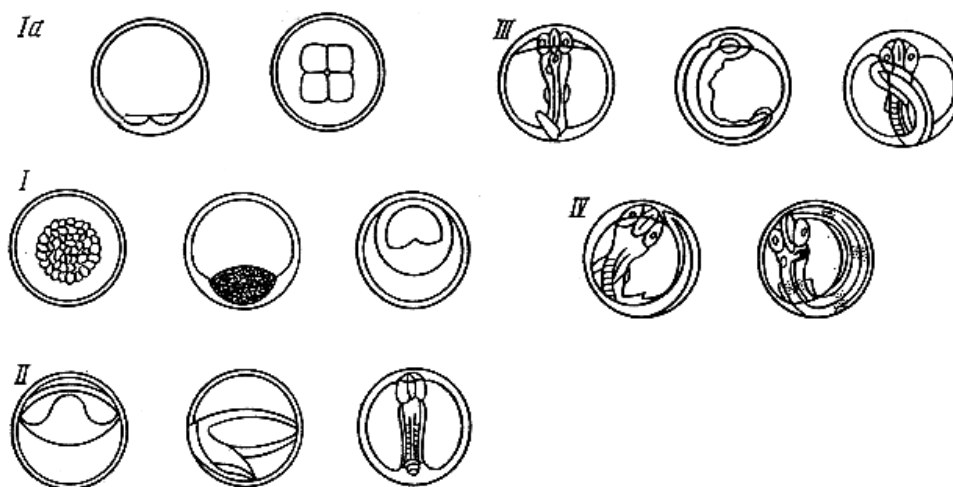


Рис. 51. Стадии эмбрионального развития трески:

Ia – начальная стадия дробления (от 2 до 8 бластомеров); I – стадия дробления и обрастания; II – стадия образования зародышевой полоски; III – стадия неоформившегося эмбриона; IV – стадия оформившегося эмбриона

Однако не все авторы вкладывают в термины «стадия», «этап» одинаковое содержание, что затрудняет сравнение данных о развитии рыб. К тому же у разных рыб наблюдается разное количество этапов развития, причем содержание их также различно. У щуки, например, три личиночных этапа развития, у литофилов – четыре, у фитофилов – шесть.

Знание этапов развития рыб необходимо для совершенствования биотехники разведения и перевозки икры и личинок, понимания причин колебаний численности популяций.

Контрольные вопросы и задания

1. Способы размножения у рыб.
2. Единовременное и порционное икрометание.
3. Шкалы зрелости половых продуктов.
4. Коэффициент и индекс зрелости половых продуктов.
5. Плодовитость (потенциальная, конечная, индивидуальная или абсолютная, относительная, рабочая и др.). Способы определения плодовитости.
6. Жизненный цикл рыб (периоды, этапы, скачки).

VII. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ

Абсолютные методы определения численности стада **(на единице площади или в единице объема)**

Одной из серьезных методологических задач современной экологии в целом и гидроэкологии в частности остается проблема количественного учета населения и его динамики под воздействием факторов среды. В ихтиологии она актуальна с момента становления ее как науки до настоящего времени. Уже накоплен огромный опыт определения абсолютной и относительной численности рыб, описано большое число методик и способов расчета плотности ихтиомассы в водоемах разного типа и на разных биотопах одного водоема, однако проблему еще нельзя считать решенной.

Существующие в настоящее время методы определения общей или абсолютной численности рыб условно могут быть разделены на 2 группы. К первой из них относятся все методы прямого учета числа особей, находящихся над определенной площадью дна или в единице объема водной толщи. Этот учет осуществляется путем отлова икры, молоди или взрослых рыб различными орудиями лова, по данным наблюдений с воздуха и аэрофотосъемки, путем расшифровки эхолотных записей и подводного фотографирования, прямыми подсчетами рыб, проходящих через фиксированный створ реки или рыбохода и особей, погибших в процессе химической очистки водоемов.

Вторую группу составляют расчетно-аналитические методы и методы математического моделирования численности популяций, основанные на прямых и косвенных показателях пополнения и убыли (естественной и промысловой) и данных мечения.

Основным недостатком существующих методов определения численности рыб в водоемах оказывается то, что они могут быть применимы или только в строго определенных экологических ситуациях (например, все методы прямого учета), или по принципу применимы широко, но неточны.

Основные трудности использования прямого счета заключаются в технической сложности облова за короткие сроки значительной акватории и в непостоянстве коэффициентов уловистости существующих орудий лова, связанном с пятнистостью распределения скоплений рыбы, а также с возрастными и сезонными изменениями жизнедеятельности образующих популяции группировок особей.

Общий недостаток существующих расчетно-аналитических методов определений и математических моделей численности заключается в том, что все они пока построены на основе весьма условных представлений о фактическом ходе пополнения и убыли особей в изучаемых популяциях и не учитывают в нужной мере комплексного воздействия на динамику численности факторов среды.

Расчет предполагаемого улова при применении методов определения относительной величины запаса зависит не только от динамики возрастного

состава, то есть от урожайности поколений и темпа их изъятия промыслом, но и от степени изменения биологических свойств популяции (темпа роста, созревания, продолжительности жизненного цикла и др.). Эти изменения регулируются условиями внешней среды и зависят от численности популяций, ежегодно меняющейся в соответствии с эффективностью воспроизводства, в некоторых случаях – с интенсивностью промысла.

Расчет промыслового запаса ведется в следующей последовательности: пополнение, рост, естественная убыль, промысел.

Пополнение рассчитывается на основании количественного учета молодежи и экстраполяции полученных данных с аналогичными результатами прошлых лет.

Количественный учет молодежи проводится по средним уловам выметанных икринок с учетом этапов и стадий развития, по средним уловам личинок в период перехода их на активное питание, по средним уловам сеголеток, по средним уловам младших возрастных групп (до наступления половой зрелости), после того как прошел массовый отход икринок и личинок.

При этом преимущественное значение имеет учет сеголетков (или младших возрастных групп), так как между относительной величиной поколения, учтенной по промысловому возврату, и средним уловам сеголеток данного поколения имеется тесная связь.

Первые попытки определения численности рыб по пелагической икре были сделаны на треске в 1892 г. Гензеном и Апштейном (цит. по Никольскому Г.В.) (Hensen, Apstein, 1895).

Облов пелагической икры производился планктонными сетями с мельничным газом N_3 . Определив сроки икрометания, район и глубины распределения икры и этапы развития икры и личинок, подсчеты производили умножением количества икры, приходящейся на 1 м^2 , на общую площадь моря, где встречалась икра.

Затем, принимая во внимание плодовитость одной самки, определялось количество отнерестившихся самок: по соотношению самцов и самок вычислялась величина нерестового стада (уравнение 39, 40)

$$N = \frac{P}{q} \cdot Q, \quad (39)$$

где N – общее количество выметанных икринок;

p – среднее число икринок в улове;

q – обловленный объем;

Q – общий объем воды в исследуемом районе.

$$S_t = \frac{N}{n} \cdot S, \quad (40)$$

где S_t – величина нерестового стада;

S – соотношение полов;

n – средняя плодовитость (ИАП);

N – общее число выметанных икринок.

Для получения относительных величин численности трески этот метод, где он был впервые использован, вполне применим, однако для определения абсолютной численности нерестового стада этим способом требуется учет столь многих поправок, что практически этот метод оказывается применимым лишь в редких случаях.

Погрешности этого метода связаны с недоучетом гибели развивающейся икры, с неравномерностью распределения ее по глубинам, недостатками в конструкциях орудий лова, что отражается на их уловистости (отношении икринок, находящихся в единице объема, к числу икринок попавших в орудие лова). (Уравнение 41, по Гензену, Апштейну, 1897).

$$P = \frac{N}{n \cdot S \cdot \left(1 - \frac{k_1 \cdot d_1}{T}\right)}, \quad (41)$$

где P – величина запаса;

N – количество икры;

S – соотношение полов;

n – средняя индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП);

k_1 – смертность икры до вылупления;

d_1 – время между нерестом и взятием проб;

T – период инкубации в сутках.

Попытки определения численности сельди у берегов Норвегии по донной икре предпринимались Руннстремом (Runnstrom, 1941).

Регулярные обследования нерестилищ охотоморской сельди, откладывающей икру на донную растительность в прибрежье, с целью определения в начале нерестового запаса, а затем и численности проводились Охотской лабораторией ТИНРО с конца пятидесятих годов прошлого столетия (Тюрнин, 1965).

Нерестовый ареал охотской сельди только по западному побережью Охотского моря составляет более 500 миль. Учет отложенной икры проводился на подконтрольных нерестилищах от зал. Шельтинга до Аяна. Средством передвижения были самолеты АН-10 и малогабаритные суда (катера и рыболовные боты). Непосредственно на нерестилищах работали с весельных лодок. На каждом участке для обнаружения и оконтуривания обычных площадей тралили треугольной ручной драгой.

На наиболее типичных по мощности обыкрения участках нерестилищ выбирали контрольные площадки 20×20 см, с которых брали и фиксировали в формалине пробы облепленного икрой субстрата.

При камеральной обработке материалов в каждой пробе путем навесок определяли количество икринок, а затем по этим данным подсчитывали всю икру, отложенную сельдью на учтенной площади нерестилищ.

Зная плодовитость сельди в конкретном году, высчитывали количество отнерестившихся самок, по соотношению самцов и самок определяли вели-

чину нерестового стада.

Суть дальнейших расчетов состояла в следующем: годовой коэффициент естественной смертности охотской сельди по П.В. Тюрину (1963) оказался равным 35%, при этом промысловое изъятие могло быть порядка 25-30%.

Охотская сельдь созревает к 4 годам, незначительная часть достигает половой зрелости в 2-3 года. Определив соотношение половозрелой и неполовозрелой рыбы в каждой возрастной группе в нагульном стаде или перед зимовкой, можно посчитать весь промысловый запас по формуле 42.

Количество рыбы в нагульный период (Тюрнин Б.В., 1965) (Уравнение 42).

$$K = \frac{P_n \cdot (K_g + K_o)}{n_n} + K_o, \quad (42)$$

где K – количество рыбы в нагульный период;

P_n – % неполовозрелой рыбы перед зимовкой;

K_g – количество рыбы, выловленной при нересте;

K_o – количество отнерестившейся рыбы, учтенной по отложенной икре;

n_n – % половозрелой рыбы перед зимовкой.

Учет пелагической икры (белого амура), согласно устному сообщению проводился Фарышевым Н.И. в русле Амударья в семидесятые годы прошлого столетия.

Станции облова выбирались в потоке основных струй, желательно их делать по всему русловому сечению.

Ловушки длиной 2,5 м с площадью входного отверстия – 0,25 м² крепились фалом к лодке, поставленной на якорь.

Продолжительность экспозиции составляла 5 мин, для сравнения брались данные за 4 часа, количество воды в м³/сек, прошедшее через русло, предоставляла Гидрометеостанция.

Коэффициент уловистости ловушек определялся специально и был принят равным 0,7.

Затем среднее количество икры в сутко-станцию перемножалось на объем воды, прошедшей через русло.

Оценка биомассы минтая в Беринговом море по пелагической икре и личинкам с учетом смертности производилась Булатовым О.А. (1982) в восьмидесятых годах прошлого столетия с использованием следующих уравнений (43.1, 43.2, 43.3):

$$N_{\text{общ. кол-во икры}} = \gamma \cdot (N_1 + N_2 + N_3) + \gamma \cdot N_{\text{лич}}, \quad (43.1)$$

$$N_{\text{♀♀}} = \frac{1,14 \cdot N_{\text{общ. кол-во икры}}}{R}, \quad (43.2)$$

$$N_{\text{♀♂}} = N_{\text{♀♀}} \cdot \frac{Y}{X} + N_{\text{♀♀}}, \quad (43.3)$$

где $N_{общ}$ – общее количество икры;
 γ – уровень выживания от N_0 до $N_{лич}$;
 N_1, N_2, N_3 – численность икры на разных стадиях;
 R – индивидуальная абсолютная плодовитость;
 Y/X – соотношение самцов (σ) и самок (ϕ).

По данным учета икры и личинок можно судить об относительной мощности поколений, в меньшей степени эти данные могут быть использованы для абсолютных расчетов. Чаще всего по учтенной икре и личинкам можно составить суждение о тенденциях изменения численности поколений и использовать эти данные для изучения причин, обуславливающих выживание эмбрионов и личинок на ранних стадиях их развития.

Установлено, что наиболее точные результаты получают при учете икры на стадии дробления, позже количество живой икры отражает влияние условий среды на ее выживание.

Сопоставление количества живых икринок с количественными параметрами основных факторов среды обитания помогает получить в полевых условиях данные о требованиях организма к факторам среды и установить оптимальные условия для выживания эмбрионов.

Количественный учет икринок и личинок представляет известные трудности, при этом сеголетки считаются менее активными, чем последующие возрастные группы, и облавливаются равномернее.

Прежде чем начинать количественный учет молоди, необходимо установить ареал распространения ее, убедиться в том, что он относительно постоянен. Затем необходимо выявить распределение молоди по сезонам в соответствии с глубиной, соленостью, распределением кормовых организмов и другими факторами.

В исследовательской практике на внутренних водоемах для определения численности разновозрастных рыб наиболее широко применяется метод площадей, принцип которого достаточно прост и заключается в том, что количество рыбы, пойманной на определенной площади или в определенном объеме воды, относится ко всей площади (объему воды) водоема или его части, занятой скоплением рыбы.

Расчет ведется по формуле (44):

$$N = \frac{P \cdot m}{P_1} \cdot KK_1, \quad (44)$$

где P – площадь района учета;

m – улов в единицу времени;

P_1 – площадь, обловленная орудием лова;

KK_1 – коэффициент уловистости, или количество пойманных рыб к количеству рыб, находящихся в зоне облова.

Величина контрольного улова определяется весьма точно, так как вылов учитывается по каждому виду рыб поштучно.

Объем процеженной тралом воды и площадь облова рассчитываются по величине раскрытия трала и расстоянию его прохождения в толще воды. Погрешности в определении облавливаемой площади зависят от выбора галсов, от точности измерения скорости и направления движения судна с тралом относительно дна. Обычно эта погрешность составляет 5-10%.

Наиболее сложно определить коэффициенты уловистости трала (K и K_1).

Как показывают наблюдения, уловистость любого орудия лова зависит от факторов биотического и абиотического характера. К первым следует отнести состояние самих рыб: их подвижность, активность, реакцию на орудие лова, стайность, особенности распределения и условия нагула, ко вторым – неровности дна, конструкции орудий лова, изменения температуры, погодные условия.

Таким образом, практически невозможно установить единый коэффициент уловистости даже одного трала при различных экологических ситуациях. При этом надо помнить, что орудия лова имеют четко выраженную селективность относительно размеров и вида рыбы.

Коэффициент вертикальной уловистости в значительной степени определяется горизонтом траления. Донный трал в 2-3 раза уловистее пелагического, что, вероятно, обусловлено тем, что у дна рыбе труднее его избежать. Для учета вертикального распределения иногда вводят поправку на соответствие высоты изучаемого скопления ($h_{\text{скопления}}$), что регистрируется по показаниям эхолота, к вертикальному раскрытию трала ($h_{\text{траления}}$). В этом случае коэффициент поправки (K) равен (45):

$$K = \frac{h_{\text{скопления}}}{h_{\text{траления}}}, \quad (45)$$

В рыбохозяйственной практике, особенно на внутренних относительно мелководных водоемах, часто не производят деления уловистости на вертикальную и горизонтальную составляющие, вводя общий показатель уловистости.

Вариации уловистости одного и того же трала даже в сходных условиях весьма значительны. Например, при траловом лове леща на Цимлянском водохранилище K колебался от 0,28 до 0,104. По другим данным уловистость трала в этом же водоеме имела размах 0,22-0,47, а при облове ряпушки в озере Плещеево в ночное время варьировала в пределах 0,2-0,75 (в среднем 0,4). Днем рыба совершенно избегала трала.

Исходя из многолетней практики, погрешность уловистости трала оценивается в 60%. Она в основном определяет точность расчета плотности рыб по траловым уловам.

Еще более существенную погрешность получают при экстраполяции полученных данных по плотности на весь водоем, где распределение рыбы не равномерно. Для уменьшения дисперсии оценки применяют метод изолиний, заключающийся в разделении изучаемой акватории на участки с одина-

ковой плотностью рыбы. При этом, чем больше частота выборки плотности, тем меньше дисперсия и соответственно погрешность оценки.

На внутренних водоемах не все участки могут быть одинаково интенсивно облавливаемы тралом. Более того, при высокой подвижности рыб необходима синхронная съемка всей изучаемой акватории, что не всегда осуществимо. В этих случаях приходится по 10-30 разрезам, где определена плотность, рассчитывать численность рыб на акватории, в десятки тысяч раз большей.

Так, например, при определении численности леща в Каховском водохранилище траления были проведены по 31 разрезу с разрывом в 10 км, а эти же расчеты для озера Ильмень основаны всего на 23 тралениях. Поскольку внутренние водоемы характеризуются большим разнообразием биотопов, где плотность рыб варьирует в десятки и сотни раз, погрешность в оценке общей численности рыб может достигать 250-300%.

Однако во многих ситуациях при возможности охвата исследуемой акватории достаточно плотной сеткой станции и экспериментальном определении уловистости конкретного трала для основных видов рыб расчетная оценка величины стада может быть вполне удовлетворительной. Более того, в ряде случаев, например, при учете донных рыб, подобный метод оценки является наиболее удобным и точным.

С появлением рыбопоисковой техники метод площадей резко повысил объективность. Уже накоплен большой опыт применения гидроакустических методов оценки рыбных запасов в морях. В последние годы эти методы широко внедряются во внутренних водоемах. Их применение позволяет в расчетах полностью исключить ошибку уловистости орудий лова, анализировать весь столб воды (высоту исследуемого скопления рыбы), обследовать любые участки водоема, где глубины соответствуют режиму работы рыбопоисковых приборов, обеспечив нужную быстроту съема информации с большой акватории и внедрив автоматизацию расшифровки показаний приборов, уменьшить субъективную ошибку подсчета эхомишений.

Численность рыб гидроакустическим методом находят следующим образом: выполняют детальную эхометрическую съемку исследуемого района по системе определенных разрезов, разбивают каждый из них на более мелкие участки и находят плотность рыб на каждом участке, зная число «высвеченных» рыб и объем зоны действия прибора. Далее, проведя интерполяцию данных на «непросвеченную» область и просуммировав все, находят численность рыб в скоплении или в водоеме.

Расшифровка показаний приборов проводится либо визуально, либо автоматически с помощью эхосчетчиков или эхоинтеграторов, которые суммируют показания прибора в заданный отрезок времени.

Визуальная расшифровка в настоящее время проводится в основном не для исследования численности, а при изучении распределения рыб, но она вполне применима и для количественной оценки разреженных скоплений, если в зоне действия прибора на одном горизонте находится не более одной рыбы.

Численность рыб гидроакустическим методом рассчитывается по следующей формуле Ю.Т. Сечина (46):

$$P = \frac{N}{h^2 \cdot V \cdot t \cdot \operatorname{tg} \frac{\alpha}{2}}, \quad (46)$$

где P – плотность скопления, шт./м³;

N, t – число отметок на эхолотной ленте за время t , часах;

H – глубина водоема, м;

α – угол излучения вибратора, берется по паспорту эхолота.

Так при определении численности осетровых в р. Волга (ширина зоны действия гидролокатора «Лещ» составляет 5-6 м на глубине 15-20 м) подсчет количества эхомишений оказался наиболее точным (погрешность составила менее 10%) только в том случае, если между ближайшими рыбами по горизонтали расстояние было не мене 5-6 м. Нередко плотность рыб такова, что сигналы от отдельных особей визуальнo различить трудно, погрешность учета эхомишений в таком случае достигает 50%. Так при определении численности осетровых под плотиной Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС в 1981 г. плотность варьировала в пределах 0,02-0,1 шт./м². Это обусловило сравнительно небольшую точность при гидроакустической оценке мощности подплотинного скопления осетровых, которая была оценена как 57 ± 24 тыс. производителей. Однако эти данные уже можно было использовать в целях рыбохозяйственного прогнозирования.

Для стайных рыб выделить отдельные эхосигналы визуальнo нельзя. В этом случае численность рыб рассчитывается по количеству и размерам стай на эхограммах, а плотность рыбы в стае находится по контрольным уловам, то есть неизбежно вводится коэффициент уловистости трала. Более точно плотность стай определяется с помощью кино- и фотосъемки и погрешность в расчетах здесь оценивается в 10-15%. Но фотосъемка возможна только в высокопрозрачных водах. Идентификация вида рыб осуществляется по анализу контрольных уловов, проводимых в местах эхосъемок. Ясно, что для разновидовых скоплений точность определения соотношения рыб различного вида будет обусловлена возможностями облова. При этом возникает погрешность, связанная с неодинаковой уловистостью даже одного и того же орудия лова для различных видов. Опыт показывает, что некоторые виды рыб, например судак в дневное время в трал попадают значительно реже, чем ночью. Это необходимо учитывать при оценке численности рыб в смешанных скоплениях по видам. Наименьшая разница уловистости трала для различных видов рыб отмечается в темное время суток.

И.Л. Калихманом (1982) показано, что систематическая ошибка в определении плотности пелагических скоплений рыб составляет 33%. Однако при выполнении требований к повышению точности, ошибка в определении плотности может быть уменьшена до 20%, при этом погрешность в расчетах гидроакустическим методом может быть гораздо меньшей.

Гидроакустические методы, повышая класс точности определения величины рыбных запасов, имеют область ограничений, которые обусловлены особенностями распределения рыб. Значительная масса рыб, преимущественно бентосоядных, сосредотачивается в придонных слоях воды. Минимальное расстояние от дна, при котором рыба обнаруживается с помощью рыбопоисковых приборов, определяется длительностью импульса и шириной «высвечивания». Например, гидролокатор «Лещ» регистрирует только рыб, которые находятся в 0,3-0,5 м выше дна. Для регистрации рыб вблизи дна требуется существенное увеличение разрешающей способности рыбопоисковой аппаратуры.

Большие возможности в регистрации придонных скоплений дают знания особенностей их суточных вертикальных миграций, позволяя приурочить проведение гидроакустических съемок к периоду массового подъема рыб от дна в толщу воды.

Существенные ограничения применения рыбопоисковых приборов связаны также с тем, что во внутренних водоемах значительная масса пелагических рыб сосредотачивается в приповерхностном слое воды, находящемся в «мертвой» зоне гидролокатора. Это ограничение полностью снимается при буксировании приемно-передающих устройств на глубине и при просвечивании толщи воды не от поверхности, а, наоборот, от дна к поверхности.

При работе на малых глубинах неизбежны погрешности в учете рыб, связанные с их отпугиванием от идущего за эхолотом судна и уходом из зоны действия прибора. В этом случае помогут существенно снизить погрешность буксируемые приемно-передающие устройства, так как плотность рыб будет рассчитываться не под судном, где количество рыбы падает в десятки раз, а в стороне от него.

Диапазон применения гидроакустических методов значительно расширяется при их комбинировании с биотелеметрией, контрольными обловами и средствами наблюдения с подводных аппаратов.

Методы определения численности движущихся рыб

Для учета численности стада проходных и полупроходных рыб существенное значение имеют способы оценки количества рыбы, прошедшей за определенный отрезок времени через поперечное сечение участка реки, лежащего ниже нерестилища. Впервые в России этот метод оценки численности мигрирующего стада был предложен Ф.И. Барановым (1933, 1960) для учета численности мигрирующей воблы. Для учета пользовались закидным неводом. Ф.И. Баранов принимал, что общее количество рыбы, прошедшее через облавливаемый участок реки, равно (47):

$$N=n \cdot U \cdot S \cdot T, \quad (47)$$

где N – общее число рыб, прошедших через облавливаемый участок реки;
 n – число рыб на единицу площади;

U – скорость хода рыбы;
 S – ширина реки;
 T – время между двумя заметами.

Однако таким способом лишь в редких случаях удастся установить абсолютную численность прошедших рыб. Это связано с неравномерностью распределения движущихся рыб поперек русла, разной уловистостью невода в отношении рыб, встречающихся с неводом в разные фазы притонения. Этот метод более применим для учета относительной численности мигрирующих рыб.

Точность этого метода проверялась на примере расчета абсолютной численности нерестовой популяции осетровых, мигрирующих из Каспия в реку Волга. Отлов производителей производился на экспериментальной тоне «Мужичья», расположенной в 65 км выше г. Астрахани и действующей весь период открытой воды. Определялось количество рыб на всем сечении реки во время контрольных неводных обловов, и полученная величина экстраполировалась на период, когда облова не было.

Наибольшая погрешность расчета возникает при определении количества рыб, проходящих через все сечение реки за весь день работы невода (уравнение 48).

$$N = \frac{q}{K} \left(1 + \frac{S_2}{S_1} \right), \quad (48)$$

где N – количество рыб;
 K – коэффициент уловистости;
 q – улов;
 S_1 – облавливаемая площадь;
 S_2 – необлавливаемая площадь.

Наиболее вариабельным оказался коэффициент уловистости. Коэффициент уловистости (K) для закидных неводов на промысле осетровых составляет 0,18-0,75 (в среднем 0,38) или 0,17-0,56.

Следующий источник ошибок связан с определением общей облавливаемой неводом площади сечения реки. Погрешность определения площади облова оказалась равной 26%, а после пересчета количества рыб на все сечение реки – 30% при допущении, что мигрирующие рыбы распределяются по нему равномерно. Однако, телеметрические наблюдения показывают, что осетровые преимущественно мигрируют вблизи русловых склонов, что вносит в расчет дополнительную погрешность еще на 30%.

На втором этапе расчетов численности рыб по контрольным обловам величина экстраполируется на весь период нерестового хода с учетом времени действия невода, суточной и сезонной ритмики миграции. Первый показатель легко поддается строгому учету и его погрешность невелика. При большей повторности измерений (экспериментальная тonya работает весь период открытой воды) сравнительно точно и характеризует особенности сезонного

хода рыбы.

Однако анализировать суточную ритмику активности рыб по уловам трудно. По одним данным дневные уловы рыб не отличаются от ночных, по другим наибольшая интенсивность хода приходится на ночное время, по данным телеметрических наблюдений в ночное время двигательная активность осетров в среднем на 20% выше и в этот период лова больше их количество успешно минует тоневый участок. За счет неравномерности суточной активности рыбы погрешность в оценке численности на створе тоневого участка за сутки равна 20%. В итоге общая погрешность в расчете численности мигрирующих рыб методом контрольных обловов за весь сезон составляет не менее 50%.

Наиболее широко применяется количественный учет проходных дальневосточных лососей во время их нерестовой миграции. Этим способом удается в течение ряда лет учитывать численность отдельных локальных стад, заходящих для нереста в определенные реки. Многолетние материалы накоплены в отношении стад Камчатки, Сахалина, Приморья, Охотского побережья. Обычно подсчет проводится визуально путем учета рыбы, периодически пропускаемой через специальные окошки в перегородивающих реку сплошных заграждениях.

На Аляске проходящих к нерестилищам рыб подсчитывают путем периодической киносъемки рыб, пересекающих выложенные на дне белые панели, и путем экстраполяции пересчитывают на сутки (Mathisen, 1962a).

Затем, используя соответствующий эмпирический переводной коэффициент, подсчитывают абсолютное количество рыб, прошедших за определенный промежуток времени данное сечение реки. В 1955 г. в день снимали в среднем 1440 кадров.

Разница между данными, полученными путем непосредственного подсчета и путем пересчета рыб с кинокадров, оказалась очень небольшой, она составляла в среднем 1,91%.

В.Р. Протасов и Ю.А. Митрохин (1960) сконструировали прибор, позволяющий подсчитывать количество и измерять длину рыб, проходящих через определенный участок (рис. 52).

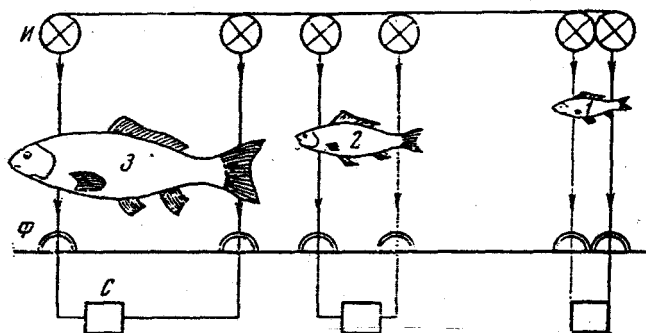


Рис 51. Схема размещения фотоэлементов и источников света, позволяющая регистрировать рыб по размерам (по Протасову и Митрохину, 1960): Φ – фотоэлементы; И – источник света; С – счетчики; 1, 2, 3 – учитываемые размерные группы

Рыбы, проходящие через определенный отсек, прерывают свет, тем самым отмечаются как длина рыбы, так и число рыб, прошедших через определенное отверстие. Недостаток метода заключается в том, что он не позволяет учитывать видовую специфику проходящих рыб; кроме того, в некоторых случаях две, проходящие непосредственно одна за другой рыбы могут сливаться. Основная сложность заключается в обеспечении отдельного учета при совместной миграции нескольких видов рыб (Протасов и Неймарк, 1964).

Точность учета в таких условиях в основном зависит от длительности работы наблюдателя или качества счетных устройств. Ошибка может быть сведена к минимуму, если учет производится круглосуточно на протяжении всего нерестового периода. Однако при этом необходимо учитывать, что не все производители заходят в ловушки, часть рыбы отпугивается и скатывается назад или длительное время передвигается перед ловушками. Этого недостатка легко избежать, если использовать электронные счетчики, устанавливаемые прямо на дне реки без перекрытия ее заграждениями. Например, разработано счетное устройство, в основе которого лежит прокладка по дну поперек реки кабелей с интервалом, соответствующим размерам учитываемых рыб. Проплывающие над кабелями рыбы вызывают в них изменение электропроводности, что отмечается регистрирующим прибором высокой точности (Kristinsson, et al., 1978).

Однако экстраполяция точных данных, полученных для нескольких малых рек на весь нерестовый район, может быть отягощена большими ошибками из-за сильной изменчивости роли этих рек в воспроизводстве рыбных запасов.

Так же, как учет рыб при нерестовой миграции, в ряде случаев возможен и учет скатывающейся молоди проходных рыб, особенно молоди лососей. Редко удается осуществить абсолютный учет всей скатывающейся молоди. Обычно же учет покатной молоди ловушками дает лишь относительные величины (Таранец, 1939) (49).

$$A = \frac{N \cdot T \cdot S_1 \cdot K}{M \cdot S \cdot t}, \quad (49)$$

где t – время экспозиции;

N – поймано молоди за ночь;

M – количество обловов;

T – покатный период;

K – коэффициент неравномерности распределения;

S – площадь ловушки;

S_1 – площадь сечения реки.

В крупных реках величина нерестового стада иногда определяется путем анализа промысловой статистики (уравнение Беляева, 50) (цит. По Ионовой, 1988).

$$A = \frac{N \cdot T \cdot K}{t \cdot n}, \quad (50)$$

где N – количество рыбы, вылавливаемое за сутки;

T – время хода рыбы в реке;

K – коэффициент перекрытия реки;

t – время замета;

n – количество заметов.

Например, установлено, что стационарный береговой промысел отбирает 40-70% тихоокеанских лососей, подошедших к своим нерестовым рекам. При одинаковой ежегодной интенсивности промысла и величине промыслового изъятия можно оценить количество рыб, вошедших в реки. Погрешность оценки в этом случае за счет ошибки в определении доли изъятия может достигать 50%, а из-за особенностей поведения рыб, вызывающих их перераспределение на местах промысла или сдвиги нерестового хода во времени, пока не поддается учету. В результате подобного расчета с использованием данных по интенсивности и прибрежного морского промысла общая численность нерестовой популяции камчатского кижуча была оценена, например, величиной 4-7 млн. экз. с погрешностью в 27%.

Большое распространение при оценке численности нерестовых популяций тихоокеанских лососей получил авиаучет. Авиаразведка позволяет в кратчайшие сроки провести обследование нерестовых угодий и степени их заполненности производителями на больших акваториях. По этим данным, например, нерестовый фонд лососей в водоемах Камчатки составляет в отдельные годы 200-260 млн. экз. При точности оценки нерестовых угодий в 12%, как отмечает А.В. Евзеров, при авиавизуальном учете численности лососей в нерестовых реках надо учитывать два источника погрешностей: опыт наблюдателя и дискретность авиаучета. Средняя ошибка в учете мигрантов, по мнению автора, составляет 14% (Евзеров, 1975).

Использование авиаучета ограничивается верховьями рек и мелкими притоками, где небольшие глубины и высокая прозрачность воды позволяют проводить непосредственные наблюдения с самолета.

Учет численности стада путем мечения

Определение абсолютной численности стада рыбы при помощи мечения основано на допущении, что число помеченных рыб так относится к числу вторично пойманных рыб с метками, как количество добытых промыслом рыб относится ко всему количеству рыб промыслового размера в водоеме, т.е. имеет место следующее соотношение: (уравнение 51, 52).

$$\frac{N}{C} = \frac{T}{R}, \quad (51)$$

$$N = \frac{T \cdot C}{R},$$

где N – промысловое стадо;
 C – величина вылова;
 T – число помеченных рыб;
 R – число рыб, пойманных с метками.

Уравнение 52, предложенное З. Шнейбел. в котором просуммированы данные по мечению и вторичному вылову меченых рыб за определенный период.

$$N = \frac{\sum_{t=1}^T C \cdot T}{\sum R}, \quad (52)$$

где C – величина улова;
 T – число помеченных рыб;
 R – число рыб, пойманных вторично.

Однако практически, пользуясь этим соотношением, получить достоверные данные удастся весьма редко; это возможно в отношении, главным образом, рыб с относительно длинным жизненным циклом и хорошо переносящих мечение (атлантический лосось, треска, лещ и др.).

Основные ошибки, связанные с применением этого метода, объясняются недоучетом поведения помеченных рыб, которые распределяются неравномерно среди остальных рыб стада. Часто поведение рыб с метками резко отличается от поведения непомеченных рыб. Процент потерянных меток рыбами, помеченными в разном биологическом состоянии, оказывается далеко неодинаковым, а это естественно влияет на результаты определения величины стада. Неверный результат может получиться и потому, что смертность меченых рыб оказывается иной, чем немеченых (цит. по Г.В. Никольскому, 1974).

Большая смертность меченых рыб может объясняться тем, что рыбы, помеченные определенными типами меток, более интенсивно выедаются хищниками. Как показал опыт, рыбы, вынутые из кутца, трала и помеченные на глубине под водой, выживают гораздо лучше чем, если они взяты из трала, поднятого на поверхность. Смертность меченых рыб в очень большой степени зависит от того, в каком состоянии они были помечены.

Определенная часть меток, найденная рыбаками, ими не возвращается.

Обычно ошибки в сторону занижения процента вылова получаются оттого, что в приведенных выше формулах, учитывается мечение только рыб нерестовой популяции данного года, а в величину улова включается как остаток, от которого и надо вести расчет, так и пополнение, которое мечению не подвергалось.

Опыт показывает, что методы оценки численности рыб с помощью ме-

чения наиболее пригодны для небольших изолированных популяций. Например, экспериментальная проверка на меченых окунях в прудах показала, что погрешность в расчете численности рыб не превышает 10%.

В крупных водоемах этот метод дает гораздо большую погрешность, что было показано на примере массового мечения леща в Рыбинском водохранилище (расчетная численность от истинной могла отличаться на два порядка). (Цит. по Поддубному и др., 1982).

В настоящее время роль метода мечения в анализе динамики популяции рыб, главным образом, сводится к определению некоторых показателей, таких как смертность и выживание.

Оценка абсолютной численности рыб по интенсивности выедания кормов

В некоторых случаях численность рыб в скоплениях можно определить по интенсивности выедания кормов. Если известен рацион одной рыбы (r) и всего скопления (R), то численность рыб в нем (N) рассчитывают по формуле (53):

$$N = R/r, \quad (53)$$

где N – число кормящихся рыб;

R – общее количество корма, потребляемое стадом в единицу времени (рацион всего стада);

r – рацион одной рыбы.

Пользуясь этой методикой, иногда удается примерно оценить величину кормящегося стада рыбы. Сложнее обстоит дело, когда приходится путем ловов устанавливать относительную численность каждого вида; зная средний рацион особи каждого вида, можно определить их численность, исходя из того же принципа, который заложен в приведенной выше формуле. Этот метод более применим к рыбам-бентофагам, чем к рыбам-планктофагам.

Рационы рыбы и скопления определяются с некоторыми погрешностями, а, следовательно, будет ошибка при определении численности всего скопления.

Рассмотрим основные источники погрешности этого метода на примере определения численности воблы *R. rutilus*.

Рацион рыб определялся по выеданию адакны как объекта питания воблы в данном районе.

Принималось, что рыбы в течение дня (17 ч) питаются с одинаковой интенсивностью.

Для определения убыли адакны D величина убыли на 1 м^2 по каждой группировке (d) умножалась на площадь группировки (P) (54):

$$D = d \times P, \quad (54)$$

Степень дискретизации, т.е. огрубления данных по выеданию – 2 г/м^2 .

При среднем выедании от 0,1 до 10 г/м² получаем минимальную погрешность, связанную с огрублением данных в 20%, а максимальную – более 100%.

Распределение бентоса на биотопе также считалось равномерным. Контрольные пробы брались с площадок 0,2 м². При агрегированности (скупенности) бентоса того же порядка и недостатках работы дночерпателя погрешность этой части расчета достигает 100% и более.

Таким образом, при определении численности рыб по интенсивности выедания корма при недоучете перечисленных данных, закономерна общая ошибка расчета в два и более раза.

Ошибка обратного расчета, определения степени выедания корма через данные о численности рыб и рационы, будет того же порядка, так как погрешность степени выедания бентоса составляет 126%.

Метод оценки численности рыб по интенсивности выедания корма совершенно непригоден для изучения численности рыб в скоплениях, состоящих из разных видов рыб, имеющих близкие спектры питания.

Учет рыб в озерах, обработанных ихтиоцидами.

В целях преобразования ихтиоценозов малых озер, площадью (до 70-100 га), для увеличения продукции ценных видов рыб в ряде случаев используют ихтиоциды. При этом представляется возможность оценить фактическую численность рыб как в целом по ихтиоценозу, так и по отдельным видам.

Наиболее полно методика определения численности рыб, ихтиомассы и рыбопродукции в малых озерах, обработанных ихтиоцидами, представлена в работе Г.П. Руденко (2000).

Расчет численности рыб после отравления водоема основан на визуальном учете рыб, всплывших на поверхность воды. Ясно, что основные источники погрешности заключаются в недоучете рыб, которые после гибели остались в толще воды или на дне и в невозможности охвата визуальными наблюдениями сразу всей поверхности воды. Первый источник ошибок обусловлен видоспецифичностью рыб, степенью закоряженности водоема, наличием водной растительности, второй – определяется количеством выбранных для учета рыб участков, быстротой счета, опытом наблюдателя. Именно этим и определяются различия в оценке точности расчета общей численности рыб в отравленных водоемах от 2 до 40%. Руденко Г.П., проанализировав данные по малым озерам, пришел к выводу, что точность определения рыбопродукции после обработки ихтиоцидами высока и составляет 10-25%.

Естественно этот метод не может иметь широкого распространения, но получаемые с его помощью данные очень важны для сравнительной оценки численности рыб на аналогичных биотопах разных водоемов.

В 1961 г. Г.П. Руденко по методу Бурмакина обработал полихлорпипином оз. Сомино Псковской обл. (площадь – 24 га, глубина – 3,6 м). За три года до обработки промысел был запрещен. Максимальный возраст плотвы в озере оказался 12-13 лет, коэффициент естественной смертности в возрасте

от 3+ до 7+ лет – 34,6% (по методу Руденко); коэффициент естественной смертности, определенный по методу П.В. Тюриня составил 35%.

Относительные методы оценки численности стада рыб

Учет на основе анализа общих уловов и уловов на рыболовное усилие

После того как промысел достигнет определенной интенсивности, колебания уловов обычно отражают изменения численности промыслового стада рыбы.

Следовательно, при более или менее стабильной интенсивности рыболовства по колебаниям уловов можно судить о колебаниях численности стада рыбы.

Колебания общего вылова (годового улова) обычно могут служить довольно надежным критерием изменения численности стада. Изменения уловов за более короткие промежутки времени часто могут отражать не столько изменения в численности и биомассе стада, сколько сдвиги в ходе годового цикла рыбы в связи с режимом данного года. Поскольку промысел обычно бывает приурочен к определенным фазам годового цикла (миграции, нерест, нагул и т.д.), то сдвиги этих сезонных явлений могут сильно отражаться на величине уловов за тот или иной отрезок времени.

Естественно, что оценка изменений численности и биомассы стада по колебаниям общих уловов требует учета и технико-экономических сторон рыболовства. Совершенствование техники рыболовства также приводит к относительному увеличению вылова.

Большое значение имеют и экономические причины: наличие спроса, себестоимость добычи и обработки рыбы, наличие рабочей силы, перерабатывающих баз и т.д. Все это отражается на величине уловов.

Таким образом, колебания уловов обычно отражают изменения численности и биомассы стада рыбы при неизменной интенсивности рыболовства. Поскольку практически интенсивность рыболовства лишь очень редко остается стабильной, ее изменения приходится учитывать при анализе колебаний уловов.

Анализ общих уловов позволяет проследить как общую тенденцию изменения биомассы стада, так (при наличии отдельного учета рыб разного размера) и динамику примерного соотношения взрослого стада и пополнения; на основе анализа общих уловов удастся выявить многолетние колебания величины стада и степень влияния рыболовства. Только хорошо налаженная промысловая статистика может быть использована для анализа динамики стада промысловых рыб. Хорошо налаженная статистика – это показатель культуры рыболовства. Очень важно, чтобы группировка статистических данных соответствовала естественным внутривидовым группировкам промысловых рыб (например, летняя и осенняя кета, ивановская и егорьевская беломорская сельдь и т.п.) и чтобы на основе анализа статистики уловов можно было выявить динамику уловов отдельных локальных стад. Хорошо

налаженная статистика уловов обеспечивает более точную оценку рыбных ресурсов, более надежные прогнозы их изменений, а в конечном итоге все это значительно повышает эффективность рыболовства.

Основным показателем, наиболее широко используемым для оценки состояния стада и при составлении прогнозов колебаний численности и биомассы промысловых рыб, является улов на рыболовное усилие. Под уловом на рыболовное усилие понимается величина улова тем или иным орудием лова или кораблем в единицу времени. Характер применяемого показателя улова на рыболовное усилие зависит от специфики промышленяемой рыбы и от применяемых орудий рыболовства.

Наименее надежным, сильно зависящим от ряда привходящих обстоятельств является улов на выгрузку, или улов на рейс судна. Обычно в научно-промысловых исследованиях используется улов на час траления, улов на замет кошелькового невода, улов на замет закидного невода или улов на сетку-дрейф (уравнения 55, 56, 57, 58).

При анализе уловов на час траления очень важное значение имеют скорость траления и величина трала, что прямо связано с техническими показателями корабля и судового двигателя.

Оценка запасов по уловам тралов (Ю.Т. Сечин, 1990):

$$N = \frac{S \cdot y \cdot 10^4}{l_g \cdot V_t \cdot t \cdot n \cdot K}, \quad (55)$$

где S – площадь водоема, га

Y – улов за траление, шт.

l_g – расстояние между траловыми досками в работе, м

V_t – скорость траления, м/час

t – продолжительность 1 траления, час

n – число тралений за съемку

K – коэффициент абсолютной уловистости трала, определяется по формуле В.А. Ионаса (37) (1967 г.):

$$K = 1 - \frac{V_0}{V_t}, \quad (56)$$

где V_0 – скорость траления, при которой улов отсутствует, м/сек

$V_t = 1,25$ м/сек

Оценка запаса по уловам закидного невода (Ю.Т. Сечин, 1990) (57)

$$N = \frac{S^* \cdot \gamma \cdot 10^4}{S_n \cdot k}, \quad (57)$$

где: N – численность рыб, шт.

S^* – площадь водоема, доступная для облова закидным неводом, га
 γ – улов невода за съемку, шт.
 S_n – обловленная неводом площадь водоема за съемку, га
 k – коэффициент уловистости, равен (58):

$$k = n_y / n_m, \quad (58)$$

где n_m – количество меченых рыб,
 n_y – количество вторично пойманных меченых рыб.

Для того, чтобы улов на рыболовное усилие отражал действительные изменения, происходящие в численности и биомассе стада рыбы, необходимо кроме достаточного количества наблюдений, позволяющих получать статистически достоверные результаты, учитывать ряд моментов, связанных как с состоянием и поведением рыбы, так и с состоянием погоды и с техническими условиями промысла. Естественно, уловистость отдельных орудий лова меняется в отношении многих рыб в разное время суток, и это приходится учитывать при анализе. Существенное значение имеют технические и конструктивные свойства орудий лова (окраска сетей, качество поводцов у ярусов и т.п.).

Величина улова на рыболовное усилие зависит от качества работы службы краткосрочных прогнозов (прогнозов миграций, поведения и распределения рыбы) и оперативной разведки.

Не меньшее значение при лове отцеживающими орудиями (в первую очередь тралами и кошельковыми неводами) имеет поисковая техника.

Очень существенными критериями для суждения о динамике относительной численности стада часто может служить комплексное сопоставление таких показателей, как улов на рыболовное усилие, интенсивность рыболовства и величина общего вылова. На основе сопоставления этих показателей удастся получить представление об изменениях численности и биомассы стада лучше, чем при анализе этих показателей изолированно.

Стандартизация учета на рыболовное усилие в международном рыболовстве крайне важна для разработки согласованных мероприятий по ведению рыбного хозяйства в международных водах (цит. по Г.В. Никольскому, 1974).

Учет на основе анализа уловов и возрастного состава стада

Учет на основе анализа уловов и возрастного состава стада, так называемый биостатистический метод позволяет косвенно судить о состоянии рыбных запасов. Идея разработки этого метода принадлежит Ф.И. Баранову (1918, 1925) и А.Н. Державину (1922) В дальнейшем многие исследователи широко применяли этот метод. Одновременно Н.Л. Чугунов предложил эту методику для определения запаса северокаспийской воблы (1928). Е.Г. Бойко (1951) с некоторыми изменениями использовал этот метод для определения

промыслового стада кубанского судака.

Чтобы воспользоваться этим методом, необходимо располагать следующими материалами:

промысловой статистикой уловов;

данными о численности отдельных поколений на основании учета сеголетков, годовиков, двухгодовиков;

данными о возрастном составе уловов, позволяющими установить темпы пополнения и убыли;

данными по естественной, промысловой и общей убыли;

сведениями о средних размерах и массе по каждой возрастной группе, дающими возможность оценивать пополнение и убыль промыслового стада (в весовых единицах).

Для определения величин «пополнения» и «остатка» используются средние показатели, вычисленные за прежние годы.

Считается, что применяющиеся биостатистические методы, в том числе и методы, анализирующие воспроизводство, слишком трудоемки и требуют много сил и средств и что менее трудоемки методы оценки запасов по изменению общего улова и улова на промысловое усилие (Засосов. 1968).

Определение запаса по темпу изъятия промыслом впервые было предложено Ф.И. Барановым (1918, 1925). Ф.И. Баранов обратил внимание на вопрос о размере запаса рыб в водоеме. Хотя концепции Баранова Ф.И. дают возможность определить промысловую смертность стада, а по темпу смертности – общую величину запаса в какой-то период, но при этом игнорируются вопросы изменения численности и пополнения, на что обратили внимание С.В. Аверинцев (1948) и Г.Н. Монастырский (1952).

Если при этом допустить, что естественная смертность остается более или менее стабильной из года в год, то на основе анализа возрастного состава стада общих уловов за ряд лет, равных по числу продолжительности жизни рыбы с момента вступления в промысловое стадо и до достигаемого рыбой предельного возраста, можно определить абсолютную численность выловленных рыб данного поколения. Сопоставляя рассчитанные подобным образом данные о численности отдельных поколений, можно составить представление о динамике численности стада за прошлый период и оценить изменения, происходящие в состоянии стада

Математические модели динамики численности рыб

Математическое моделирование – это метод, при помощи которого можно выявить механизм процесса и понять его структурные особенности – установить параметры анализируемой совокупности. Математическое моделирование при наличии большого цифрового материала позволяет использовать счетно-решающие и моделирующие устройства для более быстрой и надежной обработки материала и для более разностороннего анализа собранных данных.

Попытки математического моделирования динамики популяций пред-

принимались неоднократно, начиная с работ Росса (Ross, 1910) о динамике зараженности малярией, В.А. Кевдина (1915), Ф.И. Баранова (1918) и А.Н. Державина (1922) о динамике популяций рыб.

Все существующие математические модели динамики популяций в известной степени схематично можно разделить на четыре группы:

1) основанные на отношении пища – потребитель, где рыба выступает в роли потребителя;

2) основанные на отношении хищник – жертва, где рыба выступает в качестве жертвы. В эту же группу включаются модели, где в роли хищника выступает промысел;

3) основанные на предположении о закономерном количественном отношении родительского стада и потомства;

4) в которых рассматривается несколько взаимодействующих величин – пополнение, рост, убыль.

Существуют также модели по изучению пространственного распределения рыб во время миграций.

По принципу построения математические модели могут быть объединены в две группы: 1) с «непрерывным временем», базирующиеся на дифференциальных уравнениях, и 2) основанные на дискретном времени и строящиеся на основе структурных схем. Возможны и комбинированные дискретно-непрерывные модели (цит. по Никольскому Г.В., 1974).

Впервые дифференциальные уравнения в анализе динамики популяций были использованы Россом (1910), ряд его положений, в первую очередь положение о средней мгновенной скорости заражения, вошли в модельные построения Ф.И. Баранова (1918).

Ф.И. Баранов был первым исследователем, использовавшим дифференциальные уравнения для оценки динамики численности рыб (уравнение 59).

$$N_{(t)} = N_0 \cdot e^{-z_t}, \quad (59)$$

где $N_{(t)}$ – численность группы в возрасте t ;

N_0 – первоначальная численность этой группы;

e – 2,72 – основание натурального логарифма;

z_t – коэффициент общей смертности в возрасте t .

В дальнейшем дифференциальными уравнениями для моделирования динамики популяций рыб пользовались Бивертон и Холт (Beverton R.J. and Holt S.J., 1957), Гулланд (Gulland, 1964) и многие другие исследователи.

Принцип построения моделей с дискретным временем основан на анализе в первую очередь возрастной структуры популяции, соотношения остатка и пополнения и периодичности нереста. На этом принципе строились модели А.Н. Державина (1922), Н.Л. Чугунова (1935), Г.Н. Монастырского (1940, 1952), Т.Ф. Дементьевой (1952), Г.В. Никольского (1961, 1963 и др.), Ю.Е. Лапина (1961) и многие другие.

«Регулирующие» (оптимизационные) модели используются преимуще-

ственно для оценки численности изолированных популяций. Они применяются для оценки общего допустимого вылова, величины улова на промысловое усилие, расчета промыслового размера объекта и т.п. Оптимизационные модели базируются, как правило, на стандартизированных приемах исследований и дополняют численную характеристику запасов рекомендациями их наилучшего использования (Alenn, 1953; Schaeffer, 1954; Gulland, 1964; Beverton, Holt, 1969).

Контрольные вопросы и задания

1. Абсолютные методы учета численности икры, молоди, взрослых рыб по площадям.
2. Методы учета движущихся рыб.
3. Методы учета рыб по интенсивности выедания кормов.
4. Относительные методы оценки численности на основе общих уловов и уловов на рыболовное усилие; учет на основе анализа уловов и возрастного состава стада.
5. Математические модели динамики численности рыб.

VIII. ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ УЛОВОВ

Оценка величины запаса и допустимого улова – сложный многоступенчатый процесс, требующий разносторонней информации: биологической, гидрологической и промысловой. При этом приходится учитывать не только особенности конкретной популяции: продолжительность жизненного цикла, возрастную структуру, соотношение полов, темпы прироста ихтиомассы, закономерности пополнения и естественной убыли, но и постоянно меняющиеся условия в районах ее обитания, от которых зависит урожайность поколений, характер распределения отдельных стад, их доступность промыслу. На этой основе разрабатываются прогнозы вылова объекта с различной заблаговременностью (краткосрочные, долгосрочные, перспективные). Для составления каждого из них необходим определенный набор исходных данных, эти прогнозы имеют методические особенности и в соответствии с конечной задачей отличаются по содержащейся в них информации.

1. Краткосрочные прогнозы (квартальный, месячный, двухнедельный)

Практика морского рыбного промысла свидетельствует о значительной изменчивости результатов лова во временном диапазоне от одних до нескольких суток. Добывающие суда часто «теряют» скопления и вынуждены затрачивать до половины и более промыслового времени на поиск новых участков, что резко снижает эффективность их работы. Одним из главных путей сокращения этих непроизводительных затрат является обеспечение добывающего флота качественными краткосрочными рыбопромысловыми прогнозами.

Под краткосрочным рыбопромысловым прогнозом понимается научно обоснованное предсказание участков и сроков образования промысловых скоплений, а также ряда характеристик этих скоплений, таких как плотность концентрации (улов на промысловое усилие), соотношение видов и размерно-весовых групп в скоплении на период от одних до нескольких суток.

Следует отметить, что в настоящее время нет единого мнения о временном диапазоне краткосрочного прогнозирования. Достаточно однозначно определяется только нижний предел – сутки (реже – пол суток). Оценка верхнего предела колеблется от нескольких суток до квартала. Причины такой неопределенности кроются в комплексной природе проблемы краткосрочного рыбопромыслового прогнозирования. В общем виде данное прогнозирование основывается на анализе взаимодействия процессов гидрометеорологической, гидрологической, биологической и экономической природы. В каждом из перечисленных аспектов существуют свои обоснованные понятия краткосрочных и долгосрочных периодов. Если для производителей, использующих результаты прогнозирования при ведении промысла, месяц достаточно короткий период, то для синоптиков, обеспечивающих метеорологическую базу прогнозирования, месяц, безусловно, период долгий.

Учитывая основное назначение краткосрочного прогноза – обеспечить расстановку добывающих судов в районе промысла, оптимально отвечающую существующей промысловой обстановке, его минимальная заблаговре-

менность должна определяться временем перехода судов до прогнозируемых участков. Верхний предел следует определять из возможного времени действия прогноза, т.е. из вероятной продолжительности периода, в течение которого предсказанная обстановка существенно не изменится. В условиях морского промысла таким периодом чаще всего является синоптический, продолжительность которого составляет обычно 3-7 дней. Таким образом, временной масштаб краткосрочного рыбопромыслового прогноза охватывает периоды от нескольких часов до недели. В пределах этого срока поведение и распределение промысловых объектов определяются, в основном, изменениями окружающей среды под влиянием погодных условий, и, следовательно, можно говорить о единой методической основе разработки прогнозов.

При прогнозировании на месяц и более становится существенным учет сезонного хода условий среды и биологического состояния гидробионтов, что позволяет относить эти прогнозы к среднесрочным.

Важнейшей составной частью рыбопромыслового прогнозирования во временном масштабе от недели до месяца является предсказание сроков начала и конца промысла, определяющихся «переломными» моментами в ходе годового жизненного цикла организмов – переходами к нагулу, нересту, зимовке или миграции.

Прежде чем рассмотреть конкретные методы прогноза, необходимо определить, что же подлежит прогнозированию в области краткосрочных рыбопромысловых прогнозов. На первое место следует поставить предварительный прогноз мест (участков) распределения скоплений в пределах промыслового района. При этом крайне желательно указать также размеры скоплений и их ожидаемую плотность (в величинах возможных уловов для того или иного типа судов и орудий лова). Важным моментом является предсказание перемещений образовавшихся скоплений, а также времени их рассредоточения. В районах сезонного (путинного) хода промысла особое значение приобретают прогнозы моментов начала образования скоплений в районе и их окончательного распада.

Предварительный прогноз распределения рыбы основан на многолетних наблюдениях за условиями внешней среды и распределением кормовых организмов, промысловыми концентрациями, численностью стада в районах промысла. Точность такого прогноза тем выше, чем стабильнее распределение температуры, течений, солености, кормовых организмов и численности стада, чем меньше меняется из года в год положение скоплений рыбы в определенные периоды года. Предварительный прогноз распределения рыбы уточняется на основе гидрологического прогноза, прогноза численности кормовых организмов и стада рыбы.

Предварительному прогнозу предшествует фоновая съемка района. При проведении фоновой съемки придерживаются определенных поисковых маршрутов-галсов. Для фоновой съемки наиболее удобны прямоугольные и косоугольные системы галсов, которые пересекают изотермы, струи течений, свалы глубин. Расстояние между галсами зависит от гидрологической и промысловой обстановки. При поиске промысловых концентраций, распо-

ложенных на небольшой площади, расстояние между галсами не превышает 25-30 миль, а при поиске концентраций, занимающих большую площадь, расстояние между галсами может достигать 8-100 миль.

Гидрологические и гидробиологические наблюдения проводят в среднем через 10-20 миль. Точки, в которых проводят такие наблюдения, называют станциями. На станциях измеряют температуру, соленость, скорость течения, берут пробы грунта, планктона, бентоса и т.д. Контрольный лов сетями и тралами выполняют только в тех точках, где обнаружены скопления рыб.

Помимо наблюдений на станциях обычно ведут непрерывные гидроакустические наблюдения на переходах между станциями.

В результате фоновой съемки определяют распределение температуры, солености, течений и участки с благоприятными для рыб температурами; районы, богатые кормовой базой; свалы глубин, места с выходом на поверхность глубинных вод, богатых биогенными веществами и т.д.

В настоящее время большой практический интерес представляет информация по содержанию хлорофилла «а» в поверхностных водах. Исходные данные в режиме реального времени можно получать с помощью сканера цветности океана Sea WiFS (США), установленного на спутниках серии Orb View – 2. Начиная с сентября 1997 с периодичностью примерно 1 раз в 2 сут. Спутник сканирует всю поверхность океанов и морей на каналах видимого спектра (380 – 760 нм) - 412, 443, 490, 510, 555, 670 нм (Незлин, 2001). Спутниковая информация обрабатывается и хранится в виде карт цветности в национальном Годдартском космическом центре данных (США) и применяется для исследования биоптических характеристик акватории Мирового океана. Установлены связи между различными цветовыми градациями спутниковых измерений хлорофилла «а» и продукционными показателями планктонных сообществ. На основе сопоставления спутниковых карт цветности с результатами судовых экспедиций разработаны первые методические рекомендации по оценке продуктивности различных акваторий Мирового океана и определению толщины слоя фотосинтеза, прозрачности, первичной продукции и запасов фито- и зоопланктона (Шукшина и др., 1995, 1999). Эти данные могут быть использованы в целях текущего и перспективного прогнозирования промысловой обстановки, для выявления высокопродуктивных районов и осуществления спутниковой поддержки промысловых экспедиций (рис. 52).

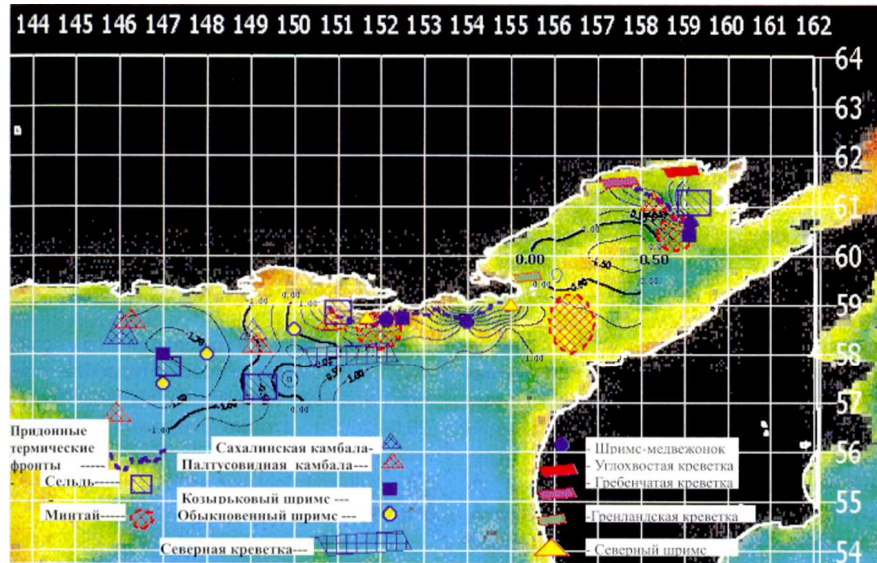
Эти районы выделяют для детального поиска.

Детальный поиск проводят аналогично предварительному. Однако параметры галсов, расстояние между станциями и места промежуточных наблюдений выбирают так, чтобы вероятность обнаружения скоплений была близка к единице. Расстояние между галсами определяют исходя из дальности обнаружения скопления.

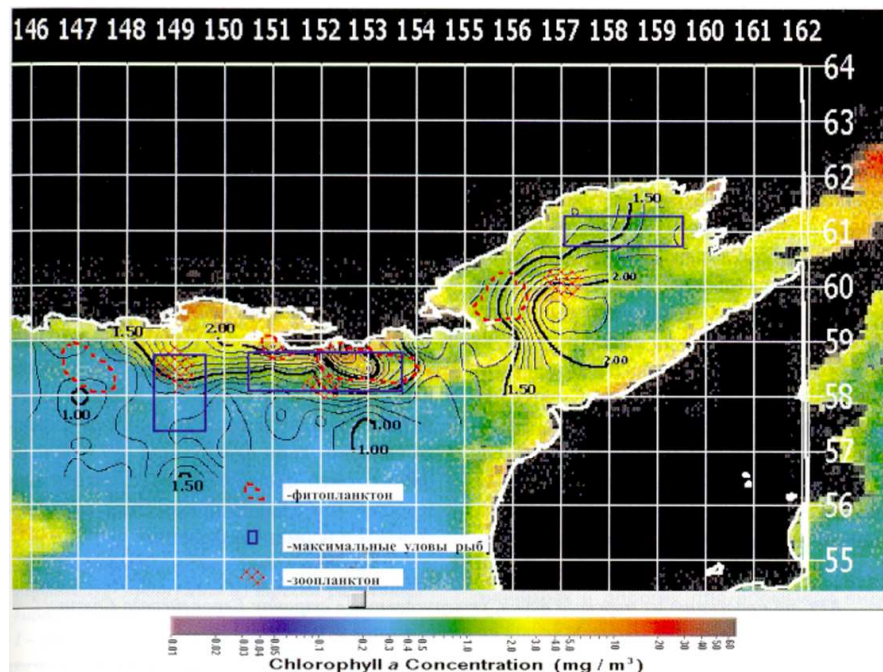
Дальность обнаружения промысловых концентраций с помощью гидролокатора не превышает 2,5-3,0 миль. Поверхностные косяки можно обнаружить с борта судна на расстоянии до 3,0-4,0 миль.

Галсы обычно располагают перпендикулярно к общему направлению

изотерм. На каждом галсе непрерывно или через 1-2 мили измеряют температуру, через 3-5 миль определяют состав и биомассу планктона и выполняют траления. Иногда эти расстояния уменьшают в зависимости от конкретных условий поиска.



Распределение температуры у дна и районы концентрации некоторых массовых видов рыб и креветок (по данным НИС "Зодиак")



Распределение хлорофилла "а" на поверхности по спутниковым (SeaWiFS) и судовым (НИС "Зодиак") данным в районах северной части Охотского моря, где отмечаются максимальные биомасса фитопланктона, зоопланктона и уловы рыб

Рис. 52. Карты цветности

При обнаружении промысловых скоплений их оконтуривают, ведут на-

блюдения за их перемещением, дают качественную и количественную оценку.

Для оконтуривания скопления его пересекают серией галсов, причем судно идет одним курсом до тех пор, пока приборы регистрируют рыбу или орудие лова улавливает ее (рис. 53).

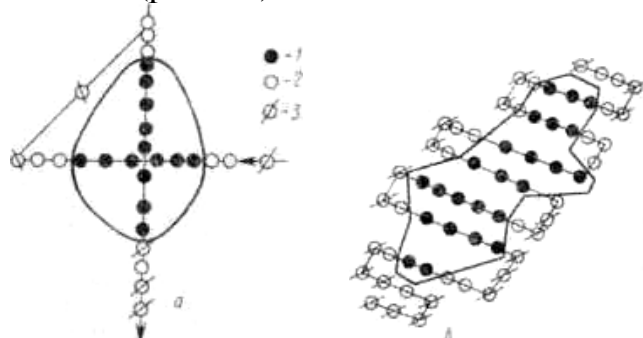


Рис. 53 Оконтуривание скоплений: а – двумя поисковыми галсами; б – серией поисковых галсов; 1 – промысловый улов; 2 – непромысловый улов; 3 – улова нет

При оконтуривании разреженного пелагического скопления его высоту принимают равной некоторому среднему значению, а при оценке отдельных косяков определяют их длину, высоту и ширину. За перемещением скопления следят, периодически регистрируя их положение. Чем менее стабильна обстановка в промысловом районе, тем чаще контролируют положение скоплений.

Видовой и размерный состав скоплений устанавливают по результатам анализа уловов во время контрольных обловов. Качественная оценка скоплений включает также определение таких элементов поведения, как вертикальные миграции и их закономерности, изменение структуры скоплений в течение суток, изучение реакции на орудие лова и физические средства оптимизации лова, шумы судов и т.д., включает также оценку устойчивости скоплений.

Поведение рыбы изучают на специально выбранном участке площадью 10-20 квадратных миль путем гидроакустической съемки и контрольных тралений.

Количественная оценка оконтуренного скопления связана с определением вылова за цикл траления, величины общего улова на скоплении, общего количества рыбы в скоплении, плотности косяков и скоплений. Способы количественной оценки донных, разреженных пелагических и косячных скоплений существенно отличаются.

При организации промысла на путях миграций, наряду с прогнозами сроков подхода рыбы на тот или иной участок, исключительно важны предсказания основных направлений и траекторий движения скоплений и его интенсивности. В ряде случаев требуется (и оказывается возможным) прогноз распределения различных размерно-возрастных и половых групп облавливаемого вида, а также доли возможного «прилова» нежелательных или за-

прещенных для промысла видов организмов, что можно достигнуть только изучая миграции.

Одним из способов изучения миграций является использование биологических различий между популяциями. Зная морфометрическую характеристику, размерно-возрастной состав, упитанность, физиологические показатели, состав паразитофауны и другие признаки, характерные для особей данной популяции, можно наблюдать за ее перемещением. Получить представление о миграциях рыб можно путем анализа состава уловов в изучаемом районе. Пути миграций пелагических рыб могут быть установлены в результате наблюдений с самолета или вертолета. Однако одним из основных методов изучения миграций является мечение. Мечение может быть индивидуальным и массовым (групповым). При индивидуальном мечении каждая метка имеет свой номер, при массовом – всех рыб (или группы) метят одинаково и индивидуального номера у меток нет.

При мечении рыб необходимо соблюдать ряд условий. Мечение не должно травмировать рыбу, повышать ее смертность по сравнению с немеченой. Метки не должны быть помехой движению или дыханию рыбы. Их следует изготавливать легкими и недорогими; метки должны быть отчетливо видны или легко обнаруживаемы, однако не привлекать хищников и сохраняться достаточно долго. Поведение меченой рыбы не должно отличаться от поведения немеченой. На каждой метке обычно указывают номер и адрес учреждения, куда надо доставить метку.

Для индивидуального мечения используют различные метки: скобочные, перстневые, гидростатические, пластинчатые, подкожные, ультразвуковые, электрические, полостные, радиоактивные, мечение красками, флуоресцентное мечение, способ клеймения, хирургическое и т.д.

Вторичная поимка меченых рыб зависит от многих факторов: количества меченых рыб, интенсивности рыболовства, типа метки, техники мечения, характера оповещения рыбаков и работников обрабатывающих предприятий, вознаграждения.

Мечение позволяет не только изучить пути миграций, но и определить скорость движения рыбы, численность популяций, степень их промыслового использования.

Существующее состояние краткосрочного рыбопромыслового прогнозирования не позволяет дать его однозначную оценку. С одной стороны, имеется бесчисленное множество методов и приемов, обеспечивавших (по мнению авторов) вполне удовлетворительное предсказание образования и распределения промысловых скоплений различных рыб в разнообразных районах. С другой стороны, практически все эти методы и приемы использовались однажды или эпизодически преимущественно самими авторами, не представлялись какому-либо компетентному органу или учреждению в форме методики на рассмотрение и утверждение, не проходили соответствующей апробации, а тем более производственной проверки. В подавляющем большинстве дело ограничивается публикацией научных статей или обнародованием на научных конференциях.

Анализ таких материалов показывает, что все многообразие методов и приемов краткосрочного рыбопромыслового прогнозирования можно условно разделить прежде всего на две неравные группы. Первую, достаточно ограниченную по числу, но наиболее распространенную по использованию группу составляют методы и приемы, основывающиеся на анализе промысловой информации. Существо этих методов заключается в экстраполяции текущих показателей промысла в районе (нагрузки на усилие, участки лова, преобладающие размеры рыб) в предположении инерционности их хода в ближайшем будущем, а также в предположении наличия аналогов развития процессов в прошлом.

Принцип аналогий применяется в краткосрочном рыбопромысловом прогнозировании достаточно широко. Суть его состоит в том, что в массиве ретроспективной информации разыскиваются годы, сезоны, периоды с аналогичным наблюдаемому ходом прогнозируемой характеристики. Чаще всего «факт аналогичности» устанавливается качественным сравнением рядов. Существуют и количественные методы оценки аналогичности.

Основной недостаток метода аналогов состоит в проблематичности самого понятия аналогии. Практика показывает, что при достаточно большом количестве факторов вероятность отыскания совершенно аналогичных случаев становится очень малой. Не менее сложной проблемой является учет биологического состояния объектов промысла: размерно-весовых показателей и стадий зрелости гонад, от которых в значительной степени зависит характер поведения организмов, а также создание множества возможных комбинаций (цит. по В.Н. Кочикову, 1984).

Содержание методов второй группы включает метеорологическую, океанологическую, биологическую и промысловую части. В каждом конкретном методе отдельные аспекты могут и не содержаться, но в любом случае наряду с промысловой частью в таких прогнозах должна быть хотя бы еще одна.

Разработаны и используются на практике целые комплексы краткосрочного прогноза различных океанологических процессов по прогностическим метеорологическим данным. Наиболее известна схема Р. Джеймса, которая позволяет давать прогнозы с заблаговременностью 48 часов, включающая следующие этапы:

- определение начального состояния температурного поля верхнего слоя моря (наблюдение термобатиграфом);

- расчет адвекции за счет дрейфового течения и ее влияния на перенос или перестройку температурного поля;

- расчет теплового баланса поверхности океана по имеющимся метеоданным (радиационный и контактный обмен);

- расчет процессов перемешивания (ветровое и конвективное перемешивание);

- формулировка прогноза.

Подход Р. Джеймса получил дальнейшее развитие в практике работы Гидрометцентра и НИИ по рыбному хозяйству и океанографии СССР.

2. Долгосрочные прогнозы (заблаговременностью 1-2 года) основываются на более или менее точном (в зависимости от изученности объекта) представлении о величине запаса в данном году и наиболее вероятном его изменении на прогнозируемый период. В биологически обоснованных рекомендациях по объему вылова используются знания о присущих данной эксплуатируемой популяции темпах пополнения, численности новых поколений, их биомассе в промысловых возрастах, оптимальных размерах нерестового стада и других параметрах, с учетом которых определяется допустимая степень промыслового изъятия, обеспечивающая нормальное (неснижающееся) воспроизводство запасов.

Таким образом, рыбопромысловый прогноз включает в себя два основных этапа: оценку запаса и расчет той доли, которая может быть выловлена. Применительно к большинству промысловых популяций определяется допустимый размер вылова, превышение которого может привести к отрицательным последствиям. Для некоторых популяций высокой численности, когда размер вылова лимитируется не размерами запаса, а возможностями флота, основой для прогноза служит предполагаемая производительность промысла и ожидаемый уровень промысловых усилий. В целях упорядочения терминологии такие прогнозы следовало бы называть прогнозами возможного улова в отличие от прогнозов допустимого улова.

До сих пор нет и не может быть единого универсального метода оценки рыбных запасов и прогнозов вылова, поскольку часто приемы расчетов, вполне удовлетворительные для одних промысловых видов, оказываются совершенно непригодными для других, а нередко и для тех же самых видов, но занимающих другие места обитания. К трудностям, связанным со спецификой биологии, добавляется необходимость учета особенностей самого водоема. В связи с этим, понятно разнообразие путей и способов определения численности (биомассы) различных популяций или отдельных группировок внутри них.

Возможность получить исчерпывающие данные, характеризующие объект исследования и среду его обитания, на практике бывает затруднительна, но стремление к наиболее полной изученности этих вопросов является залогом правильного прогнозирования.

Показательными в этом отношении являются методы, разработанные советскими ихтиологами еще в 20-30 годах, надежность результатов которых опирается на глубокую эмпирическую информированность. Эти материалы базируются на учете молодежи, связи урожайности поколений с условиями среды, на данных о величинах промыслового пополнения и остатка, росте и факторах, влияющих на его скорость, возрасте созревания производителей, их плодовитости и периодичности нереста, возрастном составе стада, величинах промысловой и естественной убыли и др.

Большим достижением отечественной науки является создание целого методического направления – методов, известных в литературе как биостатистический учет состава пополнения, метод виртуальных (фактических) попу-

ляций, когортный (по поколениям) анализ.

Такое многообразие в названиях оправдано, так как подчеркивает особенность конкретной методики, однако в основе их находится общий принцип – восстановление численности поколений по данным величинам уловов и их возрастного состава. Этот принцип впервые предложен А.Н. Державиным (1922), развивался и совершенствовался сначала отечественными (Бойко, 1934; Чугунов, 1935; Монастырский, 1935; Дементьева, 1952), а затем зарубежными исследователями (Gulland, 1966; Schumacher, 1970).

Одновременно с этим развивалось другое направление, основанное на попытке разработать «формальную» теорию жизни рыб, содержащую обобщенное представление основных закономерностей, характеризующих количественные изменения в популяции (Баранов, 1918, 1925; Beverton & Holt, 1969) (60).

$$C_{(t)} = N_0 \frac{F_t}{Z_t} (1 - e^{-z_t}), \quad (60)$$

где $C_{(t)}$ – улов возрасте t ;

N_0 – первоначальная численность;

F_t – коэффициент промысловой смертности;

Z_t – коэффициент общей смертности;

$e - 2,72$ – основание натурального логарифма;

В последнее время эти методы стали называть математическими, в отличие от первой группы методов, отличающихся отсутствием в их арсенале элементов математики. На самом же деле все существующие методы оценки численности содержат математический аппарат: один более простой, при котором чаще всего используется предварительный эмпирический анализ связей между условиями среды и состоянием популяции или между отдельными ее параметрами и последующей аппроксимацией данных в каждом конкретном случае, другой более сложный, где, как правило, реализуется универсальное стандартизированное представление об основных закономерностях внутри популяции либо в связях ее со средой, так что вид кривых, отражающий эти закономерности, бывает predetermined, а специфика конкретного объекта сказывается лишь на коэффициентах заранее выбранных уравнений.

Принимая во внимание наиболее характерные черты каждого направления, можно назвать методы, объединенные в одну группу эмпирическими (опытными), в другую стандартизированными (формализованными). Разумеется, надо иметь в виду, что в основе стандартизации лежат те же опыты, а эмпирические методы содержат некоторые стандартные приемы.

Достоинством стандартизированных методов является удобство их формализации и связанная с ним и оперативность получения необходимой информации, недостатком – опасность использования неверных предпосылок, ориентирующихся на одну из стандартных схем расчета, что может привести к выводам, далеким от конкретной ситуации. Применение эмпирических методов позволяет обеспечивать большую надежность полученных данных

применительно к конкретному объекту, но теоретическое обобщение результатов при этом не всегда допустимо.

В процессе развития исследований происходит частичное слияние методов обеих групп, заключающееся в использовании стандартных уравнений для восстановления абсолютной численности поколений по эмпирическим исходным данным (метод виртуальных фактических) популяций, когортный (по поколениям) анализ. Параллельно с предложенной классификацией те же самые методы можно рассматривать в зависимости от сферы их применения и круга решаемых вопросов. Для этого удобнее перейти к понятию «модель» как более универсальному и емкому, чем «метод». С этой точки зрения можно выделить модели экосистем, или отдельных сообществ, и модели изолированных популяций. При более детальном делении целесообразно разграничивать модели или методы оценки запаса и модели регулирования промысла, задачей первых является расчет численности популяции, вторых – определение оптимального режима ее эксплуатации.

Применительно к отдельным условно изолированным популяциям среди оценочных методов, дающих численную характеристику запаса, наиболее популярен в настоящее время виртуально-популяционный анализ (VPA). В нем используется принцип восстановления промысловой части поколений по возрастному составу уловов, т.е. тот же принцип, на котором основан биостатистический метод расчета относительно величины запаса.

Введение в схему вычислений показателя естественной смертности и универсального уравнения, характеризующего взаимосвязь численности возрастных групп поколений, позволяет перейти к оценке абсолютного запаса. Однако точность прогноза, полученного методом VPA по сравнению с биостатистическим методом – ниже.

Фактические данные, положенные в основу различных модификаций биостатистического метода, позволяют оценить уровень численности только вступивших в промысел поколений. Экстраполяция же начальной численности, осуществляемая при использовании VPA, всецело зависит от того, насколько фактическая убыль популяции соответствует принятому закону динамики смертности. В связи с этим заслуживает внимания непосредственное определение численности еще не вступивших в промысел поколений, которое проводится путем учета молодежи, обитающей на определенной площади. Выполненный таким образом расчет вошел в практику под названием метода учета состава пополнения (Дементьева, 1952; Монастырский, 1952), зарекомендовавший себя как один из наиболее надежно оправдывающихся методов прогнозирования. Введение в алгоритм расчетов коэффициентов естественной смертности, дифференцированных по возрастам (Бойко, 1964; Тюрин, 1972), значительно повышают точность оценок, особенно, если коэффициент естественной смертности используется с учетом меняющегося по годам возрастного состава стада. Техника учета и методика оценки пополнения постоянно совершенствуются.

Пример 1. Прогноз вылова рыбы по методу Тюринга П.В.

Показатели/год

1. *Предельный возраст рыбы в уловах*
2. *Величина пробы, в экземплярах*
3. *Коэффициент общей смертности (Z)*
4. *Теоретический предельный возраст*
5. *Коэффициент естественной смертности (M)*
6. *Коэффициент вылова (F)*
7. $\Delta K(\text{поправочный коэффициент}) = \frac{M \times F}{100}$
8. *Уточненный коэффициент естественной смертности M-ΔK*
9. *Уточненный коэффициент вылова F+ΔK*
10. *Годовой улов (фактический)*
11. *Промысловый запас текущего года*
12. *Остаток с учетом коэффициента естественной смертности и вылова*
13. *Пополнение (количество неполовозрелых рыб в пробе)*
14. *Промысловый запас на будущий год (остаток + пополнение)*
15. *Прогнозируемый улов, принимается равным уточненному коэффициенту естественной смертности*

Совершенствуются также способы определения величин остатков поколений, не полностью использованных промыслом. Прогностические оценки этой части поколений имеют особое значение для популяций с многовозрастным составом и длительным жизненным циклом. Расчет остатков, полностью обловленных поколений методом аналогий нередко приводит к грубым ошибкам. Более надежным представляется регрессивный способ прогнозирования величины остатка на основании многолетней корреляции между изъятой и общей численностью поколений (Малкин, 1980).

Расчет используемой численности поколений и величины промыслового запаса по методу Е.М. Малкина (1987).

Прежде всего, используя среднюю массу рыб за каждый год, необходимо определить годовой объем вылова в поштучном исполнении. Затем полученные цифры распределить в соответствии с возрастным составом, характеризующим популяцию в каждом году. Результаты занести в таблицу и сгруппировать таким образом, чтобы в каждой вертикальной графе расположились рыбы одного года рождения (табл. 33).

Таким образом, суммируя цифры вылова по столбцам, можно учесть промысловую численность поколения 1956 г. рождения, которая равна $20+65+45=131$. Аналогично можно найти численность генераций 1957-1959 гг. Эти данные приведены в нижней строке таблицы.

Промысловый запас на конкретный год промысла – это количество рыб в облавливаемом стаде, достигших промыслового размера и возраста. Он складывается из промысловой численности вновь вступившего в промысел

поколения и остатков не выловленных еще поколений более ранних лет рождения. Так, например, промысловый запас 1959 г. равен промысловой численности поколения 1956 г. рождения, сложенной с промысловым остатком поколений более ранних лет, не выловленных полностью к 1959 г. Этот остаток равен $55+36+35=126$, а весь запас $131 + 126 = 257$. Запас каждого последующего года равняется предыдущему за вычетом годового улова и прибавлением вновь вступившего поколения: $257 - 110 + 156 = 303$.

Для определения численности поколений, полностью еще не выловленных (в нашем примере это поколение 1960 и 1961 гг. рождения), нужно найти промысловый остаток каждого из них на прогнозируемый год. В таблице эти числа отмечены вопросительными знаками, можно также как и зависящие от них величины промысловой численности поколений и промысловых запасов. Для этого предварительно необходимо вычислить коэффициенты вылова (в процентах от остатка) каждого поколения по годам. В расчетной таблице они помещены над числами абсолютного вылова различных поколений разного года промысла в ту же клетку таблицы и заключены в скобки. Методику их получения поясним на примере поколения 1956 г. рождения. В 1959 г. из этого поколения было выловлено 20 млн. рыб трехгодичного возраста (примем, что в исследуемом нами стаде промыслового размера впервые достигают трехгодовики), что от общего количества промысловой части данного поколения в 131 млн. экз. составляет 15 %, которые и являются в данном случае коэффициентом вылова трехгодовиков в 1959 г. – первом году промысла. В 1960 г. из остатков в 111 млн. было изъято промыслом уже четырехгодовыми рыбами – 66 млн., что составило 59% указанного остатка, которые являются коэффициентом вылова четырехгодовиков. Рассчитывая таким образом дальше, можно вычислить коэффициенты вылова возрастных групп всех поколений, полностью выловленных к прогнозируемому году, т.е. поколений 1956-1959 гг. в нашем примере. Коэффициенты вылова последней возрастной группы равны 100% и потому не приводятся.

Таблица 33

Годовой вылов поколений разных лет рождения, млн. шт.

Год промысла	Год рождения								Суммарный улов, млн. шт.	Промысловый запас, млн. шт.
	1961	1960	1959	1958	1957	1956	1955	1954		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1959						(15) 20	55	35	110	257
1960					(12) 18	66	36		120	303
1961				(18) 30	(54) 75	45			150	353
1962			(14)	(64)					180	400

			27	90	63					
--	--	--	----	----	----	--	--	--	--	--

Продолжение таблицы 33

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1963		(19,5) 40	(65) 110	50					200	(?)
1964	(16) 40	(60,5) 100	60						200	(??)
Пром. остаток на 1965 г.	(??)	(?)								
Промысловая численность поколений	250	205	197	170	156	131				

Описанная выше методика не предлагает способа вычисления коэффициентов вылова возрастных групп для тех лет, поколения которых еще не полностью выловлены к году выдачи прогноза, хотя именно эти коэффициенты нужны для оценки промысловой численности остатков поколений на прогнозируемый год.

Практически достаточно определить коэффициенты вылова для последнего года промысла (в таблице, отмеченные двумя вопросительными знаками каждый). Все остальные коэффициенты вылова и другие неизвестные числа можно вычислить описанным выше способом.

Коэффициенты вылова для последнего года промысла определяются на основании анализа значений, который принимал коэффициент вылова той же возрастной группы за предыдущие несколько лет. Чаще всего его берут равным среднему арифметическому за эти годы.

Сначала определяются коэффициент вылова предпоследней возрастной группы (четырёхгодовиков в нашем примере), а затем последовательно для всех младших возрастных групп. Например, в 1964 промысловом году для четырёхгодовиков можно принять коэффициент, равный $65+64+54+59/4=60,5\%$. Значит, на 1965 г. от данного поколения 1960 г. рождения в водоеме останется 39,5% или $100 \times 39,5\%/60,5+65$ млн. шт. Теперь можно установить общую ориентировочную численность этого поколения: $40+100+65=205$ млн. шт. Восстановив процент изъятия его в трехгодовалом возрасте ($40 \times 100/205=19\%$), намечаем на последний год промысла средний коэффициент вылова трехгодовиков: $19+14+18+12+15/5=16\%$. Следовательно, на очередной 1965 г. остается 84%, или 210 млн. шт., а общая промысловая численность поколения 1961 г. составит $210+40=250$ млн. шт. Получив величины остатков, восстанавливаем промысловые запасы в 1963 и 1964 гг., которые соответственно равняются 425 и 475 млн. экз.

Для определения промысловой численности новых поколений, еще не успевших проявить себя в промысле хотя бы по одному году, необходимо ежегодно проводить учет молоди (икры, личинок, мальков и т.д.), для чего условные результаты съемки молоди, выраженные, например, в количестве сеголетков на час траления, сопоставляется с численностью учтенной промысловой части соответствующих поколений (табл. 34)

Промысловая численность поколений разных годов рождения по уловам сеголетков

Показатели	Год рождения поколения						
	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962
Число сеголетков на 1 ч траления	20	32	52	62	83	134	90
Промысловая численность поколения, млн. экз.	131	156	170	197	205	250	?

Нанесенные на график, эти данные демонстрируют криволинейную зависимость между сравниваемыми показателями (рис. 54), выражающуюся, видимо, степенным уравнением вида: $y = ax^b$

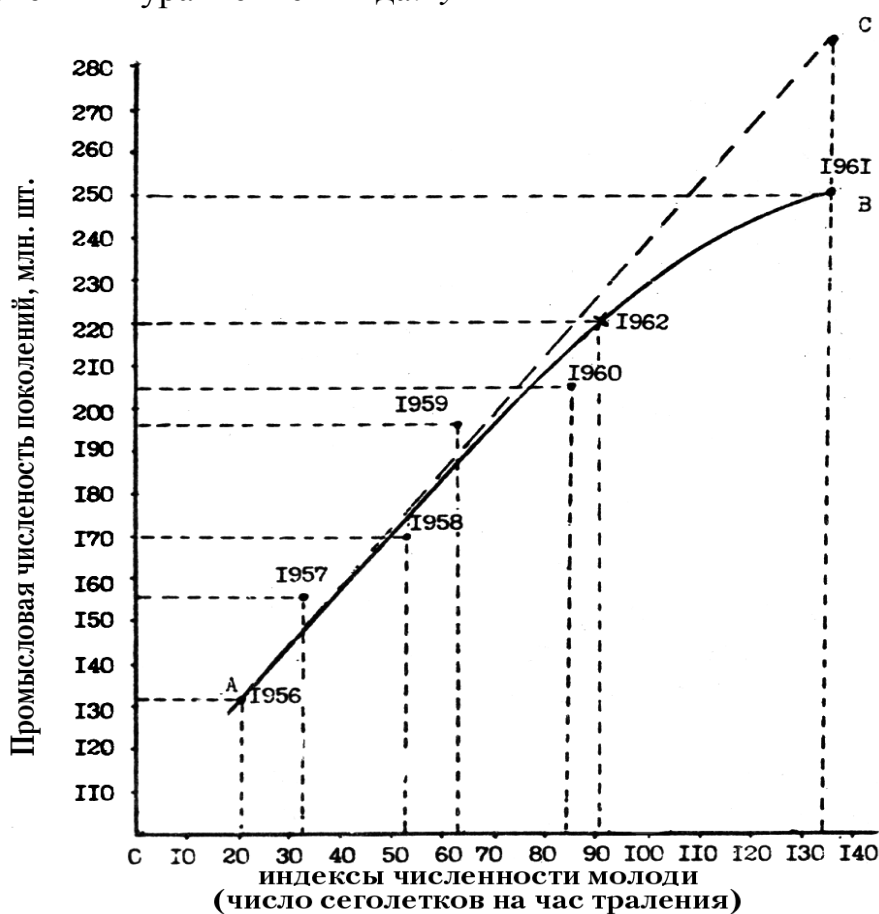


Рис. 54. Связь индексов численности молодежи с промысловой численностью поколений (цифры у точек – годы рождения поколения)

Прибавив одну из этих величин к объему промыслового запаса последнего года промысла (475 млн. экз.) и отняв от нее улов этого года (200 млн. экз.), получим запас 1965 г.: $Q = 475 + 220 - 200 = 495$ млн. экз. Зная среднюю многолетнюю долю годового изъятия от величины промыслового запаса, рассчитывают вероятный улов этого года. Так средний процент годового изъятия в нашем примере равняется 42,5. Отсюда улов 1965 г. можно ожидать равным $S = (495 \times 2,5) / 100 = 210,4$ млн. экз. Имея оценки численности мо-

лоди, родившейся в 1963 г., можно определить запас и ожидаемый улов с большей заблаговременностью, например запас и улов 1966 г. Методика этого расчета аналогична предыдущей.

Контрольные вопросы и задания

1. Краткосрочные прогнозы поведения и распределения рыб.
2. Промысловая разведка.
3. Методы поиска скоплений рыбы.
4. Миграции и методы изучения миграций.
5. Долгосрочные прогнозы вылова.

IX. ФАКТОР ЕСТЕСТВЕННОЙ СМЕРТНОСТИ И МЕТОДЫ ЕГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ

О биологическом обосновании промысловой меры

По П.В. Тюрину (1963) «смертность от промысла или вылова» – это убыль части популяции в результате ее изъятия промыслом. Отношение выловленной части популяции в течение года к величине всей популяции в начале года, выраженное в процентах, будет характеризовать собой «коэффициент вылова» данной популяции (F).

«Естественная смертность» – гибель части популяции, вызываемая всеми другими причинами (недостатком кормов, хищниками, болезнями и т.д.) кроме промысла. Отношение отмершей части популяции в течение года к величине всей популяции в начале года, выраженное в процентах, будет характеризовать собой «коэффициент естественной смертности» данной популяции (M).

«Общая смертность» – это суммарная убыль части популяции в результате вылова и естественной смертности ($Z=F+M$).

Первым ученым в области изучения закономерностей общей убыли поголовья стада промысловой рыбы от вылова и естественной смертности был Ф.И. Баранов. В работе, опубликованной в 1918 г. Баранов Ф.И. изложил теорию динамики стада промысловой рыбы на примере изолированного водоема, где промысел имеет постоянную интенсивность, стадо рыбы постоянно пополняется новыми поколениями, абиотические и биотические условия среды также постоянны.

Главные положения, к которым пришел Ф.И. Баранов, сводятся к следующему:

1. Убыль населения промысловой рыбы, за исключением промысловых возрастов, идет по отрицательной показательной кривой (убывающей геометрической прогрессии).

2. Коэффициент вылова не должен превышать коэффициента естественной смертности.

3. С увеличением минимальной промысловой меры масса улова сначала возрастает, а потом начинает падать.

В заключение Ф.И. Баранов оговаривает, что его теория не является всеобъемлющей, что условия промысла во многих случаях отличаются от рассмотренных и подвергаются периодическим колебаниям.

В работе 1925 г. Ф.И. Баранов, развивая свою теорию, предложил метод определения предельного возраста рыбы в уловах в зависимости от интенсивности рыболовства на основании средних проб в 250, 500, 1000 экз. Согласно Ф.И. Баранову, если наше представление об улове получается из просмотра пробы, примерно в 500 экз., если предельной (самой старой) мы считаем ту возрастную группу, которая будет представлена в этой пробе единственным экземпляром, то вопрос об определении предельного возраста рыб сведется к нахождению числа членов геометрической прогрессии, сумма ко-

торой равна 500, последний член равен единице, а знаменатель соответствует заданной интенсивности рыболовства. В результате соответствующих расчетов Ф.И. Баранов приводит таблицу (34) предельных возрастов рыб при разных показателях интенсивности рыболовства, точнее коэффициентов общей смертности для разных по количеству экземпляров средних проб.

Эта таблица (34) естественно имеет и обратную силу: по предельному возрасту рыбы в средней пробе можно определить коэффициент общей смертности. Последний показатель требуется определять гораздо чаще, чем предельный возраст ловимой рыбы.

Сначала Ф.И. Барановым, а затем П.В. Тюриним разработаны универсальные таблицы (табл. 35) (графики, рис. 55) и построены кривые переживания различных рыб, включая древних. Кривые имеют вид параболы. Показатели асимметрии кривых темпов естественной смертности у рыб находятся в пределах 35:65 с некоторыми колебаниями в ту или иную сторону. Для построения кривой темпов естественной смертности вида необходимо иметь три точки, из которых две крайние отражают очень высокую смертность на первом году жизни и в конце жизненного цикла, а третья соответствует наименьшей смертности в центре средних возрастных групп. С помощью этих таблиц (графиков) можно определить теоретически предельный возраст рыб, которому соответствует искомый наименьший коэффициент смертности.

Таблица 35

Экспоненциальная таблица для определения наименьших показателей естественной смертности рыб в средних возрастах

Предельные возрасты рыб в зависимости от показателя общей смертности и величины проб (по Ф.И. Баранову, 1925)					Теоретические (потенциальные) предельные возраста рыб, соответствующие наименьшим показателям естественной смертности, в зависимости от их относительной средней массы в водоеме (по П.В. Тюрину, 1963)					Теоретический предельный возраст для определений $K_{с.см.}$ из стандартной пробы 1000	$K_{с.см.}$ в средних возрастах, %
$K_{общ. см.}$, %	Количество рыб в пробе, экз.				весьма малая (< 2%) 5000	малая (2-10%) 10000	средняя (10-20%) 25000	высокая (20-40%) 50000	весьма высокая (>50%) 100000		
	100	250	500	1000							
90	3	3,5	3,5	4	4,5	5	5,5	5,5	6	4	90
80	4	4,5	4,5	5	6	6,5	7	7,5	8	5	80
70	5	5,5	6	6,5	7,5	8	9	9,5	10	6,5	70
60	6	6,5	7	8	9,5	10	11,5	12	13	8	60
50	7	8	9	10	12	13	14,5	16	17	10	50
40	8,5	10	11	13	15,5	17	19	20,5	22	13	40
30	10,5	13	15	17	21	23	26	28	30	17	30
20	15	19	22	25	31	35	39	42	45	25	20
10	23	32	39	45	60	67	75	82	89	45	10
5	36	52	64	78	109	122	140	153	166	78	5

Примечание: 1. Группы «относительной биомассы» или «численности» рыб основываются на биомассе потребляемого корма. Суждение об удельной биомассе видов рыб делается либо на основании

надежных данных промысловой статистики, либо на основании специальных анализов и данных из экспериментальных уловов разных орудий и в разных участках водоемов.

2. Для точной интерполяции параметров следует применять прилагаемый к таблице график.
3. Весьма многочисленны виды составляющие в данном водоеме подавляющую часть (не менее половины) годового улова (сюда, прежде всего, относятся мелкие и скороспелые виды); многочисленные виды – составляющие 20-40% годового улова; виды средней численности – от 10 до 20% годового улова; малочисленные виды – от 2-3 до 10% годового улова; весьма малочисленные виды – не менее 2% годового улова (сюда относятся, прежде всего, долговечные или крупные по размерам виды).

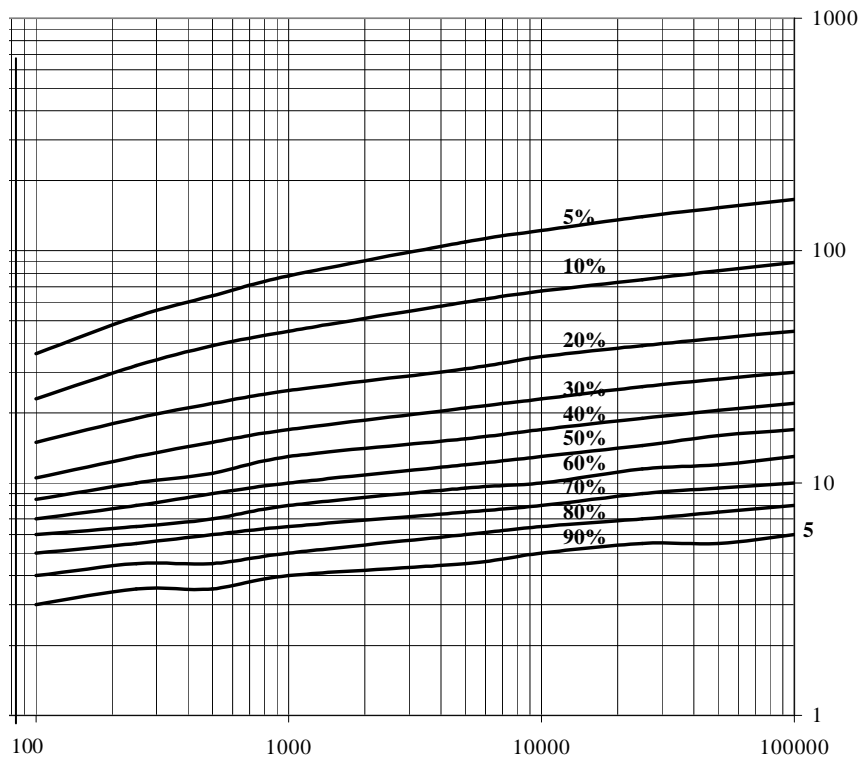


Рис. 55. Логарифмическая номограмма для определения теоретического (экспоненциального) предельного возраста рыбы и соответствующего ему годового наименьшего показателя естественной смертности в средних возрастах, % (ордината – возраст в годах; абсцисса – число рыб в «средних» пробах и в «группах относительной численности по биомассе»).

У долговечных видов темпы естественной смертности в течение длительного времени постоянны и возрастают лишь к старости. У видов с кратким жизненным циклом возрастание смертности начинается раньше и постоянно прогрессирует с возрастом.

Таким образом, при определении коэффициента естественной смертности задача заключается в установлении «естественного предельного возраста».

та», что возможно по литературным данным, например, по фактам поимки редчайших по размерам и возрасту экземпляров; большую ценность могут представить данные археологических раскопок; материалы исследований заведомо девственных водоемов, где предельные возрасты могут быть установлены непосредственными наблюдениями; при стабилизовавшемся промысле - теоретическими расчетами на основании вполне репрезентативных проб из промысловых уловов по таблице Ф.И. Баранова, дополненной П.В. Тюриным столбцами средних проб в 5 тыс., 10 тыс., 25 тыс., 50 тыс. и 100 тыс. экз.; в случае прекращения рыболовства (как это бывает во время войны или по другим причинам) могут быть получены данные о предельных возрастах рыб, жизненный цикл которых не превышает периода запуска.

В настоящее время коэффициент естественной смертности у рыб определяют по уловам тралов (Томпсон, 1930; Рессел, 1942; Сечин, 1986), по результатам мечения (Риккер, 1945), математическими и графическими методами (Бивертон и Холт, 1958, 1959; Алверсон-Карни, 1975; Рихтер и Ефанов, 1977) и др.

Согласно методу В.А. Рихтера и В.Н. Ефанова (1977), средняя величина естественной смертности (M) связана со временем массового созревания (t) эмпирической зависимостью (61):

$$M = \frac{1,521}{t \cdot 0,720} - 0,155, \quad (61)$$

где t – одна четвертая предельного возраста.

По методу Алверсона-Карни (1975) коэффициент естественной смертности определяется по формуле (62):

$$M = \frac{3K}{e^{TK} - 1}, \quad (62)$$

где T – время кульминации биомассы поколения

K – коэффициент катаболизма в уравнении роста рыб Бергаланфи

(63)

$$L_t = L_\infty \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (63)$$

где L_∞ – предельный размер рыбы;

k – константа (скорость достижения этого размера);

t_0 – предельный возраст рыб;

e – основание натурального логарифма (2,72).

$$k = \frac{L_\infty - L_t}{L_\infty};$$

Наименьшие промысловые размеры определяют по кульминации ихтиомассы популяции, найденной с учетом коэффициента естественной смертности. При этом возрастные группы, при которых ихтиомасса имеет

высшие показатели, должны вступать в нормальную промысловую эксплуатацию.

Пример 1 предлагаемого метода (русский осетр) (табл. 36). По данным Л.С. Берга (1948), в дельте р. Волга встречались осетры в возрасте от 10 до 35 лет, однако в Дагестане попадались осетры возрастом до 46 лет. Этому возрасту соответствует цифра 45 лет и ряд с коэффициентом общей смертности 10%. Так как русского осетра следует отнести к видам весьма малочисленным, то далее мы пользуемся уже столбцом для 5000 экз., где находим (в той же строке), что осетр мог бы дожить до 60 лет. Далее мы допускаем, что такие возрасты встречались бы в девственных водоемах единично в каждой тысяче экземпляров. В таком случае вероятный коэффициент естественной смертности (по расчетному столбцу из 1000 экз., против цифры 60 лет, которую в данном случае находят путем интерполяции) определяется равным 7%.

Таблица 36

Определение возраста каспийского осетра,
соответствующего его наименьшему промысловому размеру

Возраст, годы	Исходная численность по возрастам, шт.	Гибель при естественной смертности	Длина абсолютная, см	Масса 1 экз., кг	Масса возрастной группы, кг
2	1000	70	43	0,65	650
3	930	65	56	1,3	1210
4	865	61	64	1,9	1645
5	804	56	71	2,5	2010'
6	748	52	78	3,45	2580
7	696	49	83	4,0	2780
8	647	45	89	5,0	3230
9	602	42	93	5,6	3370
10	560	39	100	6,8	3810
11	521	36	107	8,1	4220
12	485	34	115	9,3	4510
13	451	32	120	11,1	5000
14	419	29	125	12,8	5360
15	390	27	139	14,2	5540
16	363	25	нет свед.	15,3	5550
17	338	24	» »	16,5	5580
18	314	22	» »	17,8	5580
19	292	20	» »	19,2	5600
20	272	19	» »	20,7	5630
21	253	18	» »	21,0	5300
22	235	–	» »	21,4	5030

Определив коэффициент естественной смертности и зная весовой рост

осетра по возрастным группам, нетрудно рассчитать, как нарастает ихтиомасса по возрастам, и решить вопрос, до какого возраста следует охранять молодые возрастные группы от преждевременного вылова. Эти расчеты приведены в табл. 35.

При подобных расчетах удобнее всего исходить из 1000 экз. и счет начинать с двухгодовалого возраста, учитывая, что в первые два года коэффициент естественной смертности более высок. Данные таблицы свидетельствуют, что у каспийского осетра, несмотря на убыль популяции от естественных причин, ихтиомасса неуклонно возрастает до 20-летнего возраста, после чего начинает падать. Кульминация ихтиомассы в популяции приходится на возрасты 17-20 лет; эти возрастные группы и должны вступить в нормальную эксплуатацию.

Половая зрелость самцов наступает в возрасте 8-14 лет, у самок – в возрасте 14-20 лет. Наименьший промысловый размер должен соответствовать возрасту 17 лет, когда абсолютная длина равна примерно 135 см. При такой длине самцы половозрелы все, а самки – в большинстве.

При определении наименьших промысловых размеров хищников необходимо учитывать повышение показателя кормового коэффициента с возрастом. Эта закономерность в известной мере свойственна и мирным рыбам, у которых она компенсируется повышением качества и стоимости рыбной продукции. Но у хищников при переводе на первопищу кормовые коэффициенты возрастают до весьма больших величин. Так по Карзинкину, у молоди щуки, потребляющей три весовых единицы плотвы, в трех-четырёхлетнем возрасте этот показатель возрастает до 5 единиц.

Ихтиомасса щуки бурно возрастает с возрастом, кульминация ихтиомассы падает на 7-8 годовалые группы. Учитывая резкое возрастание показателя кормового коэффициента щуки с возрастом, целесообразно ловить щуку с трехгодовалого возраста, т.е. на 4 года раньше достижения кульминации ихтиомассы (табл. 37).

Таблица 37

Определение возраста щуки, соответствующего ее наименьшим промысловым размерам в оз. Ильмень

Возраст, годы	Исходная численность по возрастам, шт.	Гибель от естественной смертности 28%, шт.	Длина без С, см	Масса 1 экз., г	Масса возрастной группы. Кг
1	2	3	4	5	6
2	1000	280	30	240	240
3	720	202	44	820	590
4	518	145	49	1080	560
5	373	104	55	1600	597
6	269	75	61	2340	630
7	194	54	73	3690	715
8	140	39	81	5070	710
9	101	28	88	6440	650

1	2	3	4	5	6
10	73	20	90	7550	550
11	53	15	95	8500	450
12	38	11	1000	10000	380

Половой зрелости щука достигает в 3-4 года, следовательно, наименьший промысловый размер должен соответствовать возрасту первой половой зрелости.

Коэффициенты естественной смертности весьма различны и связаны с длительностью жизни особей в популяциях видов. В данном отношении рыб можно разделить на три основные группы.

К первой группе относятся весьма долговечные рыбы с поздним наступлением половой зрелости. Живут свыше 30 лет. Коэффициент естественной смертности низкий (16%). Кульминация нарастания ихтиомассы (с учетом естественной смертности) наступает при массовой половой зрелости вида (осетр), иногда позднее (стерлядь). Коэффициент вылова выше коэффициента естественной смертности. Поэтому ограничения в промысле обязательны: главные из них: а) лимитирование улова; б) охрана нерестилищ и пропуск на них достаточного количества производителей; в) охрана от преждевременного вылова молодых возрастных групп путем установления наименьших промысловых размеров, соответствующих возрасту наступления массовой половозрелости вида.

Ко второй группе принадлежат рыбы со средней продолжительностью жизни в пределах 15-25 лет, массовая половозрелость наступает в возрасте (4) 5-7 (8) лет. Коэффициент естественной смертности от 20 до 35%. Кульминация нарастания ихтиомассы у одних видов совпадает с возрастом массовой половозрелости (судак, лещ) или даже превышает его (щука), у других видов – при достижении лишь начального полового созревания (сиговые); коэффициенты вылова рыб равны или превышают коэффициенты их естественной смертности. Поэтому на промысел ценных видов рыб этой группы должны существовать такие же ограничения, какие указаны в отношении рыб первой группы.

Наименьшие промысловые размеры мирных видов данной группы должны примерно на один год предшествовать возрасту, при котором вид достигает наивысших показателей ихтиомассы. У хищных рыб этой группы должно учитываться увеличение показателя КК (кормового коэффициента) с возрастом. Поэтому их наименьшие промысловые размеры должны соответствовать возрасту, на 2-4 года, предшествующему достижению кульминации ихтиомассы.

К третьей группе относятся виды с очень коротким жизненным циклом, скороспелые. Живут обычно от 3 до 10-13 лет. Половой зрелости достигают в возрасте 1-3 лет. Коэффициент естественной смертности очень высок (90-40%), поэтому кульминация нарастания ихтиомассы происходит на первом (снеток, тугун) или втором-третьем (мелкая ряпушка, салака) годах жизни. В

эту группу, кроме снетка, тугуна, ряпушки, салаки, могут быть отнесены такие широко распространенные виды, как ерш, окунь, плотва, уклея и многие другие малоценные виды, обычно многочисленны. Коэффициент вылова обычно ниже коэффициентов их естественной смертности. В связи с этим промысел на них может быть повышен путем изъятия части популяции, которая неизбежно погибает в результате естественной смертности.

В отношении ценных видов рыб этой группы целесообразно установить сроки или участки лова, ограничивающие или запрещающие лов нерестовой или истощенной и некондиционной рыбы, а также наименьшие размеры ячеи в орудиях лова, отсеивающие, если это необходимо, первую возрастную группу.

О взаимосвязи между коэффициентом вылова и коэффициентом естественной смертности. При рассмотрении зависимости коэффициента естественной смертности ($K_{e.c.m.}$) от коэффициента вылова ($K_{выл.}$) возникают следующие вопросы:

а) существует ли такая зависимость вообще, так как регуляторные приспособления популяции могут компенсировать влияние промысла, как и влияние хищников, ускорением темпа роста, более ранним созреванием и повышением плодовитости;

б) если же зависимость $K_{e.c.m.}$ от $K_{выл.}$ существует, то каково количественное выражение этой зависимости?

В отношении последнего вопроса могут быть высказаны следующие соображения.

У видов, жизненный цикл которых равен одному году, т.е. $K_{e.c.m.}$ равен 100%, этот коэффициент, естественно путем прямого изъятия части популяции промыслом снижается на такой процент, который представляет собой сам вылов. У видов средней долговечности нельзя себе представить такого положения, что повышение коэффициента вылова, допустим на 10%, снижало бы коэффициент естественной смертности на те же 10%. В действительности это снижение может быть пропорционально корням с последовательно возрастающими степенями в зависимости от долговечности вида.

$$\text{То есть } \Delta K = \frac{K_{e.c.m.} \cdot K_{выл.}}{100} \quad (\text{поправочный коэффициент, или коэффициент взаимного влияния}).$$

Уточненный коэффициент естественной смертности – $M - \Delta K$ и уточненный коэффициент вылова – $F + \Delta K$.

По Ю.Т. Сечину (1990) ΔK можно определить по таблице 38.

Таблица 38

Значения ΔK

φ_z	φ_m^r								
	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0,1	0								
0,2	0,01	0							

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0,4	0,02	0,03	0,02	0					
0,5	0,02	0,04	0,04	0,03	0				
0,6	0,03	0,05	0,07	0,07	0,05	0			
0,7	0,04	0,07	0,09	0,10	0,10	0,07	0		
0,8	0,05	0,09	0,12	0,15	0,16	0,15	0,10	0	
0,9	0,06	0,11	0,16	0,20	0,23	0,24	0,23	0,17	0

У весьма долговечных и обычно весьма малочисленных видов, например у осетровых, $\Delta K.e.c.m.$ вообще не может иметь места, т.е. равен нулю, так как видовая малочисленность этих рыб обусловлена комплексом настолько сильных ограничивающих факторов, что даже относительно невысокий коэффициент вылова вызывает уже сокращение численности популяции на длительное время.

О практическом значении установления промысловой меры на рыб. Какой экономический эффект дает правильное установление наименьших промысловых размеров ценных рыб? Методика расчета показана при вылове леща с трехлетнего возраста, в других столбцах приведены только конечные результаты (табл. 39).

Из материалов таблицы 39 видно, что наибольший улов получается при установлении наименьшей промысловой меры, соответствующей возрасту 7 лет. Начинать промысел с рыб меньших возрастов невыгодно, так как это снижает вылов на 20%, ухудшает качество продукции, сокращает возрастной ряд и тем самым резко уменьшает воспроизводительную способность стада. Не дает увеличение вылова и завышение наименьших промысловых размеров.

Таблица 39

Сравнение размеров вылова леща в оз. Ильмень при одних и тех же коэффициентах естественной смертности и вылова, но разной возрастной структуры уловов

Возраст, годы	Масса одного экземпляра, г	Вылов с трех лет				Вылов в кг (при $K.e.c.m.=22\%$ и $K.выл.=22\%$)			
		исходная численность по возрастным группам, шт.	гибель, шт. при $K.e.c.=$	вылов при $Kв=22\%$		с 5-ти летнего возраста	с 7-ти летнего возраста	с 8-ти летнего возраста	с 9-ти летнего возраста
				шт.	кг				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	45	1000	220						
3	130	780	172	172	22				
4	210	436	96	96	20				
5	300	244	54	54	16	31			
6	410	136	30	30	12	24			

Продолжение таблицы 39

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
7	590	76	17	17	10	19	38		
8	800	42	9	9	7,2	14	28	39	-
9	1000	24	5	5	5	11	20	28	39
10	1250	14	3	3	3,8	7,5	14	20	27
11	1480	8	2	2	3	4,5	9	13	18
12	1800	4	1	1	1,8	3,6	7,2	9	13
13	2200	2	-	-	-	2,2	4,4	4,4	9
14	2600	1	-	-	-	-	2,6	3,2	3,2
15	3000	-	-	-	-	-	-	3	3
Всего					101	117	123	119	114

Об оптимальном коэффициенте вылова. При каком коэффициенте вылова получается наибольший экономический эффект, имея при этом ввиду наиболее высокие и устойчивые уловы высококачественной рыбы при непрерывном пополнении популяции новыми поколениями (табл. 40).

Таблица 40

Оптимальный коэффициент вылова

Показатель	Коэффициент вылова					
	22%	30%	40%	50%	60%	70%
Вылов, кг	123	131	132	133	133	133
Последняя возрастная группа в остающейся части популяции (в количестве 1 экз.), годы	16	15	13	12	11	10
Количество производителей и остающейся части популяции, экз.	368	266	179	111	65	26
Вылавливается, экз.	144	167	186	200	211	219

Таблица 40 показывает, что при коэффициентах вылова, значительно превышающих коэффициент естественной смертности, улов практически не увеличивается, вместе с тем, с возрастанием коэффициента вылова падает навеска вылавливаемой рыбы и весьма резко сокращается количество производителей и несомненно понижается их качество. То есть коэффициент вылова ценных видов рыб средней и высокой долговечности не должен превышать коэффициента их естественной смертности.

По-видимому, каждой отдельной популяции того или иного вида свойственен свой коэффициент естественной смертности и свой тип динамики нарастания ихтиомассы. При этом у видов с большим ареалом южные популяции имеют более высокие, а северные популяции более низкие коэффициенты естественной смертности. В связи с этим, должны быть различными и наименьшие промысловые размеры рыб.

В зависимости от колебаний численности популяции по годам в целом и по отдельным поколениям, а также обеспеченности их кормом темп роста у

рыб может меняться. В связи с этим, может меняться динамика нарастания ихтиомассы, возраст и размеры рыб при наступлении половой зрелости. Все это может обусловить изменение наименьших промысловых размеров в ту или другую сторону. Отсюда вытекает необходимость систематически контролировать установленные правилами рыболовства наименьшие размеры промысловых рыб.

О биологическом обосновании допустимого прилова молоди

Практически молодь рыб вылавливается в огромных количествах, во много раз превышающих установленные правилами рыболовства нормы. Происходит это во многих случаях потому, что лов ведется на местах нагула, где обитают и взрослые и младшие возрастные группы разных видов. По существу лов в таких районах должен быть запрещен.

Действующими правилами рыболовства разрешается прилов рыбы не промысловой меры: для неводов и ловушек не более 5%, а для остальных орудий лова не более 8% по счету от улова охраняемых рыб за притонение или переборку.

Что означает практически прилов (8%) молоди леща в оз. Ильмень (табл. 41) плавными двойками с законной ячеей 60 мм при наименьшем промысловом размере леща в 30 см. Этому размеру отвечает возраст 6,5 лет. Допустим, что коэффициент общей смертности леща в оз. Ильмень равен 50%. Это значит, что половина его стада не затрагивается промыслом. Допустим далее, что за один улов плавными двойками было добыто 400 лещей, из них мерных -300 от 7 лет и старше и 100 лещей 6 и 5 лет, то есть "незаконника". По существующим правилам такой прилов молоди считается незаконным и рыбаки должны быть привлечены к ответственности, хотя лов велся разрешенным орудием лова, но если посчитать гибель леща в результате естественной смертности, то увидим, что гибель пяти-шестилеток составляет 185 шт., тогда как гибель леща в возрасте 7-13 лет в том же ряду составляет 238 шт. Следовательно, 185 шт. пяти-шестилеток составляют 78% от 238 шт. старших возрастов, а от суммы (423) – 44%. Отсюда совершенно ясно, что указанный выше 25% прилов 5-6 летнего леща в плавные двойки в два раза меньше естественной смертности и поэтому никакой опасности не представляет.

Таблица 41

Предел допустимого прилова леща оз. Ильмень (Тюрин, 1967)

Возраст	Исходная численность, шт.	Гибель от естественной смертности 22%, шт.	Вылов 18%, шт.	Масса одного экземпляра, г	Масса улова, кг
1	2	3	4	5	6
Молодь					
1+	1000	220	-	-	-
2+	780	172	-	-	-

Продолжение таблицы 41

1	2	3	4	5	6
3+	608	134	-	-	-
4+	474	104	23	300	6,9
5+	370	81	45	424	19,0
Итого	-	711	68	-	25,9
Merный лещ					
6+	289	64	52	703	36,6
7+	225	49	41	1015	41,6
8+	176	39	32	1235	39,5
9+	137	30	25	1400	35,0
10+	107	24	19	1630	31,0
11+	83	18	15	2100	31,0
12+	65	14	12	2700	32,4
13+	51	11	9	3000	27,4
Итого	-	249	205	-	274,6
Всего	-	960	273	1100	300,5

Биологическая основа разрешенного прилова молоди состоит в том, чтобы процент прилова молоди (по счету) исходил из коэффициента естественной смертности охраняемого вида. В том случае, когда вид малочисленен, процент прилова молоди (по счету), допустимый в размере коэффициента естественной смертности охраняемого вида. Если вид многочислен и занимает в уловах устойчивое положение в течение ряда лет, процент допустимого прилова может быть равным полуторному или удвоенному коэффициенту естественной смертности охраняемого вида. В отношении весьма малочисленных и особо ценных видов (осетровых) необходимо сделать исключение, а именно запретить всякий прилов, а в случае поимки молоди требовать выпуска ее обратно в воду. В заключение в целях общей ориентировки предлагаем табл. 42 для примерного установления допустимых процентов прилова молоди.

Таблица 42

Допустимые приловы на рыбу промысловой меры (Тюрин, 1962)

Группа рыбы	Предельный возраст, годы	Коэффициент естественной смертности, %	Допустимый процент прилова молоди (по счету) от улова охраняемой рыбы	
			малочисленные (менее 10% в годовом улове)	многочисленные виды (более 25% в годовом улове)
1	2	3	4	5
Весьма долговечные и позднеспелые	100	<5	Подлежат обратному выпуску в воду	
	60	7		
	35	13		
Средней долговечности	30	16	16	30
	25	20	20	40
	20	25	25	50
	15	35	35	70

Продолжение таблицы 42

1	2	3	4	5
С кратким периодом жизни, скороспелые	13 10 8 5 4 3	40 50 60 80 90 >90	Ограничению в отношении прилова молоди подлежат только неполовозрелые рыбы	

Контрольные вопросы и задания

1. Естественная смертность и методы ее определения.
2. Промысловая смертность и методы ее определения.
3. Общая смертность и методы ее определения.
4. Промысловая мера и способы ее определения.
5. Допустимый прилов молоди и его биологическое обоснование.

Х. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

При популяционных исследованиях и для распознавания таксономических групп рыб в современной ихтиологии используется несколько методов, в том числе вариационно-статистический, цитогенетический, генетико-биохимический и популяционно-фенетический.

Вариационно-статистический метод

Достаточно надежным средством для распознавания таксономических групп рыб является вариационно-статистический метод, включающий описательную характеристику рыб и математическую оценку каждого признака (Аббакумов, 1997; Кириллов, 2002).

Методы вариационной статистики освещены в руководствах и учебниках (Майр и др., 1956; Майр, 1971; Плохинский, 1980; Андреев и Решетников, 1977; Снедекор, 1961; и др.), которыми пользуются отечественные ихтиологи. Этими методами можно характеризовать любую выборку (группу рыб) по основным статистическим показателям, используя метод случайного отбора рыб для биологического анализа.

Обычно, если материала достаточно, анализируют однородные выборки, включающие 50 экз. Такой объем позволяет получить достоверные статистические показатели биологических характеристик при заданном уровне значимости, достаточно обоснованно оценить общую изменчивость вида, а также выяснить природу и степень внутри- и межпопуляционной его изменчивости.

Первоначальная интерпретация исходной цифровой информации сводится к изучению распределения признака в выборке, построению вариационных рядов, определению величины классового промежутка и частоты встречаемости особей по каждому классу и по каждому признаку.

Построение вариационных рядов и анализ кривых распределений позволяет лучше увидеть свой материал и оценить его биологическую сущность.

Построение простых кривых распределения общеизвестно. Обычно по оси абсцисс откладываются абсолютные показатели признака, по оси координат - относительные (встречаемость этого признака в %).

Когда вариационная кривая имеет не одну, а, например две-три вершины, можно предположить, что исследуемый материал представляет собой генетически неоднородную группу особей. Анализ кривых распределения признака всегда полезен как контроль математической оценки результатов измерений.

В биологических исследованиях для статистической обработки большой исходной цифровой информации применяются математические формулы, которые являются алгоритмами многих программ, разрабатываемых ЭВМ разных систем.

Для оценки степени сходства двух и более популяций рыб применяется показатель трансгрессии, который выражает долю перекрывающихся наблю-

дений в сумме обоих распределений при попарном сравнении морфологических признаков у одновозрастных выборок.

Изучению достоверности различий двух или нескольких выборок в последнее время придается большое значение, поскольку не выработана единая оценка достоверности различий между выборками, а это осложняет сравнение литературных материалов разных авторов и использование их в таксономических работах.

Критерии M_{diff} (Правдин, 1966), которым пользовались отечественные ихтиологи много лет, становится неубедительным, так как применяется в основном только для проверки гипотезы о равенстве средних значений признака в двух выборках и не может быть использован в качестве показателя таксономической близости или расхождения (Андреев, Решетников, 1977). Поэтому при выборе оценки достоверности различий между выборками рассмотрен ряд параметрических критериев: критерий Стьюдента, *HCP* или *LSD* (наименьшая существенная разность), и коэффициент различия *CD*. Все эти критерии имеют существенные недостатки, поскольку ни один из них не может охарактеризовать границу генеральной средней для данной выборки.

Критерий Стьюдента (t_{st}) является традиционным - им пользуются многие авторы. Критерий рассчитывается по формуле (64):

$$t_n = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \quad (64)$$

или (согласно обозначениям статистических показателей, применяемых нами):

$$t_n = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{S_1^2 + S_2^2}},$$

где M_1 и M_2 или \bar{x}_1 и \bar{x}_2 – средние значения признака;

m_1^2 и m_2^2 или S_1^2 и S_2^2 – квадраты стандартной ошибки (или ошибки средней).

Критерий Стьюдента только показывает, существуют ли различия между двумя вариантами (выборками), но не оценивает величины различий и не определяет их границ.

Наименьшая существенная разность (*HCP*), определяемая по формуле

$\bar{Sx} \cdot tp \cdot \sqrt{2}$, где Sx - стандартная ошибка, tp - критерий Стьюдента при заданной вероятности, оценивает только разницу между средними.

Факторный анализ одновременно оценивает дисперсию или разброс, многих признаков, или объектов и, концентрируя информацию большого числа признаков в нескольких факторах, существенно облегчает решение проблем классификации. Используя факторный анализ, можно отделить существенные признаки от несущественных, определить их информативность, взаимосвязь и заменяемость, количественно охарактеризовать диагностиче-

скую ценность и т. д.

Факторный анализ практически реализуют только с помощью ЭВМ. Коэффициент различия (*coefficient of difference, CD*) представляет собой отношение разности средних к сумме стандартных (среднеквадратических) отклонений выборок и определяется по формуле (65):

$$CD = \frac{M_1 - M_2}{\delta_1 + \delta_2} \geq 1,28 \quad (65)$$

или (согласно нашим обозначениям средних и стандартных отклонений):

$$CD = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{S_1 + S_2} \geq 1,28,$$

где M_1 и M_2 или \bar{x}_1 и \bar{x}_2 – средние значения признаков двух сравниваемых выборок;

δ_1 и δ_2 или S_1 и S_2 – стандартные (среднеквадратические) отклонения этих признаков;

1,28 – принятый показатель подвидового различия.

Коэффициент различия в отличие от критерия Стьюдента (t_{st}) оценивает величину различия, а поэтому широко применяется в популяционных исследованиях. Сейчас принято считать выделение подвида оправданным при CD более 1,28 и, вероятно, не менее 1,5.

Для более строгой и точной оценки существенности различий между выборками и установления границ генеральной средней по изучаемым признакам используется доверительный интервал, который рассчитывается по формуле (66):

$$\mu = \bar{x} \pm S_i \times t_p, \quad (66)$$

где μ – средняя генеральной совокупности;

\bar{x} – средняя выборки;

S_i – стандартная ошибка;

t_p – критерий Стьюдента при заданной вероятности и в соответствии со степенями свободы.

Средние значения признаков и границы доверительных интервалов генеральной средней позволяют более точно определить значения каждого признака в отдельности и выявить достоверные различия между выборками по изучаемым признакам. Именно эти показатели наряду с другими статистическими показателями могут быть в комплексе использованы в качестве критериев для выявления информативных таксономических критериев для выявления информативных таксономических признаков, характеризующих морфологическую специфику вида при изучении систематики рыб.

Имея натуральный материал и зная математическое обеспечение, составляются компьютерные программы для статистической обработки. Окончатель-

ный этап работы заключается в научной интерпретации полученных данных.

Цитогенетический метод (цит. по А.Н. Макоедову)

Как известно, термин «кариотип» предложил отечественный цитолог и ботаник Г. А. Левитский, опубликовав в 1931 г. работу «Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике». Макоедов А.Н.(1999) на основании собственных и литературных данных высказал мысль, что эволюция организмов обычно идет двумя путями. В первом случае кариотип может оставаться практически неизменным у сильно дивергировавших групп. Во втором, существенные кариологические отличия могут проявляться у близких видов. По мере развития техники кариотипирования и расширения работ в этом направлении стало ясно, что в эволюционных преобразованиях хромосомного набора определяющее значение имеет наличие системы запретов и разрешений на те или иные типы хромосомных перестроек (White, 1973; Викторовский, 1978). Исследования последних лет еще раз показали, что кариотип в ряде случаев может выступать интегрирующим признаком для целых родов и даже семейств (Анбиндер, 1980, Васильев, 1985; Макоедов, 1987а, 1999). Известны примеры противоположных ситуаций, когда внутри родов (например, *Oncorhynchus*) виды четко дифференцированы по кариологическим признакам.

До сих пор остается дискуссионным вопрос о селективной значимости наблюдаемых изменений хромосомных наборов. Часть авторов придерживается мнения о том, что кариотип выступает как автономная система, не подверженная непосредственному адаптивному воздействию факторов среды (Воронцов, 1958; Орлов, 1974; Викторовский, 1978). В ряде публикаций, напротив, содержатся предположения, согласно которым признаки кариотипа связаны со степенью специализации форм (Воронцов, 1966), с географической зональностью и некоторыми другими факторами среды (Никольский, Васильев, 1973; Васильев, 1985). При обсуждении упомянутой проблемы речь обычно идет о таких признаках кариотипа, как число хромосом и количество хромосомных плеч. Тем не менее, есть основания полагать, что интерес к данному вопросу проявится с новой силой по мере накопления сведений, полученных с использованием методик дифференциального окрашивания хромосом. По крайней мере, установлено, что у некоторых видов гетерохроматиновые районы полиморфны (Craig-Holmes et al., 1971; Chen, Ruddle, 1971; Shaw, 1971; Дыбан, Удалова, 1974; Yosida, 1977; MacGregor, Homer, 1980). Это, в свою очередь, может приводить к изменчивости положения хиазм, а, следовательно, и точек рекомбинаций. Высказано предположение, что изменения, вызываемые преобразованиями генома в результате перераспределения хиазм и рекомбинаций генов, могут в большей мере влиять на изменчивость особей в популяции, чем мутационный процесс (Прокофьева-Бельговская, 1986). Различие в содержании гетерохроматина в гетерохроматических районах хромосом, как следует из цитируемой работы, носит отчетливый приспособительный характер.

В основном эволюция кариотипа может идти двумя путями. Во-первых, за счет уменьшения или увеличения количества хромосом в наборе при неизменном числе хромосомных плеч. Во-вторых, за счет увеличения или уменьшения числа хромосомных плеч при постоянстве числа хромосом. Надо отметить, что в действительности эти тенденции в различной степени дополняют друг друга в ходе эволюции хромосомных наборов той или иной группы. Одним из наиболее распространенных механизмов эволюционных изменений кариотипа являются робертсоновские преобразования. В общем виде процесс можно изобразить как $A+A=M$. То есть, две акроцентрические (одноплечие) хромосомы, соединяясь своими центромерными участками, формируют одну двуплечую (метацентрическую) хромосому, или одна двуплечая хромосома разделяется на две акроцентрические. Представления о самом механизме этих процессов долгое время были весьма противоречивыми, так как отсутствовали данные о способности центромеры к разрывам или слияниям без потери ее активности. Поэтому некоторые исследователи считали, что разделению двуплечих хромосом должно было предшествовать появление в наборе сверхкомплектной хромосомы (Навашин, Чуксанова, 1970; White, 1973). С другой стороны, достаточно распространенным стало мнение (Викторовский, 1978) о том, что перестройки, ведущие к образованию метацентрических хромосом, происходят в эволюции сравнительно легко, так как для этого не требуется возникновения центромер *de novo* (Навашин, 1985). Более детальное обсуждение возможных эволюционных преобразований кариотипа, связанных с робертсоновским процессом, выходит за рамки данной работы. По этому вопросу существуют специальные публикации (Hsu, Mead, 1969; Hsu et al., 1975; Раджабли, Графодатский, 1977; Сафронова, Лемин, 1978; Раджабли и др., 1979; Демин и др., 1984).

Кроме робертсоновских преобразований, изменение кариотипа может идти за счет теломерных соединений хромосом. Как показали исследования, выполненные на млекопитающих (Hsu et al., 1975), хромосомы могут соединяться не только своими теломерными концами, но и теломерными концами с центромерными участками. В результате таких перестроек не было обнаружено утери каких-либо сегментов (Therman et al., 1974), а вновь возникшая хромосома в большинстве случаев имела лишь одну центрическую перетяжку. Однако в некоторых клетках такая хромосома оказывалась дицентрической (Прокофьева-Бельговская, 1986). Теломерные соединения хромосом могут вызывать различные варианты изменений, происходящих в процессе эволюции кариотипа: изменение числа и морфологии хромосом, изменение количества хромосомных плеч. Число плеч может изменяться также за счет перичцентрических инверсий.

Выше были перечислены основные механизмы эволюционных преобразований кариотипа, которые обуславливают лишь перераспределение хромосомного материала и не связаны с нарушением генетического баланса. Тем не менее, существует ряд публикаций, в которых исследователи объясняют те или иные изменения кариотипа элиминациями хромосом или целых групп хромосом. Достаточно сослаться лишь на некоторые работы по кариологии

лососевидных рыб (Баршене, 1980; Горшкова, 1980; Черненко, 1980; Северин, 1986). Высказаны предположения о наличии у данной группы рыб неких уникальных механизмов, обуславливающих эволюционные преобразования кариотипа, что, по мнению некоторых авторов (Митрофанов, 1983), отличает лососевидных от других рыб. Не прибегая к подробному анализу упомянутых точек зрения, следует все-таки заметить, что в основе таких рассуждений лежат данные, полученные с использованием недостаточно совершенных методик тотального окрашивания хромосом.

Обсуждая вопрос об эволюционных преобразованиях кариотипа, невозможно оставить без внимания проблему хромосомной изменчивости на видовом и популяционном уровнях. Для некоторых видов доказано, что в клетках, связанных общностью своего происхождения, относительное расположение хромосом не случайно. Более того, каждая хромосома устойчиво сохраняет свое положение относительно прочих не только в метафазе, но и в промежутках между делениями. Вне зависимости от убедительности той или иной модели, объясняющей порядок расположения хромосом (Щапова, 1969; Беннет, 1986), можно с достаточной уверенностью считать, что высокоупорядоченное относительное расположение каждой хромосомы в гаплоидном геноме определяется, прежде всего, размером ее плеч. Полиморфизм допустим, но в пределах правил, которым подчинен общий порядок (Беннет, 1986). Можно заметить, что все изменения, связанные с робертсоновскими перестройками и перичентрическими инверсиями (то есть те, которые выявляются при тотальном окрашивании хромосом), в эти правила не укладываются. Отсюда следовало бы ожидать, что случаи полиморфизма по робертсоновским слияниям-разделениям и перичентрическим инверсиям на видовом и популяционном уровнях должны встречаться довольно редко. По-видимому, так оно и есть. Во всяком случае, В.П. Васильев (1985) считает, что хромосомный полиморфизм доказан лишь у 12 видов рыб из почти 1400 исследованных кариологически к середине 80-х годов. Достаточно надежным заключением о распространении хромосомного полиморфизма у рыб должен предшествовать тщательный критический анализ опубликованного первичного материала, то есть фотографий метафазных пластинок.

Кроме того, нельзя не учитывать, что отклонения количества хромосом на получаемых метафазных пластинках от модального значения могут быть обусловлены влиянием используемых методик. В частности, известно, что под воздействием колхицина возможны отставания в ходе митоза отдельных хромосом или их групп (Залкинд, 1966). К тому же, не исключена возможность неравномерного перехода хромосом из метафазы в анафазу (Босток, Самнер, 1981), а также гетероцикличность родительских хромосом (Прокофьева-Бельговская, 1946). В том случае, если продвижение хромосом в митотическом цикле асинхронно, на разных метафазных пластинках может быть зафиксировано различное количество хромосом. При опережающем переходе в анафазу части двуплечих хромосом на фоне неизменного числа плеч будет отмечено увеличение числа хромосом. В такой ситуации довольно легко сделать ошибочные заключения о полиморфизме по центрическим слия-

ниям Если же в первую очередь расхождение к полюсам начнут одноплечие хромосомы, то на фиксированных метафазных пластинках измененным кажется и число хромосомных плеч. Каков бы ни был генезис асинхронности в митотическом цикле, следует ожидать большую выраженность вызванных ею изменений числа и морфологии элементов у многохромосомных объектов. На метафазных пластинках, полученных с использованием колхициновых методик, асинхронность будет проявляться лишь в период начала расхождения к полюсам делящейся клетки самых «быстрых» хромосом. В принципе, нельзя, конечно, исключить, что асинхронность находится под контролем определенных генов. Если это так, то речь может идти о полиморфизме именно по моменту разделения тех или иных хромосом, что вряд ли тождественно отмеченному в упомянутых выше работах полиморфизму по числу хромосом и хромосомных плеч. Однако в любом случае предполагаемая асинхронность представляется вполне вероятной, так как она дает удовлетворительное объяснение многим наблюдаемым изменениям кариотипа, не вступая в противоречия с представлениями о сбалансированности генома.

Из всего изложенного выше становится понятно, какие разнообразные препятствия стоят на пути возникновения и выявления любых изменений кариотипа. Отсюда очевидна и та сложность, с которой сталкивается исследователь при решении вопроса о наличии или отсутствии цитогенетических различий между особями, популяциями, кариологически близкими видами. Кроме отсутствия отчетливых представлений о многих особенностях митотического цикла, всегда следует учитывать реально существующую ошибку метода. Понятно, что величина такой ошибки зависит от количества хромосом в кариотипах интересующих объектов и качества получаемых препаратов. В то же время вряд ли следует отрицать саму возможность существования изменчивости в пределах популяции или вида. Наиболее безупречными доказательствами здесь пока являются примеры описания полиморфизма по числу добавочных хромосом (Hafez et al., 1981; Pauls, Bertollo, 1983; Falcao et al., 1984; Фролов, 1986а, б). Кроме того, хромосомная изменчивость может быть обусловлена различиями между полами (Uyeno, Miller, 1971, 1972; Thorgaard, 1978, 1983; Bertollo et al., 1983; Pezold, 1984; Фролов, 1991, 1997) или являться отражением эффекта расширения генотипического разнообразия на ранних стадиях онтогенеза (Животовский, 1984). Можно также согласиться с мнением С. В. Фролова (1988), который считает, что у лососевидных рыб встречаются еще два типа хромосомной изменчивости: робертсоновский полиморфизм и изменчивость размеров ядрышкообразующих районов хромосом. Вероятно, именно перечисленные типы определяют как хромосомный полиморфизм у лососевидных, так и являются наиболее распространенными в процессе эволюции этой группы рыб.

Отловленной рыбе производили инъекцию 0,5%-ного раствора колхицина в мышцу спины и выдерживали в живом виде от 6 до 12 часов. Затем рыбу забивали и обескровливали. Извлекали надпочечник и жаберные лепестки. Эти ткани гипотонировали либо в 0,9%-ном растворе трехзамещенного цитрата натрия, либо в дистиллированной воде. Среднее время гипотонирования

для жаберных лепестков – 20-30 минут, для кусочков надпочечника – 45-60 минут. После этого материал помещали в фиксатор, состоящий из трех частей 96%-ного этилового спирта и одной части ледяной уксусной кислоты.

При изготовлении давленных препаратов на покровных стеклах окраску обычно проводили 2%-ным раствором орсеина в 60%-ной уксусной кислоте с последующим проведением через изобутиловый спирт и ксилол. Затем подсушенные препараты заключали в канадский бальзам. Материал, нанесенный на предметные стекла, окрашивали азур-эозином по Романовскому, следуя методике, подробно изложенной в работе Д. Хаймена и А. Полдинга (1976). Поиск метафаз производили под микроскопом. Большинство исследованных нами рыб имели, как правило, очень низкую митотическую активность в клетках жаберного эпителия и надпочечника. Отобранные для последующего анализа метафазные пластинки фотографировали на пленку «Микрат-300» или «Микрат-200». По изготовленным фотоотпечаткам проводили составление кариограмм, придерживаясь общепринятой классификации морфологических типов хромосом (Levan et al., 1964).

Генетико-биохимический метод

Начальные этапы развития биохимической генетики связаны с работами, выполненными во второй половине 50-х годов нашего столетия (Smithies, 1955, Hunter, Markert, 1957; Meller, 1959). Именно тогда были разработаны способы, позволяющие проводить электрофоретическое разделение белков и гистохимическое окрашивание электрофореграмм. Был предложен новый метод, достаточно надежный, простой и пригодный для массовых анализов. Оказалось, что большинство ферментов (которые и являются основой для изучения генетической изменчивости хариусов в нашем случае) представлены у животных и растений несколькими формами, называемыми изозимами или изоферментами. По определению, изоферменты – это молекулярные формы ферментов, выявляемые у особей одного и того же вида, обладающие субстратной специфичностью, но различающиеся своей первичной структурой и физико-химическими свойствами, подвижностью в электрическом поле, сродством к субстрату и ингибиторам, термостабильностью и так далее (JUPAC - JUB ..., 1977). Современная трактовка изозимов подразумевает генетически обусловленные варианты ферментов, в отличие от ненаследуемых изменений белков – конформаций (Markert, 1975; Корочкин и др., 1977; Кирпичников, 1987). Кроме изоферментов, как известно, существуют белки, не обладающие ферментативной активностью. Аллельные варианты их называют обычно аллоформами. Использование электрофореза для выявления вариантов белков позволяет достаточно надежно определять гетерозиготы и гомозиготы в исследуемой выборке. К сожалению, не всегда просто на основе электрофореграмм идентифицировать генотипы. Затруднения обычно связаны с наличием нескольких конформационных состояний одного изозима. Весьма трудно поддаются расшифровке электрофореграммы, на которых зоны активности в гелях, соответствующие разным изозимам, сильно сближе-

ны или даже полностью совпадают. Наиболее эффективным способом, позволяющим выйти на определение генного контроля того или иного полиморфного фокуса, является гибридологический анализ. Для этого проводят скрещивание особей с различными белковыми фенотипами и последующее электрофоретическое исследование потомства.

Преимущества изучения генетической изменчивости, связанные с электрофоретическим разделением белков, привели к быстрому проникновению этого метода в популяционно-генетические исследования.

Собранный материал замораживали. Для электрофоретического анализа брали пробы белой скелетной мышцы, печени, сердца и глаза. Электрофорез проводили в полиакриламидном геле в камерах (системы Трувеллера и Неведова, 1964) с вертикальными блоками. Как основу использовали две основные методики: 1) диск-электрофорез (Davis, 1964), трис-НСI-буфер для разделяющего геля (рН=8,9); 2) трис-НСI-ЭДТА-боратная буферная система (рН=8,5) (Peacock et al., 1965). Хорошее разрешение большинство исследованных ферментативных систем давали в 7%-ном разделяющем геле. Для окраски использовали инкубационные смеси, согласно описаниям (Корочкин и др., 1977).

Таблица 43

Ферментные и неферментные белки различных форм хариусов

БЕЛКИ	КФ	Кол-во локусов	Формы		
			1	2	3
Лактатдегидрогеназа	1.1.1.27	1-3	+	+	+
Малатдегидрогеназа	1.1.1.37	2	+	+	+
Малик-энзим	1.1.1.40	2	+	+	-
α -глицерофосфатдегидрогеназа	1.1.1.8	1-3	+	+	+
β -фосфоглюконатдегидрогеназа	1.1.1.44	1	+	+	+
Изоцитратдегидрогеназа	1.1.1.42	2	+	-	+
Глутатионредуктаза	1.6.4.2	1	-	-	+
Супероксиддисмутаза	1.15.1.1	2	+	+	+
Аспаратаминотрансфераза	2.6.1.1	1	+	+	+
Глутаматпируваттрансаминаза	2.6.1.2	1	-•	-	+
Креатинкиназа	2.7.3.2	2	+	-	-
Фосфоглюкомутаза	2.7.5.1	1	+	+	+
Эстераза	3.1.1.-	1	+	+	+
Эстераза-D	3.1.1.-	1	+	+	+
Миогены		6-8	+	-	-
Общее количество исследованных локусов		27-30	25-28	13-16	19-21

Примечание: «+» – исследовано, «-» – не исследовано

Обозначения форм хариусов: 1 – восточносибирский, 2 – камчатский, 3 – амурский

Всего проанализировано 14 систем (от 7-ми до 13-ти у каждой из форм), которые кодируются 27-30 локусами. Сведения об изученных системах приведены в таблице 43. У части исследованных локусов, хотя и была выявлена

изменчивость, невозможно было определить однозначно ее генетический контроль. Поэтому такие локусы исключены при вычислении средней гетерозиготности. Для сравнения форм применены два варианта. В первом рассчитывали индекс сходства и критерий идентичности (Животовский, 1982, 1983), используя частоты полученных электрофоретических вариантов. Во втором определяли генетические расстояния (Nei, 1972; Ней, 1981), оперируя аллельными частотами.

При проведении генетико-биохимических исследований кеты использован материал из 17-ти локальных популяций (более 50-ти выборок); горбуши – из 14-ти (около 60-ти выборок); нерки - из пяти (семь выборок); симы – из одной (одна выборка). В общей сложности исследовано более 30-ти локусов.

Популяционно-фенетический метод

Фенетический подход заключается в выявлении и изучении дискретных вариаций любых признаков (морфологических, физиологических и т.д.), маркирующих своим присутствием генетические особенности разных групп особей внутри вида (Яблоков, Ларина, 1985). Роль фенетики популяций и связь ее с другими разделами популяционной биологии рассмотрены довольно подробно в специальной литературе. По определению, фены – это дискретные альтернативные вариации какого-то признака или свойства (Яблоков, 1980, 1982).

Более подробно все перечисленные методы излагаются в специальных руководствах (Аббакумов, 1997; Макоедов, 1999; Макоедов, Коротаева, 1999).

Контрольные вопросы и задания

1. Методы исследования популяций и таксономических групп.
2. Вариационно-статистический метод.
3. Цитогенетический метод.
4. Генетико-биохимический метод.
5. Популяционно-фенетический метод.

СПИСОК ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Аббакумов В.П. Методическое пособие по курсу «Методы рыбохозяйственных исследований», на тему «Типовая методика морфометрического анализа промысловых популяций некоторых видов в ареале». АГТУ, Астрахань, 1997.
- Аверинцев С.В. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. – М.: Пищепромиздат, 1948.
- Алеев В. Р. Угловой или переменный масштаб в применении к обратному расчислению роста рыб по чешуе. // Рыбное хозяйство, 1937, № 4.
- Алексеев В.Р. Рост белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) и «Феномен Ли» // Гидробиологический журнал. – Т. 15. – 1979.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследования внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопросы ихтиологии. – Т.17. – Вып. 5. – 1977.
- Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осенне-нерестующей салаки. – М.: Наука, 1969.
- Апс Р.Л. Определение возраста балтийского шпрота по отолитам // *Fisherei-Forschung*. издано совместно Институтом морского рыболовства, г. Росток (ГДР) и БалтНИИРХ г. Рига (СССР), 1982. – 20 с.
- Бабаян В.К. Оценка численности популяции рыб с помощью мечения // Обзорная информации ЦНИИТЭИРХ. – Сер. 1. – Вып. 2. – 1975.
- Баранов Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований. – Т. 1. – Вып. 1. – 1918.
- Баранов Ф.И. Рыболовство и предельный возраст рыб // Бюл. рыбного хозяйства. – №9. – 1925.
- Баранов Ф.И. Техника промышленного рыболовства. – М.-Л.: КОИЗ, 1933.
- Баранов Ф.И. Техника промышленного рыболовства. – М.: Пищепромиздат, 1960.
- Барсуков В.В. Определение возраста у муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) реки Обь. Современное состояние проблемы // Тр. Зоол. ин-та. – Т.127. – 1984.
- Бойко Е.Г. Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донских судака и леща // Труды АзчерНИРО. – Т. 15. – 1951.
- Брюзгин В.Л. Феномен Ли // Вопросы ихтиологии. – Вып. 17. – 1961.
- Брюзгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. – Киев: Наукова думка, 1969.
- Брюзгин В.Л. Применение эмпирических шкал для изучения роста рыб // Гидробиологич. журн. – №6. – Вып. 1. – 1970.
- Булатов К.В. Оценка биомассы минтая по учету икры и личинок в юго-восточной части Берингова моря // Тезисы докладов Всес. конф. По теории численности и рационального использования стад промысловых рыб – Москва, октябрь 1982 г. – 1982. – С. 94-95.
- Ваганов Е.А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. – Но-

- восибирск: Наука, 1978.
- Васильков В.П. Значение, характер и вероятные принципы ритмичности в росте рыб // *Вопр. ихтиол.* – Т. 19. – Вып. 4. – 1979.
- Веткасов С.А. К методике определения возраста леща // *Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов. ГосНИОРХ.* – 1970. – №5.
- Виноградов М.Е., Шукшина Э.А., Ведерников В.И., и др. Корреляционная связь различных параметров экосистемы эпипелагиали Мирового океана // *"Океанология"*, 1999. Т.39, №1.
- Вовк Ф.И. О методике реконструкции роста рыб по чешуе // *Тр. биол. ст. «Борок».* – Т. 2. – 1965.
- Григораш В.А., Спановская В.Д. Изучение питания и пищевых отношений вида // *Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов.* – Вильнюс: Мокслас, 1976.
- Дементьева Т.Ф. Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия // *Труды ВНИРО.* – Т. 21. – 1952.
- Дементьева Т.Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. – М.: Пищевая промышленность, 1976.
- Дронов В.Г. К определению возраста и роста сома Цимлянского водохранилища // *Рыбохоз. использ. водоемов Волгогр. области.* – Т. 10. – Вып. 1. – Волгоград: Нижне-Волжское изд-во, 1976.
- Жаков Л.А., Меншуткин В.В. Практические занятия по ихтиологии. Учебное пособие. Ярославль, Ярославский государственный Университет, 1982.
- Евзеров А.В. Оценка погрешности аэровизуального метода учета лососей // *Лососевые Дальнего Востока.* – М., 1975.
- Засосов А.В. Теоретические основы способов подсчета запаса рыб по изменению улова на усилие. – М.: ОНТИ ВНИРО, 1968.
- Иванков В.Н. К методике определения возраста горбуши // *Известия ТИНРО.* – Т. 65. – 1968.
- Иванков В.Н. К методике определения плодовитости пойкилотермных животных // *Гидробиологический журнал.* – №1. – 1974.
- Иванков В.Н. Дифференциация систематических и экологических групп рыб на основе организации яйцеклетки и особенностей размножения // *Автореферат диссертации на соискание ученой степени д.б.н.* – Л., 1985.
- Инструкция для сбора и обработки материалов по питанию бентосоядных рыб. – М.-Л.: Пищепромиздат, 1939.
- Ионова Е.Д. Биологическая характеристика и учет численности дальневосточных лососей р. Тауй // *Курсовая работа.* – Рыбное: ДФ ВИПК, 1988.
- Калихман И.П. Оценка точности определения плотности скоплений гидроакустическим методом. Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований // *Труды ИБВВ АН СССР.* – Вып. 49 (52). – 1982.
- Камилов Б.Г. Особенности чешуи и других регистрационных структур белого толстолобика // *Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Материалы XVIII научной конференции.* – Ташкент, 27-29 сентября 1983. – Ташкент: Фан, 1983.

- Касьянов А.Н. и Сметанин М.М. К анализу склеритных рядов чешуи судака Рыбинского водохранилища // Инф. бюлл. Биология внутренних водоемов АН СССР. – №49. – 1982.
- Кевдин В.А. Современное рыболовство России. – М., 1915.
- Кириллов А.Ф. Практическое пособие по сбору материалов для изучения рыб.-Часть 1,2. Учебное пособие. Якутск, 2002.
- Козлитина С.В. О некоторых требованиях к средним в рыбохозяйственных исследованиях // Труды ВНИРО. – Т. 67. – 1969. – С. 362-366.
- Кондюрин В.В. Колочая акула *Squalus fernandinus* Molina юго-восточной Атлантики (Биология и перспективы промысла) // Автореферат диссертации на соискание ученой степени к.б.н. – Калининград, 1974.
- Кочиков В.Н. Состояние и проблемы краткосрочного рыбопромыслового прогнозирования // Обзорная информация. – Сер. Рыбохозяйственное использование ресурсов Мирового океана. – Вып. 2. – М.: ЦНИИТЭИРХ, 1984.
- Кочкин П.Н. Методика изготовления препаратов позвонков рыб для определения их возраста (нототений, клыкача, трески, минтая, морского окуня) // Вопр. ихтиол. – Т. 20. – Вып. 6. – 1980.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980.
- Лапин Ю.Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. – М.: Наука, 1971.
- Лапин Ю.Е. Типы нерестовых популяций и некоторые вопросы методики исследования динамики численности промысловых рыб // Вопросы ихтиологии. – Т. 1. – Вып. 4 (21). – 1961.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. – М.: Иностранная литература, 1956.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971.
- Макаров Э.В. Динамика и структура стада азовских осетровых // Автореферат диссертации. – 1970.
- Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. – М.: УМК «Психология», 1999.
- Макоедов А.Н., Коротаева О.Б. Популяционная фенетика рыб. – М.: УМК «Психология», 1999.
- Малкин Е.М. Оценка оправдываемости прогнозов величины вылова азовской тюльки при различных способах прогнозирования уловов. – М.: Пищевая промышленность, 1980.
- Малкин Е.М., Александров А.К., Воронин В.М., Полторацкий С.В. Методические рекомендации по контролю за состоянием рыбных запасов и оценке численности рыб. – М.: ВНИРО, 1981.
- Малкин К.М., Борисов В.М. Методические рекомендации по контролю за состоянием рыбных запасов и оценке численности рыб на основе биостатистических данных. – М.: ВНИРО, 1987.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. – Л.: Промрыбвод, 1984.

- Методические рекомендации по применению современных методов изучения питания рыб и расчета рыбной продукции по кормовой базе в естественных водоемах. – Л.: ГосНИОРХ, 1978.
- Мина М.В. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолидах рыб. МГУ // Вопр. ихтиол. – Т. 5. – Вып. 4 (37). – 1965.
- Мина М.В. Об использовании отолидов карповых рыб для определения возраста особей // Вопросы ихтиологии. – Т. 29. – Вып. 6. – 1989.
- Моисеев П.А., Азизова Н.А., Куранова И.И. Ихтиология. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981.
- Монастырский Г.В. Видоизменения доски Э. Леа. // Труды научного института рыбного хозяйства. Т.1,1924.
- Монастырский Г.В. О методах определения линейного роста рыб по чешуе // Труды научного института рыбного хозяйства. – Т.5, вып. 4, 1930.
- Монастырский Г.Н. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки // Труды ВНИРО. – Т. 11. – 1940.
- Монастырский Г.Н. Динамика численности промысловых рыб // Труды ВНИРО. – Т. 21. – 1952.
- Незлин Н.П. Необычное цветение Черного моря в 1998-1999г.г.(Анализ спутниковых данных)// "Океанология",2001.Т.41,№3.
- Никольский Г.В. О биологических основах математического моделирования динамики популяции рыб // Вопросы ихтиологии. – Т. 3. – Вып. 4 (29). – 1963.
- Никольский Г.В. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяций и свойства особей облавливаемого стада промысловой рыбы // Труды совещания по динамике численности рыб. – М., 1961.
- Никольский Г.В. Теория динамика стада рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1974.
- Пермитин И.Е. О методике определения возраста у окуня // Вопр. ихтиол. – Т. 5. – Вып. 2 (35) – 1963.
- Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии //Издательство Московского университета,1980.
- Поддубный А.Г., Баканов А.И., Сметанин И.М., Терещенко В.Г. О точности оценки некоторых параметров водных экосистем // Материалы IV съезда ВГБО. – Т. 3. – 1976.
- Поддубный А.Г., Баканов А.И. Сметанин И.М., Терещенко В.Г. О количественной оценке выедания бентоса рыбами // Вопросы ихтиологии. – Т. 20. – Вып. 6. – 1980.
- Поддубный А.Г., Гончаров А.И., Сметанин М.М. Спектрально-корреляционный метод определения возраста и изучения роста рыб с циклоидной чешуей // Типовые методики исследования продуктивности видов в пределах их ареалов, ч.2. – Вильнюс, 1976.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1966.
- Протасов В.Р., Митрохин Ю.А. О методе автоматического учета нерестовой миграции рыбы по размерным группам // Известия АН СССР. – Сер. Био-

- логия. – №4. – 1960.
- Рокицкий П.Ф. Основы вариационной статистики для биологов. – Минск: Изд-во БЕЛГОСУНИВЕРСИТЕТА, 1961.
- Руденко Г.П. Методика определения численности рыб, ихтиомассы и рыбопродукции в малых озерах, обработанных ихтиоцидом // Типовые методики исследования продуктивных видов рыб в пределах их ареалов. – Ч. II. – Вильнюс, 1976.
- Руденко Г.П. Продукционные особенности ихтиоценозов малых и средних озер северозапада и их классификация. ГОСНИОРХ, Санкт-Петербург, 2000.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: АН СССР, 1961.
- Рыбин Н.Моря под контролем. Рыболовство России, май 2003.
- Сечин Ю.Т. Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоемах. – М., 1990.
- Сечин Ю.Т. Методические рекомендации по использованию кадастровой информации для разработки прогноза уловов рыбы во внутренних водоемах (часть II программы и примеры расчетов на ПЭВМ). – 1991.
- Скопец М.Б., Прокопьев Н.М. Биологические особенности и подвидов сибирского хариуса на северо-востоке Азии. Камчатский хариус // Вопросы ихтиологии. – Т. 30. – Вып. 4. – 1990.
- Снедекор Дж.У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. – М.: Изд. сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов, 1961.
- Смирнов А.Г. Возраст и рост Аральской шемаи // Известия отделения прикладной ихтиологии ГИОА. – Т. IX. – Вып. 2. – 1929.
- Смирнов В.В., Смирнова-Зулуми Н.С., Провиз Л.И., Смирнов Н.С. Особенности экологии и методы определения возраста сиговых рыб // Тезисы доклада II Всесоюзного совещания по биологии и экологии разведения сиговых рыб. – Петрозаводск, 1981.
- Степановская В.Д. Относительная плодовитость рыб (определение, использование как показателя разнокачественности самок). Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Часть II. – Вильнюс: Издательство «Мокслас», 1976.
- Таранец А.Е. Исследование нерестилищ кеты и горбуши в р. Иски // Рыбное хозяйство. – №12. – 1939.
- Тиллер И.В. Вопросы и особенности роста проходного гольца *Salvelinus alpinus complex* в реках Камчатки // Вопросы ихтиологии. – Т. 26. – Вып. 6. – 1986.
- Тюрин П.В. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства // Вопр. ихтиологии. – Т. 2. – Вып. 3 (24). – 1962.
- Тюрин П.В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. – М.: Пищевая промышленность. 1963.
- Тюрнин Б.В. К вопросу о запасах охотской сельди // Известия ПИНРО. – Т. 59. – 1965.

- Тюрин П.В. Биологические обоснования оптимального коэффициента вылова и допустимого предела прилова молоди ценных рыб // Тр. ВНИРО. – Т. 62. – 1967.
- Указания по контролю за гидрохимическим и гидробиологическим режимами прудов товарных хозяйств. – М.: ВНИИПРХ, 1980.
- Чернявский В.И. Обоснование коэффициента естественной смертности воibly Волго-Каспийского района // Рыбное хозяйство. – №4. – 1986.
- Чугунов Л.Н. Определение возраста и темпа роста рыб по костям // Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб / Сибирская ихтиологическая лаборатория. – Красноярск, 1926.
- Чугунов Л.Н. Опыт биостатистического определения запасов рыб в Северном Каспии // Рыбное хозяйство СССР. – №6. – 1935.
- Чугунова Н.И. Приспособительное значение изменений структуры чешуи рыб путем образования годовых и добавочных колец и нерестовых отметок // Доклады АН СССР. – Т. 141. – №6. – 1961.
- Шентякова Л.Ф. Некоторые биологические и топографические особенности чешуи рыб // Гидробиол. журн. – Т. 2. – №3. – 1966.
- Шентякова Л.Ф. О единой методике реконструкции роста рыб по чешуе // Вопр. ихтиол. – Т. 6. – Вып.2 (39). – 1966.
- Шентякова Л.Ф. Методика восстановления роста по чешуе // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. – Томск, 1973.
- Шушкина Э.А., Виноградова М.Е., Шеберстов С.В., и др. Характеристика эпипелагических экосистем Тихого океана на основе спутниковых и экспедиционных данных. Запасы планктона в эпипелагиали// "Океанология", 1995.Т.35,№2.
- Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб : тресковые рыбы. – М.: ВНИРО, 1998.
- Allen K. Some observations on the biology of the trout (*Salmo trutta*) in Windermere // J. Animal. Ecol. – V. 7. - №2. – 1938.
- Beverton .R.J., Holt S. Dynamics of exploited fish population // Fish. Invest. – Ser. 11. – 1957.
- Gulland J.A. The reliability of abundance in North Sea trawl fisheries // Rapp et process-verbaux reunions. – V. 155. – 1964.
- Hensen V., Apstein C. Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei-Vereins. Über die Eimenge der in Winter laichenden Fische // Wiss. Meeres-Untersuch. – Bd. 2. – №2. –1897.
- Johnson A.G. A simple method for staining the centra of teleost vertebrae. «North-east Gulf, Sci.» – 3. – №2. – 1979.
- Lindroth Arne. Short report on internal tagging of salmon part. Rapp. et proces – Verbauch reunions. Conseil perman. interhat. explozat. mer., 1960.
- Munekiyo Masahiro, Sixioda Masatosi, Sugimura Osamu. A possibility of fish age estimation by means of a replica of the veryebral cetrum. «Huxon cyucan rak-kacu, Nippon seu isan gakkaiishi. Bull. Jap. Soc. Fish.» – 48. – № 10. – 1982.
- Ross R. The prevention of malaria. – London, 1910.

- Rünnström S. Quantitative investigations on herring spawning and its yearly fluctuations of the west coast of Norway // *Fisherdirect. skr. Havundersok.* – V. 6. - №8. – 1941.
- Schaefer M.B. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of commercial marine fisheries // *Bull. Interamerican Tropical Tuna Comiss.* – V. 1. – №2. – 1954.
- Schnabel Z.E. The estimation of the total fish population of a cave // *Amer. Math Monthly.* – 45 (6). – 1938.
- Schumacher A. Bestimmung der Fischeilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubesand vor Westgrönland // *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.* – 21. – H. 1-4. – 1970.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Анадромные виды – виды рыб и других водных животных, совершающих нерестовые миграции из морей в пресноводные водоемы; большую часть жизни проводят в море.

Базальный лист – органическая пластинка в чешуе.

Биологическая статистика – это математические методы, используемые для изучения биологической совокупности.

Вариация или дисперсия (рассеивание) – различия между единицами совокупности.

Варианта – значение или мера признака.

Вариационный ряд – ряд, в котором все варианты разнесены по классам.

Вариационный размах (среднее абсолютное отклонение, среднеквадратическое отклонение, сигма, варианса) – показатели, измеряющие степень вариации.

Воспроизводство – процесс восстановления запаса за счет пополнения и весового роста особей; если за определенный период (обычно за год) прирост запаса превышает его естественную убыль, воспроизводство называется расширенным, если равен убыли – простым или компенсационным.

Воспроизводство по численности – процесс восстановления численности путем размножения; различают естественное и искусственное воспроизводство

Выборочная проба – часть улова, отбираемая на анализ, с учетом длины, массы, возраста, пола и т.д.

Гиалодентиновый слой – минерализованный слой в чешуйной пластинке.

Гермафродитизм – (греч. Гермес и Афродита) – оба родительских начала находятся в теле одного и того же организма.

Гиногенез (греч. гупе женщина + genesis происхождение) – один из типов полового размножения – развитие яйцеклетки, при котором в дроблении не принимает участия ядро, проникшего в нее сперматозоида.

Динамика численности запаса – изменение численности запаса во времени (обычно по годам).

Дискретные (прерывистые) различия между вариантами, выражаемые целыми числами.

Живорождение, вивипария (лат.vivus живой + parere рождать) – один из способов воспроизводства потомства, при котором яйца проходят все стадии развития внутри материнского организма и наружу выметываются более или менее развитые детеныши.

Жирность в мышцах, определяется химическим путем.

Жирность на внутренностях, определяется по ожиркам -визуально по специальной шкале.

Жирность – или печеночный коэффициент – это отношение массы печени к массе всего тела.

Единица запаса – популяция или устойчивая во времени пространственно-обособленная ее часть, имеющая самостоятельное промысловое значение.

Зависимость запас-пополнение – зависимость численности пополнения от величины (численности или биомассы) родительского стада или количества отложенной икры.

Икрометание единовременное – яйцеклетки созревают одновременно и выметываются за один раз.

Икрометание порционное – яйцеклетки созревают порциями и выметываются по мере созревания.

Имитационное моделирование – разработка математической модели реального процесса и выполнение на ее основе численных экспериментов с целью определения наиболее вероятных вариантов развития данного процесса на заданную перспективу.

Интенсивность промысла – мера промыслового воздействия на запас, обычно выражаемая в единицах промысловой смертности или промыслового усилия.

Катадромные виды – виды рыб и других водных животных, совершающих нерестовые миграции из пресноводных водоемов в моря; большую часть жизни проводят в пресноводных водоемах.

Коэффициент промысловой убыли – отношение годового улова к величине промыслового запаса в начале того же года.

Коэффициент естественной смертности (убыли) – отношение величины смертности от естественных причин за год к величине промыслового запаса в

начале того же года.

Коэффициент и индекс зрелости – отношение массы половых желез к массе тела.

Лимиты (пределы) – крайние значения классов.

Массовые промеры – часть улова «неразбором» (300, 500, 1000 экз., 1/10 часть улова), когда рыбу только измеряют или измеряют и взвешивают.

Меры регулирования рыболовства – способы ограничения промыслового воздействия на запас с целью его рационального использования

Метод «осреднения» позволяет для осреднения показателей, характеризующих какую-либо совокупность, например по месту лова, орудиям лова, срокам лова и т.д., каждый показатель привести в соответствие с удельной массой составной части в улове (в % или долях единицы).

Метаморфоз – процесс превращения личинки во взрослое животное, сопровождающееся морфологической и физиологической перестройкой организма.

Миграция – закономерное пространственное перемещение популяции или ее части; в зависимости от причин и характера перемещений различают нагульные, нерестовые, зимовальные, сезонные, анадромные, катадромные, денатантные (по течению), контрнатантные (против течения) и др.

Мода, медиана, средняя арифметическая, средняя квадратическая – показатели, характеризующие центральную тенденцию ряда.

Модальный класс – класс, обладающий наибольшей частотой.

Моноциклические рыбы – рыбы, нерестящиеся один раз в жизни и погибающие после нереста.

Непрерывные различия – зависят от степени точности измерения признака (например, г для измерения массы рыбы или мг для измерения массы кормовых организмов).

Нормированное отклонение (t) – отклонение той или иной варианты от средней арифметической, выраженное в сигмах.

Общий допустимый улов (ОДУ) – научно обоснованная величина годового промыслового изъятия из единицы запаса, соответствующая ее текущему состоянию и принятой для этого запаса стратегии эксплуатации.

Оплодотворение – процесс при половом размножении, когда сливаются мужская (сперматозоид) и женская (яйцо) половые клетки, в результате чего образуется зигота.

Оплодотворение внешнее (наружное) – половые клетки сливаются вне организма.

Оплодотворение внутреннее – половые клетки сливаются в половых путях самки.

Остракофильные рыбы – рыбы, откладывающие икру в полость тела моллюсков.

Отолит – слуховой камешек – твердое образование (чаще всего из углекислого кальция) в виде зернышек или более крупных частиц, обязательная составляющая органов равновесия у всех позвоночных животных.

Партеногенез, девственное размножение – одна из форм полового размножения; развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки без участия сперматозоида, при этом в потомстве получаются только самки.

Плодовитость – способность животных регулярно давать потомство – количество икринок, которое откладывает самка: потенциальная – количество икры, которое может быть выметано самкой за всю жизнь при благоприятных условиях - существования; конечная плодовитость – фактическое количество икры, отложенное самкой за всю жизнь; популяционная плодовитость – количество икры, отложенное популяцией (или стадом рыб); видовая плодовитость – количество икры, отложенное видом за всю жизнь. абсолютная или индивидуальная – количество икры, отложенное самкой за один нерестовый период; относительная – количество икры, приходящиеся на единицу длины или единицу массы самки; рабочая плодовитость – количество икры, отложенное самкой при искусственном разведении рыб.

Пелагофильные рыбы – рыбы, откладывающие икру в толщу воды

Протерандрия – способность особи вначале продуцировать сперму, а затем яйцеклетки.

Протергения – способность особи вначале продуцировать яйцеклетки, а затем сперму.

Псаммофильные рыбы – рыбы, откладывающие икру на песок.

Переводной коэффициент (ПК) – отношение массы пробы к массе всего улова.

Перелов экономический – состояние запаса, когда интенсивность промысла превышает уровень, обеспечивающий получение максимальной устойчивой прибыли.

Подорванный запас – запас, биомасса которого опустилась ниже уровня соответствующего граничного ориентира; запас, потерявший свое промысловое значение из-за низкой продуктивности.

Полициклические рыбы – рыбы, нерестящиеся несколько раз в жизни.

Половой диморфизм – наличие у самцов и самок отличий в окраске, размерах, внешнем виде.

Популяция (стадо) – самовоспроизводящаяся генетически однородная совокупность особей, населяющих определенный водоем или его часть.

Промысловое усилие – улов на сетку /дрейф, на замет невода, за траление и т.д.

Птеригоподии – видоизмененные лучи брюшных плавников у самцов для введения спермы в клоаку самок

Размножение – способность к воспроизводству себе подобных.:
бесполое, при котором одна родительская особь дает начало 2 или большему числу особей, идентичным по наследственным признакам родительской; половое, в котором участвуют 2 особи и каждая дает специализированную половую клетку – гамету (женскую яйцеклетку и мужскую – сперматозоид).

Размерно-возрастной ключ – позволяет через процентно-возрастные соотношения выборочной пробы перейти к возрастному составу массовых промеров, без определения возраста.

Рациональное использование рыбных ресурсов – научно обоснованная форма промыслового использования рыбных ресурсов, позволяющая максимально полно реализовывать поставленные перед рыболовством социально-экономические цели без ущерба для биологической безопасности эксплуатируемых ресурсов.

Рациональный – разумный, обоснованный, отвечающий определенной цели.

Регистрирующие структуры – чешуя, кости, отолиты, (слуховые камешки), по которым определяют возраст.

Рост – изменение длины или массы объекта за определенный промежуток

времени.

Склериты – известковые образования на чешуйной пластинке.

Смертность – понятие, характеризующее темп убыли запаса или его структурных частей (возрастных и размерных групп) в результате гибели особей; в зависимости от причин убыли различают естественную, промысловую и общую смертность; смертность обычно выражают в единицах мгновенного коэффициента смертности (размерность: 1/год) или коэффициента убыли (размерность: % или доля).

Средняя проба – часть улова, отделяемая от него «неразбором», с достаточной для практических целей достоверностью, характеризующей весь улов.

Совокупность – множество отдельных, отличающихся друг от друга и вместе тем сходных в некоторых существенных отношениях объектов.

Сырьевая база рыболовства – совокупность общих допустимых уловов, установленных для всех эксплуатируемых запасов рыб и нерыбных объектов промысла в конкретном районе, регионе, исключительной экономической зоне и т.д. на конкретный календарный год.

Туводные виды – виды, не совершающие миграций, постоянно живущие здесь, на месте.

Упитанность по Фултону – отношение массы целой рыбы к длине в кубе.

Упитанность по Кларк – отношение массы поротой рыбы к длине в кубе.

Упитанность по Гарландеру определяется с помощью универсальных номограмм.

Шкала зрелости половых продуктов юношеская (ювенальная – 1; покоя – 2-0; созревания – 3; зрелости – 4; текущая – 5; выбоя – 6).

Фитофильные рыб – рыбы, откладывающие икру на растительность

Яйцекладущие рыбы – выметывающие неоплодотворенные яйцеклетки (икру) во внешнюю среду.

Яйцеживородящие рыбы – выметывающие во внешнюю среду оплодотворенные яйцеклетки.