

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И. Д. ПАПАНИНА

СМЕТАНИН М. М.

СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ЭКОЛОГИИ РЫБ

Борок, 2003

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор **Е. А. Криксунов**
доктор биологических наук, профессор **В. Н. Яковлев**

Монография посвящена разработке и анализу вероятностных моделей роста, распределения, миграций, динамики уловов основных промысловых видов рыб в водоемах разного типа.

На основе собственных исследований по статистическому анализу роста рыб и обширного фактического материала о распределении рыб в водоемах разного типа автором дана статистическая трактовка основных проблем экологии рыб. Приводится количественное описание процессов роста, миграций, динамики уловов рыб в водохранилищах с единой точки зрения, основанной на аппарате случайных функций. Представлены алгоритмы для оценки погрешностей количественных показателей, используемых в экологии рыб, особое место уделено оценке точности и выявлению возможностей более объективного определения возраста рыб с помощью статистических методов.

Книга рассчитана на ихтиологов, гидробиологов, экологов и студентов биологических специальностей.

ВВЕДЕНИЕ

Одно из главных направлений биологических исследований в настоящее время — разработка теории и способов управления биологическими процессами, а, в свою очередь, основными элементами системы управления рыбопродуктивностью считаются численность, рост и кормовые ресурсы популяции. От степени точности учета состояния и динамики этих интегральных показателей зависят репрезентативность и качество экологического прогнозирования функционирования эксплуатируемой экосистемы (Поддубный, 1978).

В ихтиологических исследованиях количественные показатели роста, пространственного распределения, плодовитости, смертности рыб лежат в основе многих разработок теории формирования и динамики структуры популяций. В рыбохозяйственной практике с их помощью определяются нормы вылова и минимальные размеры рыб, выловленных без ущерба для воспроизводства запасов, сроки и масштабы промысла, планируются рыбоводные мероприятия. Применение количественных показателей в экологии рыб, однако, производится не всегда корректно. Считается (Андреев, Решетников, 1977; Решетников, 1980, Hosn et. al, 1997), что причиной этого служит и использование неадекватных методов математической обработки исходных данных, которое может приводить к нежелательным последствиям.

На современном этапе ихтиологических исследований изучение основных процессов жизнедеятельности рыб следует рассматривать как один из видов моделирования. Под моделированием обычно понимается построение (или выбор) и изучение такого объекта любой природы, называемого моделью, который способен замещать исследуемый объект и изучение которого дает новую информацию об этом объекте, т. е. модель — это система, отражающая другую систему (Амосов, 1977).

Несомненно, что при описании экологических процессов могут использоваться модели самых разных типов, например, аналоговые, биологические, математические. Каждая из них имеет свои преимущества и недостатки, однако, математические модели обладают наибольшей гибкостью и широтой применения (Меншуткин, 1971).

Математическая модель — это специальный способ описания изучаемых явлений, позволяющий использовать для анализа формально логический аппарат математики (Моисеев, 1973). Общее для

всех математических моделей — использование математических средств для анализа моделируемых объектов. Существует несколько классификаций математических моделей. По одной из них классификационным признаком служит характер зависимости между предыдущими и последующими состояниями системы (Абчук, Суздаль, 1977).

Модель называется детерминистской, если ее предыдущее состояние однозначно определяет последующее. На детерминистском уровне модель строится, если изучаемые процессы подчиняются регулярным и однозначным закономерностям, и факторы, влияющие на процесс, поддаются достаточно точному измерению или оценке, а случайные факторы либо отсутствуют, либо ими можно пренебречь.

К настоящему времени собран большой фактический материал о взаимоотношениях рыб с абиотической и биотической средой, найден ряд детерминистских зависимостей, отражающих эти отношения. Однако существующие детерминистские модели часто находятся в сильном противоречии с фактическими данными. Действительно, значение любого биологического параметра популяции рыб (численности, показателей роста, пространственного распределения, возрастной структуры и т. д.) в фиксированные моменты времени обусловлены очень сложным и динамичным комплексом факторов внешней и внутренней среды. Поэтому в изменениях биологических параметров популяции наряду с преобладающими тенденциями присутствуют и нерегулярные колебания. Учет многочисленных и часто весьма существенных причин различных вариаций очень сложен, что затрудняет детерминистское описание и вызывает необходимость использования более общих моделей.

Если, зная состояние системы в данный момент времени, можно указать лишь область нахождения последующего состояния, то модель считается неопределенной. Эта ситуация характерна наличием такой информации, при которой известно лишь множество возможных вариантов при отсутствии данных о вероятности появления каждого из них. То есть в подобных ситуациях невозможно ввести даже вероятностные характеристики. В настоящее время построение моделей экологических процессов на определенном уровне встречает не только аналитические и вычислительные, но и концептуальные трудности (Гутубалин, 1977; Абчук, Суздаль, 1977 и др.)

Часто есть основания полагать, что регистрациям экологических процессов свойственна статистическая устойчивость. Ее присутствие указывает на возможность использования статистических методов анализа. Н. М. Амосов (1977), отмечая неизбежность допущений при исследовании биологических систем, указывал, что математические модели их должны предусматривать вероятностные расчеты.

В отличие от детерминистских статистические модели в принципе не требуют знания механизмов природных процессов. Они обычно применяются при наличии достаточного экспериментального материала. Для соответствующих средних величин вероятностные модели дают уравнения, совпадающие с уравнениями детерминистских моделей. Но, кроме того, они позволяют исследовать флуктуации этих величин около средних значений (Романовский и др., 1975, Prajneshu and R. Venugopalan, 1999). Детерминистские модели при этом можно рассматривать как достоверную статистику с очень высокой вероятностью событий.

Вероятностные модели в последнее время находят все большее распространение при использовании различных природных процессов. Весьма полезными оказались они и во многих областях ихтиологии (Криксунов, Меншуткин, 1981; Жаков, Меншуткин, 1982; Сметанин, 1983, 1993; Криксунов, 1988; Суханов, 1990; Криксунов и др., 1992; Павлов, 1996; Розенберг и др., 1999). Однако в экологии рыб статистический подход получил еще недостаточное распространение.

В настоящей работе предпринята попытка дальнейшего развития и применения статистических методов в экологии рыб. При этом основное внимание уделялось интерпретации некоторых основных проблем экологии рыб с позиции стохастических моделей. Отметим, что проанализированный материал не рассматривался нами исчерпывающим для окончательного решения всех вопросов экологии рыб, а имел лишь иллюстративное значение для демонстрации преимуществ и указания ограничений статистического подхода, для обеспечения наглядности развиваемых представлений.

Настоящая книга включает 5 глав.

Глава 1 посвящена обзору количественного описания процессов роста, пространственного распределения, миграций, динамики уловов рыб в озерах и водохранилищах.

В главе 2 обосновано применение статистических методов при анализе роста рыб на единой методической основе, базирующейся на аппарате случайных функций.

Основы статистического описания пространственного распределения рыб в водохранилищах, сопровождаемые уникальными примерами, изложены в главе 3.

Глава 4 посвящена вероятностному описанию миграций рыб, здесь сделана попытка описания связи между количественными показателями поведения рыб (направлением, скоростью движения и др.) и характеристиками внешней среды. Используемая статистическая трактовка ориентации рыб при миграциях является дополнением «детерминистскому» подходу и позволяет анализировать поведение рыб с учетом присущих ему элементов случайности.

В главе 5 рассматриваются вопросы вероятностного описания важнейших интегральных характеристик популяций и сообществ рыб — половой, возрастной, видовой структуры. Здесь же предложена методика выявления и интерпретации статистической структуры колебаний уловов промысловых видов рыб во внутренних водоемах.

Отметим, что при анализе или введении количественных экологических показателей в каждой главе предлагаются апробированные алгоритмы для оценки их предельных и среднеквадратических погрешностей. Выполненная классификация этих показателей на основные и дополнительные, оценка систематических ошибок дополнительных показателей помогает, при грамотном применении указанных методик, уменьшить общие погрешности анализируемых характеристик.

В данной работе впервые применен ряд вероятностных моделей для количественного описания процессов роста, миграций, динамики численности основных промысловых видов рыб в водохранилищах с единой точки зрения, основанной на аппарате стохастических процессов. Впервые выполнена и интерпретирована статистическая структура колебаний роста, изменений плотности пространственного распределения и уловов рыб в водоемах разного типа.

Результаты исследований нашли практическое применение в разработках по оценке точности методов гидробиологических и ихтиологических исследований, при определении систематических и статистических погрешностей количественных показателей, используемых в экологии рыб, при разработке методик определения возраста рыб по регистрирующим структурам с применением статистических методов, а также при построении математических моделей водных экосистем и оценке точности их параметров.

Разработанные автором алгоритмы нашли применение не только в экологии рыб, но и в других дисциплинах, в частности, в гидробиологии (Сметанин, Баканов, 1979, 1980; Пырина, Сметанин, 1982; Сарвино, Вербицкий, 1985; Сигарева, 1985; Минеева, 1987) и паразитологии (Бисерова, Сметанин, 1982; Изюмова, Жарикова, Сметанин, 1985, 1986). Сделанные в работе рекомендации по прогнозу уловов основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища учитывались Рыбинским рыбтрестом при составлении промысловых планов.

ОБЗОР КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МЕТОДОВ, ПРИМЕНЯЕМЫХ В ЭКОЛОГИИ РЫБ

1.1. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ РОСТА РЫБ

К настоящему времени накоплен большой фактический материал об изменении морфологических, физиологических и биохимических сторон роста рыб (Шульман, 1972; Мина, 1973; Мина, Клевезаль, 1976; Шатуновский, 1980). При этом в качестве отдельных параметров роста анализировались длина, масса тела, масса белка, жира в теле рыбы, радиус чешуи и т. д.

При описании процесса роста рыб можно использовать различный математический аппарат. Наиболее простые детерминистские модели изменений какого-либо параметра роста рыб во времени основаны на использовании алгебраических уравнений. В более сложных детерминистских моделях применяется аппарат дифференциальных уравнений. Так, Ф. И. Баранов (1918) между длиной тела и возрастом принимал линейную зависимость. В ряде работ при описании роста животных (Muttay, 1925; Mac Dowell et al, 1927; Backman, 1931, 1932) использовалась степенная функция. И. И. Шмальгаузен (1928, 1935), пришедший к этому уравнению независимо от указанных авторов, учитывая, что в большинстве случаев оно явно неприменимо для всего периода роста, предложил разбивать кривую роста на ряд участков, где эта зависимость выполняется лучше. Сформулированный им закон параболического роста был применен и при анализе роста рыб (Маркун, 1929; Рабинерсон, 1929). М. И. Терскова (1978), изучая рост зародышей птиц, придала этому уравнению более универсальный вид. Важной особенностью полученного уравнения является то, что оно может описывать изменения параметра в любом периоде эмбрионального цикла, учитывая смену констант при переходе от одного периода роста к другому и зависимость исходной величины параметра на данном этапе развития от темпа роста в предшествующих (Терскова, 1978). Несомненное достоинство данного ступенчатого параболического уравнения — то, что оно оказалось применимым для характеристики развития частей органов тела (Терскова, 1978). В дальнейшем оно было использовано для аналитиче-

ского описания роста высших растений (Ваганов, Терсков, 1977) и рыб (Терсков, Ваганов, 1978).

Большое распространение при описании кривых роста рыб нашло уравнение Берталанфи (Bertalanffy, 1934, 1957) выведенное на основе предположения, что прирост массы тела в единицу времени можно определить как разность количества синтезируемого вещества и вещества, распадающегося в процессе метаболизма, причем интенсивность синтеза пропорциональна поверхности, а интенсивность распада — массе организма.

Показано, однако, (Мина, 1973 а; Канеп, 1976; Knight, 1969; Kruger, 1969), что при удовлетворительном описании популяционного роста это уравнение не может достаточно хорошо описать индивидуальный рост рыб, так как изменение факторов среды приводит иногда к значительным отклонениям реального роста от модельного (Gamito, 1998; Weatherlay and Gill, 1987).

Г. Г. Винберг (1975) при анализе роста пойкилотермных животных, выделил три типа роста — экспоненциальный, параболический и S-образный. Он показал, что увеличение размеров и массы особи представляет собой по необходимости сбалансированный результат основных проявлений обмена веществ. Согласно его представлению (Винберг, 1975), рост — это процесс, при описании которого теоретические положения должны плодотворно сплавляться с эмпирическими данными.

Во многих работах по анализу роста животных использовались формулы, представляющие собой комбинации элементарных функций (см. обзоры: Гофман, 1938; Зотина, Зотин, 1973; Мина, 1973; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979), причем иногда сами авторы (Kruger, 1970) отмечают трудности биологической интерпретации параметров предлагаемых ими уравнений.

Получил достаточно широкое распространение построенный на базе термодинамической теории Пригожина-Виам (Prigogine, Wiame, 1946) термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения (Zotina, Zotin, 1972; Зотин, 1969, 1972, 1973; Зотин, Грудницкий, 1970; Грудницкий и др., 1971). Отмечается (Зотин, 1974), что полученные феноменологические уравнения, описывающие взаимодействие процессов роста, дифференцировки и формообразования еще недостаточно подтверждены экспериментальными данными. Указываются также (Волькенштейн, 1977, 1978) ограничения наиболее развитой части термодинамики — линейной термодинамики для трактовки процессов развития и роста. В. В. Блинов (1975) развивает феноменологический подход к анализу роста рыб, базирующийся на принципах классической механики в форме Лагранжа. Он проводит аналогию между движением механической системы и ростом рыб при определенных упрощениях относительно изменений параметров рос-

та во времени. Им отмечается необходимость дальнейшего исследования и экспериментальной проверки допущений.

В. А. Ионасом и В. В. Блиновым (1976) получена обобщенная зависимость линейного роста промысловых рыб от их возраста. При этом предполагается, что кривые роста рыб различных видов можно посредством масштабных преобразований свести к некоторой общей кривой роста с соответствующим образом подобранных безразмерных координат. Вместе с тем, авторы сами указывают, что при определенных значениях относительного возраста рыб различных видов наблюдается небольшое, но систематическое расхождение полученных кривых.

Сделана попытка создания общего подхода к решению проблемы роста живых организмов с использованием методов механики сплошных сред (Баранов, Резников, 1979). Рассмотрены частные случаи роста при постоянном обмене и постоянной плотности биомассы. Показано, что аппроксимация экспериментальных данных параболическим законом роста может привести к широкому интервалу изменений эмпирических коэффициентов в зависимости от диапазона исследуемых масс (Баранов и др., 1979).

Показано (Винберг, 1986), что в зависимости от изменения условий роста соотношение между приростом (P) и тратами на обмен (R) испытывает значительные изменения. По-видимому, это служит одной из основных причин возникновения колебаний параметров популяционного соматического роста, преимущественная монотонность которого прослеживается лишь до некоторого определенного значения времени.

Г. Е. Шульман (1972) при анализе белкового роста рыб, не предпринимая конечного вида формулы, искал ее в виде некоторой функции от времени. Кривые среднего течения выявляют основные тенденции в изменении количества белка в теле рыбы. Установив характер поступательного роста, Г. Е. Шульман (1972) рассматривает также колебания количества белка в теле рыбы относительно этой тенденции. Им выяснено, что среднее течение белкового роста у ряда рыб (азовской и черноморской хамсы, шпрота, самцов мигрирующей формы барабули) представляет собой параболическую зависимость от времени, причем эта зависимость проявляется на протяжении всего жизненного цикла. У мелкой ставриды среднее течение белкового роста выражается линейной функцией, у крупной ставриды зависимость белкового роста от времени имеет более сложный характер и может быть выражена логической кривой. Отмечается (Шульман, 1972), что в общем случае для каждого из рассматриваемых годовых циклов следует искать свое аналитическое выражение колебательного процесса.

Учитывая громоздкость выражений, получаемых при таком под-

ходе, Г. Е. Шульман и Л. М. Кокоза (1968) принимали колебания в один из годов жизни **средние по амплитуде для всего жизненного цикла за наиболее типичные, используя метод гармонического анализа Рунге и считали его пригодным для характеристики колебаний количества белка в теле рыбы в любой из годов жизни.** В целом, аналитическое выражение белкового роста и изменение жирности представляет собой по Г. Е. Шульману и Л. М. Кокозу (1968) суммы трех первых гармоник и некоторой элементарной функции, наиболее хорошо аппроксимирующей среднее течение.

Отражение ритмичности в описании роста рыб производилось также С. Локвудом (Lockwood, 1974), предположившим аппроксимировать кривую линейного роста рыб на протяжении года уравнением Бергаланфи. Это же уравнение было использовано для анализа кривых учитывающих сезонные изменения темпа линейного роста рыб (Pitcher, McDonald, 1973; Cloern, Nichols, 1978). Изучение ритмичности роста проводилось при исследовании **весового роста черноморских оленей (Wood et al., 1962; Vandy et al., 1970), а также сельскохозяйственных животных и человека (Федоров, 1947, 1973; Сипачев, 1970; Кучеров, 1971).**

Таким образом, при детерминистском описании роста подразумевается, что значение изучаемого параметра может быть точно определено — как в прошедшем, так и в будущем, хотя большинство авторов, наряду с общими закономерностями в изменении изучаемых параметров отмечают и наличие нерегулярных колебаний.

Сложность процессов, обуславливающих рост организмов, отмечал еще П. Оттестад (Ottestad, 1933), который представлял его как результат воздействия многих причин. Действительно, так как рост является процессом приспособительным (Никольский, 1974 а, б), то значение его любого параметра обусловлено действием комплекса факторов внешней и внутренней среды. Причем, как подчеркивал М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976), животные, принадлежащие к разным систематическим и экологическим группам, по-разному реагируют на воздействие одного и того же фактора, а любой фактор в разных комбинациях может оказывать различное воздействие:

В литературе в качестве основных абиотических факторов, влияющих на рост рыб, указываются температура (Brown, 1946, 1957; Weatherley, 1972; Tyler, Kilambi, 1973; Sandstrom et al., 1995), освещенность (Gross et al., 1965; Tyler, Kilambi, 1973; Farbridge and Leatherland., 1987; McCormick et al., 1995), солевой состав воды (Минкина, 1949; Карзинкин, Шеханова, 1957; Kinne, 1960; Chervinski, 1961).

Важнейшим фактором, определяющим рост рыб, считается обеспеченность пищей (Желтенкова, 1949; Чугунова, 1951; Поляков, 1961; Letcher et al., 1997). Отмечается (Расс, 1948), что значимость этого

фактора может меняться от этапа развития. Влияние метеорологических условий на рост рыб показано Т. Ф. Дементьевой (1952), которая отмечала, что рост меняется в зависимости от изменения срока нагула. Известны изменения темпа роста в связи с изменением численности стада рыб (Мовчан, 1948; Rollefson, 1954; Земская, 1958; Никольский, Гелянина, 1959; Alm, 1959). К. А. Земская (1958) показала, что темп роста леща Северного Каспия понижается с увеличением численности его стада (коэффициент корреляции равен 0,53). Она отмечает, что относительно невысокая величина коэффициента корреляции свидетельствует о том, что наряду с количеством потребителей корма на темп роста влияют и другие факторы: интенсивность обмена веществ, продолжительность нагульного периода, изменение в величине кормовой базы. Как показал В. В. Васнецов (1953, 1958) изменение роста рыб связано и с характером динамики стада. Указывалось также влияние на рост рыб иерархии в группе (Brown, 1946; Allee et al., 1948; Yamagishi, 1962), взаимного оптического восприятия особей (Grobe, 1968; Wirtz, 1974; Stewart, 1974), метаболитов как стимуляторов (Allee et al., 1940; Shaw, 1932), так и ингибиторов (Yu, Perlmutter, 1970) роста.

Неоднократно подчеркивалась зависимость темпа роста не от возраста, а от размеров особей (Васнецов, 1934; Brody, 1945; Bertalanffy, 1957; Parker, Larkin, 1959; Винберг, 1966; Miller et al., 1992). Известна возможность у рыб компенсационного роста (Замахав, 1967; Иванов, 1973), в результате которого уменьшаются различия в размерах особей одного возраста. При этом отмечается, что он может быть по-разному выражен у разных видов и у особей одного вида на разных этапах онтогенеза. Обычно молодые и старые животные по-разному реагируют на воздействие внешних факторов. Эти воздействия по-разному отражаются на ходе процессов роста. Так, еще В. В. Васнецов (1934) указывал, что скорость линейного роста половозрелых рыб в большей мере зависит от характера условий обитания в том или ином водоеме, чем скорость линейного роста половозрелых особей.

Неоднократно подчеркивалось принципиальное отличие кривых, описывающих рост отдельных особей, группы особей (по изменениям средних значений параметров) и данных одномоментной выборки (Medawar, 1945; Мина, 1973; Мина, Клевезаль, 1976). При этом отмечалось, что при анализе «группового роста» набор факторов, влияющих на форму кривой гораздо больше, чем при анализе индивидуального роста. Это объясняется зависимостью средней оценки параметра группового роста от размеров каждой особи, от состава группы, от вероятности того, что данная особь (быстрорастущая или медленно-растущая) доживает до определенного возраста и войдет в состав выборки (Мина, Клевезаль, 1976).

Несомненно, что рост рыб определяется не только экологическими условиями, но и наследственными свойствами. Показано, что потомство от особей разного возраста, полученное в одной и той же обстановке, растет по-разному, (Сиверцев, 1963, 1963 а). Даже в потомстве одной и той же особи, выращиваемой в сходных условиях, одни мальки росли лучше, другие хуже (Матвеев, 1951; Емельянов, 1961; Ильина, 1970). Опыты В. А. Коровина и Н. П. Мицкевича (1973) показали, что максимальное влияние на темп роста карпов оказывает сочетание паратипического и генотипического факторов.

Влиянием комплекса взаимодействующих факторов, изменением значимости каждого фактора, можно объяснить противоречия, возникающие у разных авторов при попытках установить основные причины изменения темпа роста. Действие этого сложного комплекса факторов внешней и внутренней среды и обуславливает разброс получаемых данных, разнообразие изменений параметров роста.

Детерминистское описание роста, учитывающее многочисленные, часто очень существенные изменения, в настоящее время нам не представляется возможным. Этим можно объяснить и отсутствие единого детерминистского уравнения, удовлетворительно описывающего рост рыб разных видов и популяций.

П. Медаваром (Medawar, 1942, 1945) высказана идея о том, что рост организмов представляет собой вероятностный процесс. Это направление получило дальнейшее развитие при описании роста различных животных (Zotina, Zotin, 1972; Зогина, Зотин, 1975; Зотин, 1974; Коноплев, Зотин, 1975) в частности, при описании роста рыб (Kawashima, Kuushin, 1964; Сметанин и др., 1975; Laria et al., 1975; Сметанин, 1976, 1978, 1983, 1987, 1991; Поддубный и др., 1976; Сметанин, Гордеев, 1977; Сметанин, Касьянов, 1979 а,б; Поддубный и др., 1979; Васильков, 1977; Васильков, Левада, 1977; Васильков, Борец, 1978; Васильков, 1979; Суханов, 1980, 1990).

Таким образом, одной из задач настоящего исследования было развитие представления о росте рыб как о вероятностном процессе, применение для его анализа ряда стохастических моделей при использовании разнообразных исходных данных. Существенное внимание при этом уделялось ритмичности роста рыб, оценке параметров преобладающих цикличностей в росте рыб различных экологических групп.

Непрерывная регистрация во времени t многих параметров роста, в частности; длины тела рыб, затруднительна, поэтому вместо непрерывной функции $l(t)$ обычно берется ряд $l_0, l_1, ..l_{i+1}, ...l$, получаемый тем или иным способом. Такие ряды используются при определении различных показателей роста рыб. Наиболее часто встречающиеся в литературе показатели роста и соответствующие им формулы, записанные в индексах переменных, приведены в табл.1 (по возможности, в хронологическом порядке).

Простейшими показателями являются размер тела в данный момент времени, абсолютный прирост и средняя абсолютная скорость роста. Известно, что рост рыб с неизменной скоростью представляет собой скорее исключение, чем правило. Для характеристики быстроты изменения абсолютной скорости роста предложено использовать среднее абсолютное ускорение (Желиговский, 1946, 1949; Абакумов, 1961, 1964). Отметим, что при $\theta = t_{i+1} - t_i = 1$ абсолютное ускорение численно равно приросту приростов — показателю, использованному М. В. Миной и Г. А. Клевезаль (1976). Но если $\theta \neq 1$, то они различны по величине.

В. А. Желиговский (1946) отметил, что рост различных организмов наиболее полно характеризуется в каждый данный момент совокупностью трех взаимообусловленных показателей — накопленным результатом (длины, веса), скоростью и ускорением изменения этой величины.

Несопоставимость абсолютных показателей крупных и мелких животных при анализе интенсивности роста побудила исследователей ввести различные показатели относительной скорости роста (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Показатели, предложенные разными авторами при изучении роста рыб

№ п/п	Показатель роста, автор и год	Формула вычисления показателя
1	Размер тела в данный момент времени	l_i
2	Абсолютный прирост	$l_{i+1} - l_i$
3	Средняя абсолютная скорость роста	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta}$
4	Относительная скорость роста по Ч. Майноту (1908)	$\frac{l_{i+1} - l_i}{l_i \theta}$
5	Удельная скорость роста (Шмальгаузен, 1928)	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta}$
6	Константа роста (Шмальгаузен, 1928)	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} \cdot \frac{t_i + t_{i+1}}{2}$
7	Характеристика роста (Васнецов, 1934)	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} l_i$
8	Относительная скорость роста по (С. Броди, 1945)	$\frac{2(l_{i+1} - l_i)}{\theta(l_{i+1} + l_i)}$
9	Абсолютное ускорение (Желиговский, 1946)	$\frac{l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}}{\theta^2}$

№ п/п	Показатель роста, автор и год	Формула вычисления показателя
10	Относительная скорость роста по Л. С. Бердичевскому (1964)	$\frac{l_{i+1} - l_i}{l_n \theta}$
11	Показатель интенсивности линейного роста популяции по Е. Балону (1964)	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{l_{i+1} - l_i}{l_i}$
12	Показатель среднего размера вида по Е. Балону (1964)	$\frac{l_n}{n}$
13	Относительная скорость роста по В. Л. Брюзгину (1969)	$\frac{l_{i+1} - l_i}{l_0 \theta}$
14	Коэффициент роста (Венецкий, Венецкая, 1974)	$\frac{l_{i+1}}{l_i}$
15	Средний коэффициент роста (Смирнов и др., 1972)	$\sqrt[n]{\frac{l_n}{l_0}}$
16	Приросты приростов (Мина, Клевезаль, 1976)	$l_i - 2 l_{i+1} + l_{i+2}$

Пр и м е ч а н и е: l_i, l_{i+1} — размер (длина тела) рыбы в возрасте t_i, t_{i+1} — соответственно; $i = 0, 1 \dots n$, θ — интервал дискретности: $\theta = t_{i+1} - t_i$.

И. И. Шмальгаузен (1928, 1935) обнаружил, что относительный прирост по Ч. Майноту (1908) при интенсивном росте, а также при больших интервалах дискретности приводит к огромным ошибкам. Более хорошая оценка относительной скорости роста получается при вычислении ее по формуле С. Броди (1945):

$$\frac{2(l_{i+1} - l_i)}{\theta(l_{i+1} + l_i)}.$$

Однако наилучшая оценка достигается при использовании формулы, предложенной независимо друг от друга И. И. Шмальгаузенем и С. Броди (Шмальгаузен, 1935). Их формула удельной скорости роста неоднократно подвергалась критике (Брюзгин, 1963, 1969; Живков, 1972; Дячук, 1974) на том основании, что она, якобы, применима только для экспоненциального роста, который на практике выполняется очень редко. Как указали М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976) средняя удельная скорость роста, определенная как:

$$\frac{1}{t_{i+1} - t_i} \int_{t_i}^{t_{i+1}} \left(\frac{1}{l} \frac{dl}{dt} \right) dt,$$

и для линейного роста равна:

$$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{t_{i+1} - t_i}.$$

Ранее в работе Г. Г. Винберга (1966) было показано, что формула остается той же самой при любом типе роста. Это очень отчетливо видно, если в подинтегральном выражении выделить дифференциал, что позволяет произвести интегрирование, не накладывая ограничений на характер роста в интервале

$$t_i \div t_{i+1} :$$

$$\frac{1}{t_{i+1} - t_i} \int_{t_i}^{t_{i+1}} \left(\frac{1}{l} \frac{dl}{dt} \right) dt = \frac{1}{t_{i+1} - t_i} \int_{l_i}^{l_{i+1}} d(\ln l) = \frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{t_{i+1} - t_i}.$$

И. И. Шмальгаузен (1928, 1935), полагая, что на протяжении естественного периода роста произведение удельной скорости роста на время, протекающее с начала роста, есть величина постоянная для отдельных периодов роста, ввел безразмерный показатель — константу роста. Критическая оценка ее была сделана В. В. Васнецовым (1934), Н. И. Чугуновой (1959), В. Л. Брюзгиным (1969). Константа роста широко использовалась в работах А. И. Рабинерсона (1929), М. И. Терской (1970, 1975, 1978), М. В. Мина, Г. А. Клевезаль (1976), Е. А. Ваганова (1978).

В. В. Васнецовым (1934) была предложена «характеристика роста». По его мнению (Васнецов, 1934) при умножении удельной скорости роста на исходную длину тела учитывается зависимость скорости роста от размеров рыбы. Поэтому он считал «характеристику» наиболее точным количественным показателем роста, который рекомендовал применять не только для выделения периодов, но и как показатель роста.

Впоследствии было показано (Шмальгаузен, 1935; Брюзгин, 1969; Живков, 1972; Мина, Клевезаль, 1976), что характеристика не имеет того смысла, который придавал ей В. В. Васнецов, полагая, что с ее помощью учитывается зависимость скорости роста от длины рыбы. Однако этот показатель получил широкое распространение в работах ихтиологов при анализе периодичности роста рыб и пользоваться им рекомендовано даже в важнейших учебных пособиях по ихтиологии (Чугунова, 1959; Никольский, 1974 а, б).

Е. Балом (Balon, 1964) предложены показатели интенсивности линейного и весового роста популяций, представляющие собой среднеарифметические величины относительных линейных или, соответ-

ственно, весовых приростов в процентах, а также показатель среднего размера вида. Критический анализ их сделан М. Живковым (1972).

При изучении относительного роста используются также показатели Л. С. Бердичевского (1964), В. Л. Брюзгина (1969), коэффициент роста (Венецкий, Венецкая, 1974), средний коэффициент роста (Смирнов и др., 1972; Венецкий, Венецкая, 1974).

Следовательно, к настоящему времени предложено большое количество разнообразных показателей роста. Однако, при их анализе почти всегда приводятся только средние величины, что не дает возможности определить их погрешность, оценить достоверность различий в спорных случаях. Поэтому следующей задачей настоящего исследования было обсуждение, классификация показателей роста, указание методики оценки их погрешностей.

Одна из главных задач проблемы роста рыб — определение их возраста в связи с необходимостью решения многих теоретических и рыбохозяйственных вопросов. К настоящему времени разработан ряд методик решения этой задачи Ф. Ройс (1975) выделяет три основных направления: 1) мечение, 2) размерно-частотный метод, 3) определение возраста по годовым кольцам. Эти методы отличаются как по области их применимости, так и по трудоемкости.

Метод мечения состоит в том, что рыб с известным возрастом метят или изолируют. В соответствующие моменты, при необходимости получения данных о параметрах роста, особей измеряют и взвешивают. Указывается, однако (Ройс, 1975; Мина, Клевезаль, 1976), что полученные этим методом результаты следует интерпретировать осторожно, так как рост животных в неволе и природных условиях может сильно отличаться. Кроме того массовое мечение в природе не всегда возможно и может само по себе оказать влияние на рост.

Вместе с тем, учитывая указанные ограничения, с помощью этого метода можно получить обширную информацию о росте рыб с заведомо известным возрастом (Hoffbauer, 1900; Чугунова и др., 1961; Алексеенко, 1979 и др.).

Размерно-частотный метод заключается в анализе вариационной кривой, построенной на основании измерений длин тела рыб (Petersen, 1895). При этом для совокупности возрастных групп должно получиться несколько вершин, каждая из которых соответствует отдельному возрасту. По числу вершин на вариационной кривой судят о числе возрастных групп в улове. Одновременно получают представление о возрастном составе улова.

Вариационные кривые длин тела использовались для определения возрастного состава трески (Petersen, 1895), обыкновенного усача и хариуса (Micha, 1971).

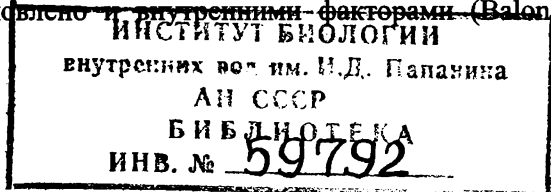
Иногда для определения возраста берутся другие параметры роста, например, вес отолита, вес хрусталика глаза (Burkett, Jackson, 1971).

Однако, размерно-частотный метод требует измерения большого числа особей популяции. Как отмечает М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976), он позволяет определить лишь относительный возраст. Для определения абсолютного нужно располагать дополнительными сведениями о возрасте хотя бы одной из размерных групп, выделяемых на кривой распределения.

Часто указывается и на возможность трансгрессии разных возрастных групп. Вариационные кривые, особенно для особей старших возрастов могут сильно налегать одна на другую. В результате этого вершины, соответствующие отдельным возрастам, проявляются не так отчетливо, что затрудняет определение возраста по данному методу. Все большее распространение в последние годы получают методы определения возраста, основанные на подсчете «годовых» слоев роста, формирующихся в минерализованных структурах организма (чешуе, костях, отолитах) очень удачно названных М. В. Миной и Г. А. Клевезаль (1970) регистрирующими структурами. Часто основным объектом для определения возраста рыб служит чешуя. Первые указания, что на ней имеются кольца, число которых соответствует числу прожитых лет были сделаны еще в 1684 г. А. Левенгуком (цит. по: Никольский, 1974 а). Однако, использование этого метода для рыбохозяйственных целей началось значительно позднее (Hoffbauer, 1900; Johnston, 1905, 1910; Mohr, 1916; Чугунова, 1959 и др.).

Кроме чешуи для определения возраста применяются также отолиты и кости (Клер, 1927; Чугунов, 1926; Световидов, 1929; Чугунова, 1959; Мина, 1965, 1967, 1973 а; Мина, Токарева, 1967; Мина, Клевезаль, 1970, 1976). Неоднократно давались рекомендации не ограничиваться для определения возраста рыб какой-либо одной регистрирующей структурой, например, чешуей (Чугунов, 1926; Frost, Kipling, 1959; Bilton, Jenkinson, 1968; Мина, 1973; Дгебуадзе, 1975; Мина, 1975). Подобные рекомендации обусловлены особенностями формирования структур в процессе роста. Так, указывается на различные числа колец на чешуях из разных частей тела (Thompson, 1923).

Отмечается различие в возрасте при закладке чешуи у разных видов рыб (Mathews, Williams, 1972; Cierpielewski, 1975) наличие на ней добавочных колец (Lee, 1920; Thompson, 1923; Чугунова, 1959, 1961; Linfield, 1973; Steinmetz, 1973), особенно для рыб, обитающих в среде с не сильно выраженными сезонными изменениями (De Bont, 1967; Menon, 1950; Daget, 1952). Появление дополнительных колец может быть обусловлено и внутренними факторами (Balon, 1971, 1972, 1975).



Указывается (Мина, 1976), что на срезах лучей плавников, как правило, гораздо меньше добавочных колец чем на чешуе и отолитах, но зато существует возможность отсутствия и некоторых годовых отметок. Это может приводить к значительным систематическим ошибкам определения возраста, особенно, если используется структура, число колец на которой не соответствует возрасту рыб.

Отметим, что при определении возраста в настоящее время широко используется наиболее простой и доступный визуальный анализ регистрирующих структур (Чугунова, 1959; Правдин, 1966 и др.). С его помощью удалось выявить различные стороны жизнедеятельности рыб. Вместе с тем этот метод обладает и рядом недостатков — в ряде случаев он не обеспечивает полноту извлечения информации, содержащейся в регистрирующей структуре, не может гарантировать необходимую точность определения возраста. Даже предварительное промывание и окрашивание структур иногда не позволяет достаточно уверенно интерпретировать образования на них, в частности, разделять и дополнительные кольца (Burnett, 1969; Sych, 1970 и др.).

Возникает необходимость введения и анализа числовых характеристик регистрирующих структур. Одной из таких характеристик служит кривая распределения, построенная по величине стандартного промера относительно четких годовых элементов структур (Мина, 1973 б). При этом значения промеров годовых элементов группируются вокруг наиболее вероятных, модальных значений. По данным М. В. Мины (1973 б) использование подобных кривых при оценке годовых зон увеличивает воспроизводимость оценок возраста микижи до 75—90%, тогда как при простом подсчете составляет 15—55%.

По воспроизводимости оценок возраста можно в определенной степени судить о величине статистической ошибки: чем больше воспроизводимость, тем, в среднем, меньше статистическая погрешность. Более точно ее количественная оценка может быть выполнена статистическими методами. Таким образом, следующая задача настоящего исследования — дальнейшее развитие методики оценки точности визуального определения возраста рыб.

Более полную информацию о регистрирующих структурах можно получить, количественно анализируя их локальные области, например расстояния между склеритами или ширину склеритов по радиусу чешуи. Части регистрирующей структуры, отличающиеся по некоторому признаку от других ее частей М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1970) назвали элементами.

Существуют различные способы преобразования информации об элементах структур к виду, удобному для дальнейшего анализа. Наиболее простой из них, но, к сожалению, трудоемкий, связан с измерениями размеров избранных элементов под микроскопом (Winge, 1915; Sato et al., 1958; Sato, 1959; Бивен, 1961; Кoo, 1962; Крогиус,

1970; Куликова, 1970 и др.). При этом иногда используются целлюлозные реплики чешуи (Чугунова, 1959). М. Грэхем (1929) получал изображения чешуи при помощи проектора Эдингера, отмечая на бумаге размеры склеритов. Р. Кавасима и К. Кюсин (1964) проводили измерения отпечатков чешуи на пластиковых пластинках под проекционным аппаратом фирмы «Олимпас». Р. Майором и др. (1972) для получения сканограмм реплик чешуи использовалась профилометрия. Из различных аппаратурных способов преобразования информации, содержащейся в регистрирующих структурах, все большее распространение получают фотометрия, предложенная Т. Ишихарой (1963) для описания оптической структуры ушных пробок китов, М. В. Миной (1965) для анализа шлифов отолитов трески, Е. А. Вагановым и др. (1972) — для исследования структуры годовичных слоев древесины, Р. Майором и др. (1972), А. И. Гончаровым и М. М. Сметаниным (1973) — для изучения склеритной структуры чешуи рыб. Широкое распространение фотометрии, (Мина, 1967; Мина, Токарева, 1967; Мина, Клевезаль, 1970; Van Utrecht, Schenkan, 1972; Гончаров, Сметанин, 1974, 1979; Сметанин, 1976, 1978, 1979; Сметанин, Касьянов, 1979; Сметанин и др., 1975; Васильков, 1977; Сметанин, Ваганов, Терскова, 1977; Ваганов, 1978) обусловлено относительно высокой точностью и длительностью информации, получаемой с ее помощью, хотя в ряде случаев определенные преимущества имеют и другие методы, например, профилометрия. Информация об изменении оптической плотности регистрирующих структур рыб используется для дифференциации территориальных группировок, при экологической характеристике сезонов роста за время жизни особей, для определения параметров ритмов роста, усовершенствования методик определения возраста.

Обработка микрофотограмм производится, как правило, с использованием полуавтоматических или автоматических устройств. Отмечается, что в кривых оптической плотности наряду с общими закономерностями присутствуют и сильные флуктуации. Небольшая длина рядов и нестационарность реализаций иногда накладывает ограничения на использование некоторых математических методов обработки. Резюмируя вышеизложенное, можно утверждать, что в настоящее время при математическом описании процесса роста рыб наибольшее распространение получили детерминистские модели. Вместе с тем анализ литературных данных показывает, что одно из существенных свойств анализируемых процессов — их разнообразие и изменчивость, что обусловлено действием сложного комплекса взаимосвязанных факторов. При изучении таких процессов трудно утверждать с достоверностью, что они будут идти строго определенным образом. Однако часто есть основания полагать, что им свойственна статистическая устойчивость. Это указывает на перспективность вероятностного подхода к данной проблеме.

1.2. ОПИСАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ

Одной из важнейших характеристик структуры рыбного сообщества считаются особенности пространственного размещения рыб. Особи размещены в пространстве, как правило, не равномерно, а образуют агрегации — скопления, плотность организмов в которых достоверно выше, чем в соседних областях (Баканов, 1980, 1984). Считается (Поддубный, 1971), что неравномерность распределения рыб как в естественных водоемах, так и в водохранилищах определяется пятнистостью распределения стадий, обладающих комплексом условий, необходимых для отправления их жизненных функций. Показано (Павлов и др., 1981), что горизонтальное распределение рыб в руслах рек связано с их видовой и возрастной структурой, а также со степенью кривизны русла, которая определяет гидравлическую структуру потока. Выяснено, что концентрация покатников, а иногда их видовой состав меняются по длине реки, что связано с распределением нерестилищ в водоеме и с удаленностью от их створа лова, с видовой спецификой развития миграционного поведения рыб (Павлов и др., 1981).

Оценка степени агрегированности рыб и их кормовых объектов очень важна. Экспериментально показано, например, что увеличение степени агрегированности пищи существенно сказывается на условиях нагула рыб (Ивлев, 1977). Для количественной оценки агрегированности широко используются методы, основанные на применении теоретических статистических распределений и индексов (Василевич, 1969; Корников, 1980; Баканов, 1980, 1984; Баканов, Сметанин, 1981; Поддубный, Сметанин, 1991; Сметанин, 1991).

К настоящему времени предложено несколько классификаций пространственных распределений организмов. Согласно наиболее распространенной из них (Василевич, 1969), выделяют 3 основных типа распределения:

1. Если распределение особей имеет небольшую вариабельность, особи находятся одна от другой на одинаковом расстоянии, то распределение называется регулярным. Регулярное распределение относится к типу недорассеянных, при котором дисперсия (D) меньше математического ожидания (M): $D < M$ (Корников и др., 1979).

2. Если каждая особь имеет равную вероятность встретиться в любой точке биотопа, такое распределение называется случайным или равномерным. При равномерном распределении $D = M$.

3. Если особи образуют скопления в одних участках биотопа, а в других встречаются редко, то распределение называется пятнистым, контагиозным (Cole, 1954) или агрегированным. Агрегированные распределения считаются перерассеянными, в этом случае $D > M$.

Индексы агрегированности

№ п/п	Название индекса	Формула индекса
1	Агрегированность (Svedberg, 1922)	$D = \frac{\sigma^2}{M}$
2	Скученность (David, Moor, 1954)	$J = \frac{\sigma^2}{M} - 1$
3	Средняя скученность (Lloyd, 1967)	$\dot{m} = M + \frac{\sigma^2}{M} - 1$
4	Пятнистость (Lloyd, 1967)	$C = \frac{\dot{m}}{M}$
5	Индекс Мориситы (Morisita, 1959)	$J = N \frac{\sum_{i=1}^n x_i^2 - \sum_{i=1}^n x_i}{(\sum_{i=1}^n x_i)^2 - \sum_{i=1}^n x_i}$
6	Параметр К отрицательного биномиального распределения (Waters, 1959)	$K = \frac{M^2}{\sigma^2 - M}$
7	Индекс Тейлора (Taylor, 1961)	$B = \frac{2 \lg \sigma - \lg a}{\lg M}$
8	Показатель неоднородности структуры сообщества (Федоров, 1973)	$U = \frac{M_r}{M}$
9	Коэффициент агрегированности двухпараметрического распределения (Смуров, 1975)	$K_a = 1 - \frac{M}{m}$
10	Коэффициент агрегированности трехпараметрического распределения (Смуров, Романовский, 1976)	$K_A = \frac{\dot{m} - M}{M - m}$

Из конкретных видов распределений для описания размещения организмов часто используется отрицательное биномиальное распределение (Бреев, 1972; Баканов, 1984). При этом агрегированность

оценивается индексом $C = 1/K$, где K — параметр, вычисляемый по способу моментов или методом максимального правдоподобия (Баканов, 1984).

Если считается, что распределение скоплений и распределение внутри скоплений пуассоновское, то размещение организмов на исследуемой площади в целом соответствует распределению Неймана.

Если скопления особей распределены по площади случайно, т. е. их число на площадке подчиняются распределению Пуассона, а каждое скопление состоит из одной особи плюс случайное число их, то размещение особей соответствует распределению Томаса.

При практической оценке степени агрегированности размещения организмов используются различные количественные показатели. Наиболее часто встречающиеся в литературе индексы и соответствующие им формулы, приведены в табл. 2. Таким образом, для анализа размещения организмов в пространстве предложено несколько типов распределений, а для агрегированности — соответствующие индексы. Однако не у всех индексов были приведены стандартные погрешности. Кроме того представляется весьма полезным более детальное исследование статистической структуры вариаций пространственной плотности животных, в частности рыб. Поэтому в задачу настоящего исследования входила оценка стандартных погрешностей индексов агрегированности, выявление и интерпретация статистической структуры колебаний пространственного распределения рыб.

1.3. ИЗУЧЕНИЕ МИГРАЦИЙ

Одной из важных проблем экологии рыб является проблема их ориентации при миграциях. Протяженность миграций отдельных видов рыб позволяет предположить, что мигранты обладают навигационными способностями, позволяющими им достаточно точно определить направление пути и достигать заданных географических точек.

К настоящему времени предложено несколько классификаций миграций. По одной они делятся на активные, пассивные и смешанные активно-пассивные (Павлов, 1970). По классификации, предложенной Г. В. Никольским (1963), миграции разделяют на нерестовые, кормовые и зимовальные. А. Г. Поддубный и Л. К. Малинин (1988) выделяют еще один тип миграций — вынужденные миграции, возникающие под воздействием каких-либо неблагоприятных условий обычно непериодического характера (заморные явления, падение уровня воды, загрязнение). Имеются классификации миграций по от-

ношению к направлениям течений, к солености воды, по образу жизни и местообитанию рыб (Никольский, 1963, 1974; Шмидт, 1947; Поддубный, 1971; Малинин, 1981).

Причины, вызывающие миграции, объясняются по-разному. Иногда миграции рыб связываются с гидрографическими и гидробиологическими факторами, оказывающими влияние на направление и протяженность миграционных путей. Так, например, значение миграций связывается с уходом производителей из мест, изобилующих икрой и врагами ранней молодежи (Васнецов, 1953), или с историей происхождения видов и бассейнов. Анадромные миграции находили свое объяснение в смещении пресноводной и морской ихтиофауны в периоды трансгрессии морских водоемов, а удлинение речных путей нерестовых миграций было объяснено все возрастающей разобщенностью нерестилищ и мест нагула в результате трансгрессий, регрессий и тектонических процессов.

Иногда непосредственным стимулом нерестовой миграции считается начало созревания половых продуктов. Но, как показывают наблюдения, этот фактор связан с началом миграции далеко не у всех рыб. Многие рыбы начинают нерестовую миграцию, когда половые железы у них развиты еще слабо (самец кеты, осетровые, озимая раса лосося) (Гербицкий, 1965).

Имеются ссылки на вероятную гормональную природу миграционного импульса (Державин, 1947 и др.). Считается, что в связи с миграцией приобретает большое значение значение эколого-гистофизиологическое исследование гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (Баранникова, 1964).

Существует несколько точек зрения о механизмах навигации рыб. Предположение об отсутствии навигации рыб при миграциях находится в сильном противоречии с многочисленными экспериментальными данными о точности определения производительности зон нереста при большой протяженности пути (Мантейфель, Якоби, 1967).

Есть мнение, что в ориентации рыб преобладающее влияние на всем пути миграции или участке его имеет какой-либо один ориентир.

А. Гипотеза астронавигации.

Из всех существующих гипотез навигации животных наиболее распространенной является так называемая астронавигационная (Hasler, Wisby, 1958; Gunning, 1959, 1965).

Считается, что ориентиром для рыб, совершающих путешествие ночью служит либо общая картина неба, либо луна. Если животные плывут в светлое время суток, то они ориентируются по солнцу.

Исследования Хаслера (1958) подтверждают астронавигационную гипотезу об ориентации некоторых рыб при миграциях: мальков ушастых окуней приучали плыть в определенное время суток под определенным углом к солнцу. В течение дня угол ориентации изменился таким образом чтобы скомпенсировать суточное движение солнца, то есть углы ориентации периодически повторяются через каждые 24 часа. Считалось, что восход и заход солнца служат важными датчиками времени, регулирующими изменение угла ориентира животных в соответствии с суточными перемещениями солнца в данной местности. При непрерывном освещении период изменения угла ориентации несколько отличается от 24 часов (Хаслер, Швассман, 1964).

Бремер и Швассман (1961) на основании изучения ушастых окуней, находившихся в стадии икринки, пришли к выводу, что механизм ритмического изменения угла ориентации должен быть включен в их физиологический аппарат, так как эти рыбы начинают вносить поправку на суточное перемещение солнца сразу же после перевода их в условия естественного освещения. Когда ушастых окуней Северного полушария перевозили на самолете на экватор и даже в Южное полушарие, оказалось, что направление движения рыб относительно сторон света изменялось на угол, равный разности между азимутами Солнца на первоначальной и новой широтах. Выяснилось, что адаптация рыб к резким сдвигам времени года шла очень медленно, а к небольшим сдвигам рыбы приспособлялись хорошо (Хаслер, Швассман, 1964).

Однако астронавигационную гипотезу нельзя считать окончательно доказанной. Наблюдалось, что иногда рыбы не ориентируются по солнцу, даже если оно было на небе. Показано также, что многие виды рыб направленно мигрируют даже при отсутствии солнца. Отмечается, что в районах верхних морей, где обитают лососи, все время преобладает сплошная облачность. Летом 70—80% времени небо закрыто. Для луны и звезд эти условия еще хуже. Смещение солнечного образа поверхностными волнами на воде тоже может создать некоторые трудности для ориентации рыб по солнцу, хотя утверждается (Leibowitsch, 1965), что расплывчатые сигналы принимаются нервной системой в некотором среднем положении.

Следует считаться и с поглощением света водой. Последние следы солнечного света обнаруживаются невооруженным глазом до глубин 400—500 м. На большие глубины свет солнца практически не распространяется (Протасов, 1968). То есть гипотеза астронавигации не объясняет навигацию глубоководных рыб. Таким образом, учитывая наличие астроориентиров, способность многих рыб различать и учитывать изменение их положения можно считать, что в безоблач-

ное время суток некоторые поверхностные рыбы могут пользоваться астроориентирами. Для рыб, мигрирующих глубже, этот фактор отпадает (Мантейфель, Наумов, Якоби, 1965).

Б. «Химическая» гипотеза навигации рыб.

Хаслер и Уисби (1951), изучая возвращения лососевых в родительские притоки, предположили, что речная вода обладает характерным устойчивым запахом, к которому рыбы привыкают и запоминают во время пребывания в данной реке.

Для проверки этой гипотезы группу *Hyborchynches notatus* тренировали различать запах двух речных притоков. У контрольных рыб выключали обоняние с целью доказать, что в данных опытах различался только запах. После повреждения обонятельного чувства рыбы не реагировали на запах воды. Химический анализ воды указывал на то, что решающим фактором в различении воды была общая азотная фракция. Рыбы, натренированные в натуральной воде, не реагировали на минеральный осадок, дистиллированную воду (Hasler, Wisby, 1951). Эксперименты показали, что водная масса «родной» реки длительно сохраняет специфичность за пределами нерестилиц (Скопинцев, 1947) и несмотря на смешивание и потоки замаскировать добавлением других веществ, этот запах остается доступным для распознавания (Walker, Hasler, 1949).

Многочисленные перевозки икры Европейских лососей в чужие реки дают возврат рыб после морского периода в эти новые реки, а не в ту, где нерестились их родители (Donaldson, Allen, 1958; Carlin, 1955; Lindroth, 1963). Это же не произошло с потомством дальневосточных лососей, перевезенных в реки побережья Ледовитого океана (Бакштанский, 1967).

П. Ю. Шмидт тоже отмечает, что если в каком-нибудь притоке реки выпускались меченые мальки дальневосточных лососей, выведенных из икры, отложенной в верхних притоках, то взрослые рыбы в огромном большинстве (98%) поднимались выше по реке, и их ловили ближе именно к тем притокам, где была отложена икра, т. е. запоминание места нереста дальневосточными лососями происходит, по-видимому, на более ранней стадии развития рыбы.

Экспериментально установлено изменение состава органических веществ, содержащихся в морской и речной воде. В морской воде, например, речные взвеси потеряли за 6 месяцев 18% азотных соединений и 51% фосфорных (Скопинцев, 1947)

Учитывая эти явления, можно предположить, что чувство обоняния мигрирующего лосося, например, довольно точно направляет рыбу, если она находится на расстояниях порядка 74 км от места впадения реки в океан. При больших расстояниях «химическая» гипотеза ориентации лососей пока не получила достоверного подтверждения.

В. Гипотеза инерциальной навигации рыб.

Гипотеза инерциальной навигации предполагает ориентацию в пространстве более или менее нормально посредством одних лабиринтных рецепторов, иначе говоря, при участии одного вестибулярного аппарата (Беритов, 1961 и др.). Предполагается, что животные регулируют свои передвижения на определенные расстояния, а также углы поворота на основании лабиринтных раздражений. Выяснена высокая эффективная длительная компенсация углов поворота при движении рыбы. Считается, что угловая компенсация зависит от восприятия вращения, которое у позвоночных, вероятно, ощущается механическими возбуждениями полукружных каналов. Делается вывод о возможности дальнейшей ориентации с помощью биологической инерциальной системы, о полезности этого ориентационного механизма особенно тогда, когда направление передвижения должно утверждаться, а управляющая воздействия внешней среды незначительна. Таким образом, экспериментальные данные говорят о наличии у рыб инерциальной системы навигации, однако она не является достаточно точной, чтобы быть единственной системой навигации при миграциях на большие расстояния.

Г. Электромагнитная гипотеза навигации рыб.

Заманчивой и привлекательной кажется многим исследователям электромагнитная гипотеза навигации рыб, поскольку она не требует от рыбы ни сложных астрономических расчетов, ни знания гидрологической карты водного участка. Эта гипотеза предполагает, что электромагнитное поле является информационным полем при навигации рыб и требует доказательства следующих основных положений: наличие в воде ориентиров электромагнитного характера, которые могут дать рыбе информацию о направлении движения; способность различать эти ориентиры.

В середине прошлого века русский академик А. Ф. Миддендорф (1855) выдвинул теорию ориентации животных по магнитному полю Земли. Магнитное поле Земли в промежутках времени, малых по сравнению с историческими эпохами, можно рассматривать как постоянное поле с наложением на него переменного, амплитуда которого на несколько порядков меньше постоянного (Яновский, 1958). Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о восприятии рыбами магнитного поля (Холодов, 1958). Однако почти во всех опытах использовались поля сильно превосходящие земное. Отмечается, что магнитное поле действует как условный раздражитель на рыб (Холодов, 1958). В ответ на кратковременные воздействия (10—20 с) полем с напряженностью 10—30 эрстед у рыб (караси, колюшки и др.) вырабатывался электрооборонительный условный

рефлекс. Магнитное поле повышало также двигательную активность у рыб. В опытах с колюшками активность возрастала на 64% под действием поля с напряженностью 50—150 эрстед (Холодов, 1958). Поддубный А. Г. (1965) установил, что пересаженные в незнакомый бассейн рыбы в 87,5% случаев и местные особи в 50% случаев движутся в направлении магнитного меридиана. Это происходит на определенных участках миграционного пути при движении рыбы в водной массе с однородными гидрофизическими показателями и проявляется тем чаще, чем большее число этих показателей оказывается стабильным. Поддубный считает, что полученные результаты указывают на возможность геомагнитной ориентации рыб. Серьезным подтверждением высказанного предположения могут служить результаты Ю. А. Холодова (1958) по выработке у рыб случайных рефлексов на действие электромагнитного поля и особенно факт повышения чувствительности к магнитному полю у животных с выключенными зрительными и обонятельными анализаторами. Однако А. Г. Поддубный вполне обоснованно считает, что окончательное суждение по этому вопросу может быть принято только после выяснения возможности восприятия рыбами слабых (порядка 1 э) природных магнитных полей и изучения соответствующих рецепторов (Поддубный, 1965).

В 30-х годах нашего столетия было открыто существование электрического тока в морях. Стало известно, что градиент потенциала для электрических токов протекающих в морях, составляет десятки мв/км (Миронов, 1948). Учитывая, что у рыб удалось выработать условный рефлекс на весьма малые изменения градиента эл/поля и на электрические импульсы различной длительности (Lissman, 1963), высказывались предположения о том, что в дельнейших миграциях рыб (в частности, лососей), основную роль играют ориентиры, связанные с характерным рельефом градиентов потенциала.

Изучение теллурических токов показывает, что наиболее длинные периоды вариаций, доступных измерению, составляют примерно сутки (Поддубный, 1971), причем амплитуда суточных вариаций теллурических токов меньше, чем амплитуды вариаций от 0,5 сек до 1 часа, т. е. последние будут дезориентировать рыбу, если она попытается для своей ориентации воспользоваться квазипостоянным (в течение полусуток) полем суточной вариации.

Таким образом, учитывая непостоянство теллурических токов (по направлению и величине) во времени и относительно небольшую величину магнитного поля Земли, можно предположить, что ориентация рыб с использованием ориентиров электромагнитного характера возможна, но нельзя считать ее важнейшей на всем пути миграции.

Д. Акустическая гипотеза навигации рыб.

Ю. Д. Подлипалин (1963) выдвинул оригинальную гипотезу ориентации рыб при миграциях. Изучая звучание рыб Японского моря, он обнаружил, что зоны прибрежья и открытых его участков различаются по составляющим их шумам. Он предположил возможность использования рыбами таких естественных меток-участков моря, по которым рыбы могут ориентироваться в море при миграциях.

Водные пространства наполнены большим количеством различных звуков. Характер шумов создаваемых различными факторами, отличается как набором звуковых частот, так и их интенсивностью. В работах В. Р. Протасова (1968, 1978) анализируются данные по шумам Черного моря, делается вывод о топографической мозаике его шумов. Резко различаются по шуму различные участки прибрежья, различаются между собой шумы береговой и открытой зон моря. Шумы береговой зоны обычно состоят из механических звуков прибоя, грохота от перекачивания камней и многочисленных звуков водных организмов. В зонах открытого моря, удаленных от берега на 1—2 км присутствуют обычно только механические шумы волнения. Таким образом, в различных водоемах и даже их участках состав шумов определяют различные компоненты.

Таким образом, наличие определенных источников звука в водоемах, способность рыб определенным образом реагировать на него позволяют сделать вывод о том, что миграционные пути стай многих рыб (ставрида, хамса и др.), проходящие вдоль берегов вероятно, связаны с акустической ориентацией рыб, которые используют для этого характерную звукограмму. Однако вряд ли акустическая ориентация является основной на всем пути миграции рыбы, особенно вдали от берега.

Е. Роль гравитационных волн в навигации рыб.

Было установлено, что при активных перемещениях рыбы в среде возмущенной гравитационными волнами, влияние возмущенной среды на тело рыбы, будет определяться соотношением L/λ , где L — длина рыбы, λ — длина гравитационной волны, курсовым углом и характером орбитального движения частиц воды на глубине погружения рыбы. Кроме того, траектория движения рыбы зависит от соотношений между скоростью движения рыбы и скоростью орбитальных движений частиц воды (Протасов, Подлипалин, Круминь, 1967). Как показано большинством авторов, смещение воды относительно тела рыбы может восприниматься органами чувств системы боковой линии. Вычислено, что при условии L , предельная глубина, на которой рыба еще воспринимает орбитальные движения частиц боковой линии не превышает 10 м. В случае же когда рыба находится у дна,

нет ограничения на λ , и предельные глубины могут достигать существенных величин. Например, волны длиной 100 м и высотой 3 м должны возбуждать рецепторы боковой линии до глубины порядка 500 м (Протасов, Подлипалин, Круминь, 1967).

Известно, что над определенными акваториями внутренних водоемов (Васильев, 1965), морей и океанов направление ветров относительно стабильно, а порождаемые ими волны обладают еще большим постоянством в направлении. Гравитационные волны, точнее возмущение вызванные ими, могут нести и другую информацию, Так как характер орбитальных движений частиц воды под действием гравитационных волн зависит от соотношения глубины водоема и длины волн, то, регистрируя его изменения, рыба может получать информацию о степени удаленности ее от берегов, изменениях рельефа дна и т. п. (Протасов, Подлипалин, Круминь, 1976).

Возражением этой гипотезе является тот факт, что рыбы мигрирующие на большой глубине не всегда могут чувствовать возмущения, вызванные гравитационными волнами, т. е. использовать поверхностные волны в ориентации и навигации могут лишь рыбы, мигрирующие вблизи от поверхности воды, но и они могут получить верную информацию о направлении движения от поверхностных волн не всегда, т. к. направления ветров (которые порождают волны) зависят от очень многих причин и не всегда и везде стабильны в такой степени, чтобы поверхностные волны явились важнейшей вехой в навигации рыб на всем пути миграции. Однако, возможность существования такого способа ориентации следует учитывать при анализе миграционных перемещений рыб.

Ж. Рельеф дна, как ориентир при навигации рыб.

Эта гипотеза придает большое значение рельефу дна и линии берегов в водоемах для ориентации рыб при миграциях. Известно, что различать рельеф дна могут, так называемые донные рыбы, обитающие в грунте дна или плавающие непосредственно над дном (например, представители семейства камбаловых). Такая привязанность ко дну обуславливает, конечно, и распространение этих рыб и их миграции, которые в значительной мере определяются свойствами и рельефом дна (Шмидт, 1974).

Некоторые полупроходные и проходные рыбы при миграции в реке тоже могут использовать рельеф дна для навигации. Получены, например, опытные данные о сходстве очертаний берегов с миграционными путями проходных рыб (осетр) в реках (Поддубный, 1967, 1971; Поддубный, Малинин, 1988). Естественно, что пользоваться рельефом дна для ориентации могут только рыбы, которые могут различать дно, т.е. рыбы мигрирующие вблизи дна.

3. Течения как ориентир для навигации рыб.

По этой гипотезе предполагается, что течение играет большую роль в выборе направления миграции рыб, т. к. движение воды является одним из главных факторов внешней среды, служащих рыбам для ориентировки (Шмидт, 1947).

Отношение рыб к движению воды может быть различным: в одних случаях рыба обнаруживает «реореакцию» (Павлов, 1966, 1970, 1979; Павлов и др., 1982) и движение против течения, в других случаях идет по течению. Степень восприимчивости этих раздражений у разных рыб очень различна. В настоящее время еще не достаточно ясно комплексом каких способов осуществляется ориентация рыб на течение. Наиболее доказано наличие в этом комплексе зрительной корректировки по собственному сносу относительно неподвижных ориентиров или особей своего и другого видов, идущих с другой скоростью в данном или соседнем потоке.

Считается (Дислер, 1960), что одновременно с рецепцией местного давления открыто расположенным чувствующим бугоркам рыба способна с помощью глубоко лежащих невромастов боковой линии принимать инфразвуковые волны, отходящие от дна и любых других тел.

Есть мнение, что даже очень слабые морские течения, воспринимающиеся рыбами, могут служить во многих случаях направляющим ориентиром в миграции рыб (Шмидт, 1947; Марти, 1959). Ю. Ю. Марти считает, что направление движения рыб прежде всего зависит от распространения водных масс. Например, он полагает, что нагульные миграции трески к берегам Новой Земли связаны с Атлантическим течением. Конечно, течения должны влиять на направление движения и затрачиваемые усилия рыб при миграциях. Наиболее полное воздействие оказывается течениями при пассивной миграции икры и молоди рыб. Как икра так и личинки увлекаются течением и почти совершенно пассивно несутся в массе воды.

В некоторых случаях есть постоянные сильные течения, соединяющие кормовую зону и зону нереста (Гольфстрим для угрей). Проходные рыбы тоже могут использовать для ориентации течение рек при нерестовой миграции. В большинстве случаев нет таких течений, которые бы направляли рыб «стартующих» из разных широт, разбросанных зон кормления, которые оканчивались бы в одной и той же нерестовой зоне. Скорости и направления течений часто совершенно не соответствуют скоростям и направлениям мигрантов.

Каждой водной массе (Буторин, 1969), обладающей отличными от соседних водных масс динамическими характеристиками, можно

сопоставить в соответствие какой-то средний масштаб неоднородности. Этот средний масштаб становится объективной характеристикой водной массы. При переходе от одной водной массы к другой, соседней с ней, средний масштаб неоднородности меняется, указывая положение границ раздела. Полагая, что рыбы могут различать одно течение от другого, нельзя утверждать, что эти границы раздела не изменяются со временем, из года в год. Таким образом, течение является одним из ориентиров при миграциях рыб, но оно не является главнейшим фактором внешней среды на всем пути миграции из-за своей нестационарности в пространстве и времени.

Выявление влияния факторов внешней среды на миграции рыб затрудняется тем обстоятельством, что, как в море, так и в пресных водах, наблюдается действие комплексов этих факторов и далеко не всегда можно с уверенностью сказать, который из них оказывает наибольшее влияние (Мантейфель, Якоби, 1967).

Один из основных методов изучения миграций — мечение (Правдин, 1966; Поддубный, 1971; Малинин, 1981). При этом использование простых меток (Гильберта, Лея, Персона и др.) позволяет документировать только места первичной и вторичной поимок. Наличие необходимых технических средств позволяет в настоящее время с достаточной точностью осуществлять продолжительную регистрацию движения рыб, используя различные способы дистанционных наблюдений (Miller, 1954; Поддубный и др., 1978). Основными способами дистанционных наблюдений, применяемых в разных странах и усиленно разрабатываемых в настоящее время, являются визуальные наблюдения с помощью аквалангов, батискафов, подводных лодок и телевидения, гидролокация или мечение рыб механическими или электронными метками.

Телеметрические работы, проведенные лабораторией ихтиологии ИБВВ РАН (Поддубный, 1971; Сметанин, Поддубный, 1973; Поддубный, Малинин, 1988) позволили выяснить некоторые общие закономерности миграций отдельных видов рыб.

В качестве критерия ориентационной способности принималось (Поддубный, 1971) отношение фактически пройденного пути к спрямленному расстоянию между точками начала и конца движения. Показано, что ориентационная способность рыб зависит от ряда факторов, в частности, от условий среды.

В целом, существование в гидросфере ряда информационных показателей, наличие сильно развитой системы анализаторов у рыб позволяет представить ориентацию рыб при миграциях как сложное, многофакторное явление, анализ которого также может быть выполнен статистическими методами.

1.4. МЕТОДЫ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Рациональное управление рыболовством вызывает необходимость достаточно точных количественных методов оценки численности рыб. Один из основных методов оценки динамики численности — метод математического моделирования. Предложено несколько классификаций моделей, применяемых при изучении динамики численности рыб (Ивлев, 1961; Watt, 1962; Gulland, 1962; Меншуткин, 1964, 1971; Буханевич и др., 1974; Бургин и др., 1981).

Согласно одной из классификаций — по характеру внутренних и внешних связей (Меншуткин, 1964), иными словами, по типу зависимости между предыдущими и последующим состоянием модели можно разделить на детерминистские, вероятностные и неопределенные.

К настоящему времени наибольшее распространение получили модели первого типа, причем основоположником применения детерминистских моделей к динамике численности рыб считается Б. И. Баранов (1918), впервые давший количественное решение задачи о рациональном рыболовстве. При этом Ф. И. Баранов (1918) принимал линейную зависимость между возрастом и длиной рыбы и кубическую зависимость между весом и длиной. В его модели предполагалось, что общее количество выживающих мальков обусловлено только внешними факторами, причем факторы считались неизменными. Не учитывалась также обратная связь между поколением и численностью нерестовой части популяции.

Усовершенствуя модель Ф. И. Баранова (1918), Рикер (Ricker, 1944) использовал для описания весового роста рыб экспоненциальное выражение. Большую работу в этом направлении провели Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957), применяя формулу Берталанфи. Кроме того в ряде работ (Yamanaka, 1954); Beverton, Holt, 1957; Tanaka, 1962) уточнялся предельный возраст рыб в популяции. При определении величины оптимального вылова и оценке эффекта того или иного изменения режима рыболовства использовались изоплетные диаграммы улова в зависимости от интенсивности рыболовства и избирательности орудий лова (Biverton, Holt, 1957; Chatwin, 1958; Tanaka, 1962; Засосов, 1970, 1976; Меншуткин, 1971). Бивертон и Холт (1957) сделали попытку получения аналитического выражения для вылова при учете зависимости смертности от возраста или от плотности популяции, но, встретившись с существующими математическими трудностями, перешли к приближенным численным методам. Учитывалось также влияние на улов переменного накопления (Doi, 1951; Beverton, Holt, 1957).

Детерминистское описание численности рыб, основанное на

уравнении Ферхюльста-Пирла было выполнено Грэхемом (Graham, 1939). Показана (Такака, 1957) связь этого описания с моделью Ф. И. Баранова (1918). Дальнейшее усложнение детерминистских моделей связано с учетом полового состава популяции, а также с учетом зависимости между количеством производителей и потомства (Гинзбург, 1969). На основе энергетического подхода к анализу популяций промысловых рыб (Chapman, 1967; Dicke, Paloheimo, 1968) созданы модели в которых учитываются не только численность популяции, но и процессы питания и роста особей. Возможные осцилляции численности рыб обычно описываются дифференциальными уравнениями второго порядка (Сметанин, 1978; Герцев, 1990). Однако даже незначительное усложнение модели создает необходимость приближенного решения дифференциальных уравнений и анализа уравнений в конечных разностях (Graham, 1929; Державин, 1961; Никольский, 1969).

Считается, что исследование достаточно сложных моделей популяций с применением аппарата уравнений в конечных разностях имеет смысл при использовании электронных вычислительных машин (Меншуткин, 1964, 1971). Большой вклад в развитие этого направления внесли работы советского ученого В.В.Меншуткина (1964, 1969, 1971) и других исследователей (Larkin, Hourston, 1964; King, Paulik, 1967; McAllister, 1968; Криксунов, Шаров, 1987; Криксунов, 1988).

Однако при детерминистском описании подразумевается, что изменение численности подчиняется регулярным и однозначным закономерностям и факторы, влияющие на процессы поддаются достаточно точному измерению или оценке, а случайные факторы либо отсутствуют, либо ими можно пренебречь. Современный количественный подход предполагает рассмотрение водных систем как недетерминистских, в частности стохастических, что позволяет учесть наряду с общими тенденциями и отклонения от них. Признается очевидным (Меншуткин, 1971), что вероятностные процессы более адекватно описывают закономерности, лежащие в основе динамики численности рыб. Однако в этой области вероятностное описание еще не получило достаточного развития. В данном направлении имеется лишь несколько работ (Cole, 1954; Рикер, 1957; Larkin, 1963; Меншуткин, 1971; Криксунов, Меншуткин, 1981; Жаков, Меншуткин, 1982; Криксунов, 1988; Суханов, Тиллер, 2001). Поэтому следующая цель настоящей работы — использование вероятностного описания для анализа динамики уловов рыб во внутренних водоемах.

Резюмируя вышеизложенное, можно утверждать, что в настоящее время в экологии рыб наибольшее распространение получили

детерминистские модели. Вместе с тем, анализ литературных данных показывает, что одно из существующих свойств анализируемых процессов — их разнообразие и изменчивость, часто обусловлено действием сложного комплекса взаимосвязанных факторов. При изучении таких процессов трудно утверждать с достоверностью, что они будут идти строго определенным образом. Однако часто есть основания полагать, что им свойственна статистическая устойчивость. Это указывает на перспективность вероятностного подхода к различным проблемам экологии рыб.

ПРИМЕНЕНИЕ СТАТИСТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ПРИ АНАЛИЗЕ РОСТА РЫБ

2.1. СТОХАСТИЧНОСТЬ ПАРАМЕТРОВ РОСТА

В главе I было показано, что одно из существенных свойств процесса роста рыб — наличие вариаций в изменении анализируемых параметров обусловлено воздействием сложного комплекса взаимосвязанных факторов. Совершенно естественно при этом использовать методы, позволяющие вероятностно описывать неравномерность роста.

При наличии статистической устойчивости наиболее адекватным математическим аппаратом для описания подобных явлений служит теория случайных функций (Вентцель, 1998; Янутш, 1973 и др.).

Изменение определенного параметра роста одновозрастных рыб рассматривается нами как стохастический, т. е. имеющий вероятностный характер, процесс, исследуемый с помощью статистических характеристик. При этом каждому моменту времени ставится в соответствие не одно строго определенное значение изучаемого параметра, а некоторая их область с соответствующим распределением вероятности. Иначе говоря, считается, что, формула, описывающая рост одновозрастных особей популяции, не носит характера точного уравнения, предсказывающего изменение веса, длины тела и т. д., а может выражать лишь вероятность этих изменений в определенной области.

Отметим, что детерминистские процессы, описываемые указанными в обзоре литературы алгебраическими и дифференциальными уравнениями, могут считаться предельным случаем вероятностных. То есть, когда вероятность, того, что исследуемый параметр будет иметь только строго определенное значение в каждый момент времени, равна 1 (рис. 1).

При вероятностном подходе описание изменений параметров изучаемой системы сводится к анализу случайных функций, то есть таких зависимостей, которые могут принимать тот или иной конкретный вид, причем заранее точно нельзя предвидеть какой именно, хотя область возможных значений может быть известна. Случайную функцию от времени t обычно называют стохастическим процессом. Согласно развиваемому автором представлению изменение параметра

роста одновозрастных особей популяции при наличии статистической устойчивости наиболее адекватно может быть описано с помощью модели стохастического процесса. Изменение какого-либо параметра роста, например, длины тела отдельной особи, является реализацией процесса. При этом учитывается, что при наличии общих черт в изменении длин отдельных особей могут наблюдаться и индивидуальные особенности.

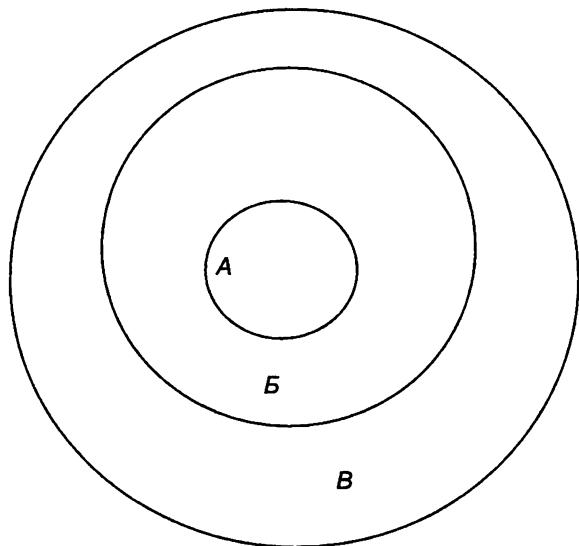


Рис. 1. Классификация математических моделей:
А — множество детерминистских моделей; Б — множество вероятностных моделей; В — множество неопределенных моделей

Следовательно, случайную функцию можно рассматривать как совокупность ее возможных реализаций. В обзоре литературы уже отмечалась затруднительность непрерывной регистрации во времени t многих параметров роста, в частности, длины тела рыб l . В этой ситуации можно воспользоваться и другим, равносильным, но отличным по форме истолкованием случайной функции (Рытов, 1976). Ее можно рассматривать как совокупность случайных величин, зависящих от параметра t . При дискретном изменении аргумента соответствующие ему значения образуют случайную последовательность. Поэтому на практике при изучении весового и линейного роста рыб обычно приходится анализировать случайные последовательности.

Для любого фиксированного аргумента времени, например, для $t = t_1$ получаем сечение $l_k(t_1)$ — случайную величину. Как известно (Вентцель, 1998), полное вероятностное описание каждого сечения

достигается определением интегральной или дифференциальной функции распределения. Однако, на практике часто трудно определить вид функции распределения и обычно используют краткое описание сечения. Оно достигается моментами распределения различного порядка. Наиболее употребительны при этом величины: математическое ожидание m , среднее квадратическое отклонение σ , коэффициенты вариации S , асимметрии A и эксцесса \mathcal{E} .

Математическое ожидание m (t_1) указывает положение центра рассеивания случайной величины в сечении t_1 . Оно связано только с законом распределения и поэтому является не случайной величиной, а числом, характеризующим центр распределения. Статистический аналог m для ограниченной выборки — близкое ему среднее арифметическое

$$x_a = \sum_{i=1}^p x_i \frac{n_i}{n} \quad (2.1.1)$$

где n — общее число измерений, n_i и $\frac{n_i}{n}$ соответственно абсолютные и относительные частоты встречаемости значений.

Считается (Тутубалин, 1972; Румшиский, 1976), что основное определяющее свойство случайной величины — стохастическая устойчивость относительной частоты ее значений и, следовательно, наличие вероятности этих значений. В. Н. Тутубалин (1972) указывает, что исчерпывающего определения понятия статистической устойчивости в настоящее время нет, а Р. Мизесом (1930) сформулированы лишь некоторые требования.

Первое требование заключается в существовании предела относительной частоты наступления интересующего нас события при бесконечном увеличении числа опытов. Однако строгое условие точно не может быть проверено, так как количество реальных экспериментов ограничено.

Второе требование выражается в близости частот регистрируемых событий, вычисленных по разным выборкам (при достаточно большой выборке). Учитывая, что пока не существует универсального способа для решения вопроса о наличии статистической устойчивости (Тутубалин, 1972) нужно либо с необходимой точностью проверять требования Р. Мизеса (1930), либо исходить из общих, хорошо установленных представлений. Правильнее, вероятно, делать и то и другое.

Для детерминистских величин вероятность того, что величина имеет фиксированное значение, равна 1, а для неопределенных указание ее невозможно. Отметим, что в некоторых случаях, например, при исключении грубых погрешностей — промахов (Кассандрова,

статистического разброса. Один из прикидочных методов выявления промахов заключается в проверке отклонения значения показателя роста от среднего значения на величину 2σ или 3σ . Здесь используется тот факт, что вероятность такого отклонения для нормального распределения при одном измерении равна, соответственно, 0,05 и 0,003. Существуют и более точные методы выявления промахов (Касандрова, Лебедев, 1970).

В нашем материале оценка n для густеры возраста 1+, 2+, 3+ выращиваемой в прудах экспериментальной базы Института биологии внутренних вод РАН показала, что для определения средней длины для рыб (\bar{x}) с надежностью 0,95 при абсолютной допустимой ошибке 2 мм нужно брать около 20 рыб. Такого же порядка составляет n при определении \bar{x} с этой же надежностью и ошибкой для карпа 2+ из водохранилища Сьерра-дель-Росарио, Куба (исходные данные были любезно представлены А. Г. Поддубным). Для определения среднего веса карпа с абсолютной ошибкой 10 г (при среднем весе 230 г) нужно взвесить около 200 рыб. Такую разницу в значении n в данном случае можно объяснить вариабельностью веса карпов по сравнению с их длиной.

Нами была произведена (Сметанин, Гордеев, 1977), также оценка объема выборки при определении средних значений длины и веса тела у леща, плотвы, синца, густеры Рыбинского и Угличского водохранилищ. Расчеты показали что, например, для определения среднего размера плотвы возраста 2+ с надежностью 0,95 достаточно 15 особей, тогда как для леща в возрасте 10+ для этой же точности необходимо измерение более 200 особей. Естественно, что при большей абсолютной допустимой ошибке необходимый объем выборки будет меньше. Представляет также определенный интерес выявление степени неупорядоченности процесса роста.

Важной характеристикой неопределенности, неупорядоченности системы служит энтропия (Шеннон, 1963), вычисляемая для дискретности величин по формуле

$$H_1 = - \sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i \quad (2.1.5)$$

где p_i — вероятность нахождения исследуемой системы в состоянии. Функция $H_1(p_i)$ имеет максимальное значение $H_m = \log_2 n$, т. е. достигается максимальная неопределенность системы, если все возможные исходы равновероятны: $p_1 = p_2 = \dots = p_i = \dots = p_n$. Если система имеет только одно состояние, т. е. когда все $P_i = 0$, кроме одной равной 1, то $H_1 = 0$. В этом случае наблюдается полная определенность, однозначность получаемого результата.

Энтропия используется при определении абсолютной

$0 = H_m - H_1$ и относительной $R = 1 - H_1 / H_m$ организации (Ферстер, 1964). При этом для полностью детерминистских систем относительная организация равна 1, для полностью дезорганизованных — 0. Ю. Г. Антомонов (1977) предлагает в качестве предварительной следующую шкалу для классификации их по уровню организации: детерминистские ($0,3 < R \leq 0,1$), квазидетерминистские ($0,1 < R \leq 0,3$), всроятностные ($0 < R \leq 0,1$).

Для классификации биомассы по сложности обычно используется шкала С. Бира (1963): простые ($0 \leq H_m < 3$), сложные ($3 \leq H_m < 6$) и очень сложные системы ($H_m \geq 6$).

Многие параметры роста рыб, в частности, длина тела l рассматриваются часто как непрерывные величины. Энтропия непрерывной величины определяется по формуле:

$$H_2 = - \int_{-\infty}^{\infty} f(l) \log_2 f(l) dl \quad (2.1.6)$$

где $f(l)$ — дифференциальная функция распределения. К сожалению, при изучении роста рыб вид теоретической кривой $f(l)$, как правило, неизвестен, что в определенной степени затрудняет оценку H_2 непосредственно по формуле (2.1.6).

Учитывая, что любой параметр роста, в том числе и длина, измеряются с ограниченной точностью, вместо непрерывной величины с некоторым приближением можно рассматривать соответствующую ей дискретную. При этом интервал дискретности Δl должен быть не меньше погрешности измерений, так как в пределах отрезка длины рыб считаются при дискретизации неразличимыми. С другой стороны Δl не должен быть очень большим, чтобы несущественно исказить вид распределения.

Как показано в книге Е. С. Вентцель (1998) при достаточно малом Δl энтропия распределения вычисляется по формуле

$$H_1 = - \int_{-\infty}^{\infty} f(l) \log_2 f(l) dl - \log_2 \Delta l = H_2 - \log_2 \Delta l, \quad (2.1.7)$$

то есть от степени точности определения состояний системы зависит начало отсчета, при котором вычисляется энтропия. Так, при анализе линейного роста рыб в лабораторных условиях погрешность измерений длины тела часто бывает около 1 мм. В этом случае $\log_2 \Delta l = 0$, а $H_1 = H_2$. В полевых же условиях, особенно при измерении длины тела крупных рыб, эта погрешность около 5 мм, тогда $\log_2 \Delta l = 2,32$, а $H_1 = H_2 - 2,32$.

Обозначив $N = l_{\max} - l_{\min}$, имеем: $n = \frac{N}{\Delta l}$, а затем:

$$H_m = \log_2 N - \log_2 \Delta l \quad (2.1.8)$$

$$\theta = \log_2 N - H_1 \quad (2.1.9)$$

Видно, что с уменьшением Δl , H_m возрастает, а θ от Δl не зависит, следовательно $R = \frac{\theta}{H_m}$ уменьшается (см. рис. 2). Расчеты пока-

зывают, что при относительно малом Δl и достаточно большой выборке система, как правило, находится в классе вероятностных (по классификации Ю. Г. Антомонова). Но с увеличением Δl она может переходить в область квазидетерминистских или даже детерминистских систем. Еще более эта зависимость сказывается на оценке сложности системы. Так, для 93 годовиков окуня, выращиваемых в пруду экспериментальной базы «Сунога», при интервале дискретности $\Delta l = 1$ мм, $H_m = 4,75$ бит, $H_1 = 4,44$ бит, $R = 0,66$. Такая система относится к типу сложных вероятностных.

Если же $\Delta l = 10$ мм, то $H_m = 2,00$, $H_1 = 1,78$, $R = 0,108$ — то система является уже квазидетерминистской. Аналогичная картина наблюдается при анализе распределений различных параметров роста, в том числе расстояний между склеритами и оптической плотности чешуи у многих видов рыб.

Таким образом, оценивая неопределенность и организацию параметров роста, можно определить тип процесса, что позволяет выбрать для анализа его наиболее адекватный математический аппарат. Для вероятностных процессов, в частности, таким аппаратом (Антомонов, 1977) служит теория автоматов, теория случайных функций, алгебраические и дифференциальные уравнения для описания вероятностей и параметров законов распределения. Классификация параметров роста, однако зависит от величины интервала дискретности. Причем при уменьшении его система, как правило, переходит в класс вероятностных систем. То есть разделение процессов роста на детерминистские и стохастические в какой-то степени условно. Как правило, при повышении точности исследования процесс, считавшийся ранее детерминистским, становится стохастическим.

Следует также отметить, что, являясь усредненной характеристикой, энтропия не учитывает некоторые черты распределения и дает о нем весьма неполное представление. Поэтому при вероятностном описании дополнительно используются и другие стохастические характеристики в частности показатели формы распределения — асимметрия и эксцесс.

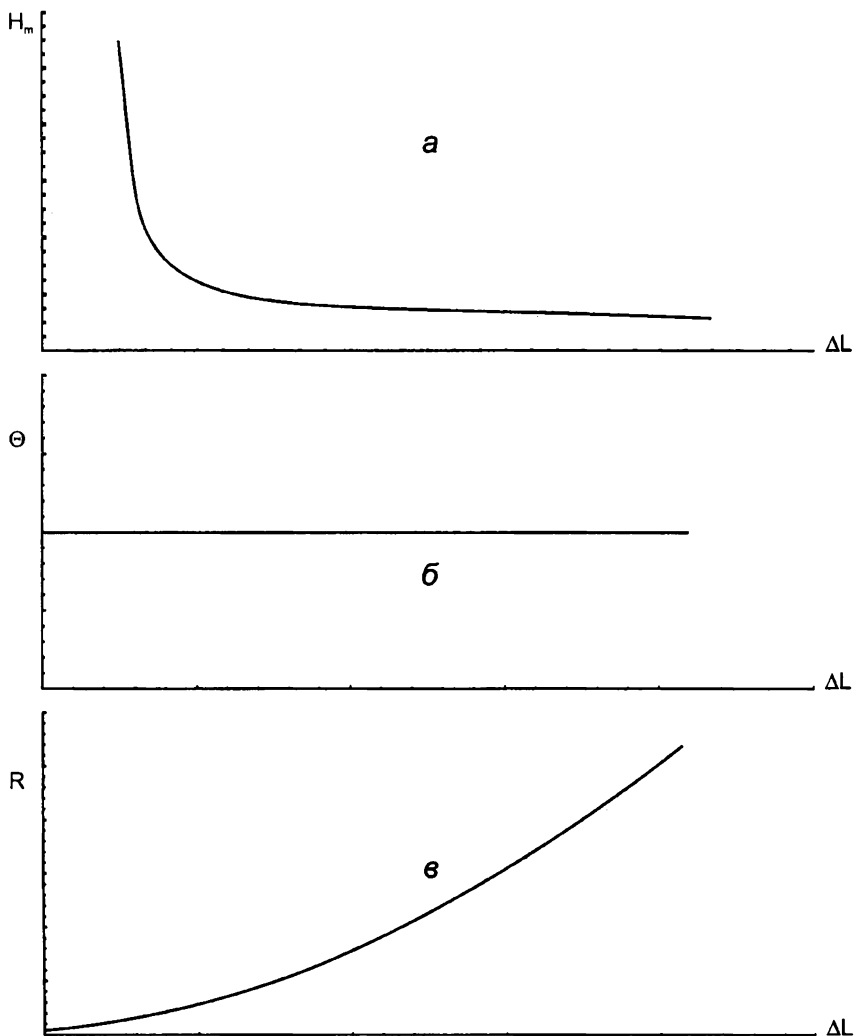


Рис. 2. Теоретические зависимости информационных показателей от величины интервала дискретности Δl .
a — Максимальной энтропии (H_m), *б* — Абсолютной организации (θ), *в* — относительной организации (R); по оси ординат: максимальная энтропия (H_m), абсолютная организация (θ), относительная организация (R), по оси абсцисс: интервал дискретности (Δl)

Нормальное распределение, как правило, наблюдается при влиянии на рост большого количества факторов без сильного преобладания одного над другим. Для такого распределения коэффициенты асимметрии и эксцесса достоверно не отличаются от 0. Достоверное отличие распределения от нормального свидетельствует о возможности преобладающего действия ряда факторов, о сущест-

венном различии воздействия этих факторов на отдельные группы рыб.

Исследования Г. Д. Полякова (1977) показали, что преимущественное замедление скорости роста модальных размерно-весовых классов молоди рыб, возникающее при временном ухудшении условий питания, приводит к изменению вида распределения. При этом появляется или усиливается положительная асимметрия размерно-весового ряда. Согласно его результатам временное замедление роста сопровождается усилением асимметрии кривых распределения и наоборот.

Совокупность математических ожиданий в каждом сечении называется математическим ожиданием случайной функции и представляет собой кривую, относительно которой варьируют все возможные реализации. Точно также среднеквадратическое отклонение случайной функции $\sigma(t)$ характеризует разброс всех реализаций случайной функции относительно ее среднего течения, а $A(t)$, $\mathcal{E}(t)$ описывают, соответственно, изменение асимметрии и эксцесса во времени.

Таким образом, указанные характеристики: математическое ожидание, показатели вариабельности, коэффициенты асимметрии и эксцесса, информационные показатели достаточно хорошо описывают сечение процесса. Их значения используются при изучении процесса роста рыб, при анализе состояния популяции, применяются при решении ряда вопросов планирования эксперимента. Совместно с А. И. Бакановым, В. И. Кияшко, А. С. Стрельниковым нами проанализирована связь с ростом бентосоядных рыб и уровня развития их кормовой базы (Баканов и др., 1987).

Многие исследователи — сторонники «теории разрежения», считали плотность стада основным фактором, от которого зависит темп роста рыб. Однако, эта точка зрения подверглась обоснованной критике (Биологическая продуктивность Каспийского моря, 1974). Г. Д. Поляков (1962), проанализировав данные К. А. Земской (1958) и результаты работ А. А. Остроумова (1959) по росту леща Рыбинского водохранилища приходит к выводу о связи роста с численностью. Но статистический анализ этих данных, показывает, что корреляция между урожайностью поколения леща и его ростом в Рыбинском водохранилище невелика, $r = +0,1 - 0,57$, т. е. максимум 30% вариабельности роста можно объяснить изменением численности. Более широкие исследования с использованием архивов лаборатории ихтиологии ИБВВ РАН за 1950—1982 гг. показали, что длина тела леща Рыбинского водохранилища и урожайность поколений характеризуется от $r = +0,3$ до $r = -0,4$, а масса тела и урожайность поколений имеют от $r = +0,4$ до $r = -0,4$, т. е. связь слабая и разная для различных возрастных групп.

Таким образом, мы приходим к выводу, что сильная зависимость темпа роста рыб от их численности часто наблюдающаяся в прудовом

рыбном хозяйстве или на малых озерах, вряд ли имеет место в крупных водоемах, особенно водохранилищах, где условия для производства рыбного стада, как правило, далеки от оптимальных, поэтому «перенаселение» им не угрожает.

Традиционно сильны также представления о том, что рост рыб зависит в первую очередь от состояния кормовой базы. Г. В. Никольский (1974) писал, что динамика кормовой базы в водоемах во многом определяет и динамику урожайности поколений, темп роста рыб и время полового созревания, а тем самым и продолжительность жизни. Точка зрения, что рост рыб зависит в первую очередь от обеспеченности их пищей, несомненно, правильна, но при этом нужно иметь в виду, что «обеспеченность пищей» в понимании Г. В. Никольского включает не только количество корма, но и условия его потребления и усвоения, т. е. множество факторов, включая продолжительность периода нагула, температуру воды и т. д. Поскольку рост рыб с количеством корма связан через показатели питания (индексы накопления и потребления, рационы...), то нами проводилось изучение зависимости показателей питания леща от состояния кормовой базы Рыбинского водохранилища. В 50-х гг. бентос этого водоема был беден, большая часть его площади имела биомассу 2 г/м² поэтому и показатели питания были низкими. Начавшееся в 70-х гг. увеличение биомассы бентоса значительно ухудшило условия нагула рыб-бентофагов, что сразу сказалось на показателях питания леща несмотря на это, сравнение всех опубликованных данных по росту леща в этом водоеме не показало достоверного улучшения темпа его роста (Баканов, и др., 1987).

На фоне изменений в кормовой базе Рыбинского водохранилища темп роста другого бентофага — ерша за этот период заметно снизился особенно у особей старше трехлетнего возраста. Это, вероятнее всего, обусловлено переформированием биотопов в водоеме, которое выразилось, в частности, в исчезновении затопленных лесов, занимавших до этого более 40% площади его ложа. На таких биотопах ерш находил убежища, а богатая эпифауна, поселившаяся на затопленной древесной растительности, служила ему легкодоступным кормом. В результате исчезновения затопленной растительности основным местообитанием ерша в водоеме стали малопродуктивные песчаные пляжи открытого побережья и сублиторали.

Несмотря на то, что в различных водоемах видовой состав бентоса, его доступность, степень агрегированности неодинаковы, можно полагать, что в среднем величины биомасс порядка 3—4 г/м² перемещают его с первого места в списке лимитирующих факторов на второе или последующие места. При этом связь между биомассой бентоса и показателями питания рыб ослабевает. В настоящее время связь между этими показателями в Рыбинском водохранилище оценивается как слабая, иногда средняя (Баканов и др., 1987).

При рассмотрении состояния популяций рыб — бентофагов и кормовой базы различных групп водоемов иногда обнаруживается прямая связь между их характеристиками, например, в прудах или озерах (Китасв, 1975), но иногда такая связь и не наблюдается.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1961), изучая темп роста леща и биомассу бентоса в 6 волжских водохранилищах и оз. Белом пришел к выводу: «Темп роста леща тонко реагирует на величину биомассы бентоса и следует за ее изменениями. Этот фактор — запасы пищи — очевидно настолько важен, что маскирует влияние других факторов, которые могли бы влиять на темп роста рыб ...». П. В. Тюрин (1961) рыбохозяйственную классификацию водохранилищ построил исходя из соображения, что возможная рыбопродуктивность их равна $1/2$ средней биомассы бентоса, т. е. принимая значение F/V коэффициента постоянным и равным 0,5.

При математическом моделировании, являющемся основой современных методов прогнозирования изменений экосистем водоемов, связь «рыба-бентос» оценивается по-разному. При моделировании озерного сообщества (Жаков, Меншуткин, 1982) получилось, что при сокращении продукции бентоса в 10 раз ихтиомасса леща уменьшится в 20 раз. Предполагается, что даже в таком высококормном водохранилище, как Цимлянское, уменьшение среднегодовой продукции кормовых организмов на 20% вызывает снижение уловов рыбы на 10% (Казанский, 1982). С другой стороны, моделирование экосистемы Рыбинского водохранилища (Меншуткин, Сорокин, 1974; Фенева, Незлин, 1982) показало очень слабую связь уловов с биомассой бентоса.

Противоречивость результатов разных исследователей говорит, что это очень не простой вопрос. Г. Г. Винберг и В. В. Меншуткин (1974, с. 27) оценивали случившуюся ситуацию так: «Даже такой казался бы доступный исследователю вопрос, как взаимозависимость между продукцией рыб и кормовыми условиями, находится на столь первоначальной стадии изучения, что имеющееся представления еще не могут быть выражены в количественной форме». Накопление информации позволяет предпринять попытку ответить хотя бы частично на этот вопрос.

Обобщив собственные и литературные данные по росту леща и биомассе бентоса в 35 водохранилищах Советского Союза, мы подсчитали коэффициент корреляции между ростом леща в возрасте 4—10 и ерша 1—7 лет и средней биомассой бентоса. Следует заметить, что не только данные по росту рыб, но и величины биомассы бентосаотягощены определенными ошибками. Ошибки репрезентативности могут в зависимости от методических работ и количества проб достигать нескольких десятков (в среднем где-то около 50%) (Баканов, 1979). Кроме того, биомасса бентоса большинства водохранилищ занижена, поскольку исследователи собирают материал дночерпателя-

ми Петерсена и Экмана, которые значительно занижают оценку кормовой базы (Баканов, 1977).

Правильнее было бы искать корреляцию не с биомассой, а с продукцией бентоса. Но данные продукции имеются для сравнительно небольшого числа водоемов, и даже эти данные рассчитаны в большинстве случаев с использованием литературных P/V коэффициентов, что приводит к значительным ошибкам в оценке продукции, которые выше, чем ошибки биомассы бентоса (Сметанин, Баканов, 1979). Кроме того, продукция является функцией биомассы. А. Ф. Алимов (1982, с. 8) пишет: «В озерах и водохранилищах количество продукции, создаваемое донным населением за вегетационный сезон, находится в прямой зависимости от средней за изученный период биомассы животных». Конечно, на самом деле все обстоит сложнее, поскольку на эту зависимость влияет видовой состав бентоса и условия его существования, но свежие цифры средней биомассы неплохо характеризуют кормовые возможности водоема.

Коэффициенты корреляции между длиной (массой) тела леща и биомассой бентоса получились весьма невысокими (максимальное значение 0,26—0,27) и недостоверными, что неудивительно, поскольку из литературы известно немало случаев, когда рыба растет хорошо в довольно бедных кормами водоемах, например, Чограйском водохранилище (Сев.Кавказ), имеющем биомассу бентоса около 2 г/м, наблюдается очень высокий темп роста бентофагов — лещ возраста 5+ имеет вес 1436 г., хотя основу пищевого комка взрослых лещей составляет детрит. Как отмечалось нами выше, характер изучаемой зависимости меняется по мере увеличения биомассы бентоса — при низких биомассах она сильней, поэтому мы подсчитали также для характеристики криволинейной зависимости корреляционное отношение, η , и коэффициент ранговой корреляции Спирмена, ρ , их значения оказались очень близкими друг к другу и выше значений r , причем η достигает величины $0,43 \pm 0,15$, следовательно, изучаемую зависимость можно характеризовать как слабую, но достоверную.

Вторым фактором, влияющим на рост рыб, который мы изучали, была географическая широта водохранилищ, с которой связан их температурный режим. Корреляция оказалась достоверной и более высокой, r достигал величины — $0,59 \pm 0,15$, а ρ — $0,68 \pm 0,1$. Следовательно, эта связь практически прямолинейная, обратная (с увеличением темпа роста уменьшается), достоверная и средняя по величине. Множественный коэффициент корреляции (рост леща и совокупность действия биомассы бентоса и широты водоема) достигал величины 0,78. Учитывая, что зависимость роста и биомассы бентоса криволинейная и что температура воды только коррелятивно связана с широтой водоема, можно утверждать, что на (70—80%) рост леща определяется температурным и кормовым фактором, совокупность всех прочих возможных факторов действует слабее этих двух.

Зависимость весового роста от изучаемых факторов слабее, чем линейного (исключая возраст 10 лет), это объясняется более высокой вариабельностью массы тела, чем его длины, о чем говорят значения коэффициентов вариации, которые у массы тела значительно больше. Интересно отметить, что вариабельность роста уменьшается с возрастом: линейного с 25,9% до 14,6%, весового — с 73,8% до 41,6%, т. е. лещ разных водохранилищ как бы подтягивается к некоторому среднему эталону, с возрастом условия обитания как бы влияют меньше на рост рыб и на первое место выходят характерные для данного вида средние размеры.

Для некоторых групп водоемов исследователи приводят средние цифры линейного роста леща или те же цифры можно посчитать по их данным (Баканов и др., 1987). Оказывается, что эти цифры довольно близки, а средний для водохранилищ линейный рост практически совпадает со средним для ареала. Отсюда следует, что в пределах водоема и в пределах локальной группы водоемов вариабельность роста примерно такая же, как и во всем ареале, поэтому средние групповые показатели роста близки друг к другу и к генеральным показателям (характерным для ареала).

Многие исследователи вводили типизацию роста рыб, т. е. выделяли некоторые градации (классы), характеризующие высокий, средний или низкий темп роста. Обычно это делалось на чисто эмпирической основе без каких-либо теоретических обоснований. Мы также решили выделить три типа роста исходя из положения статистики,

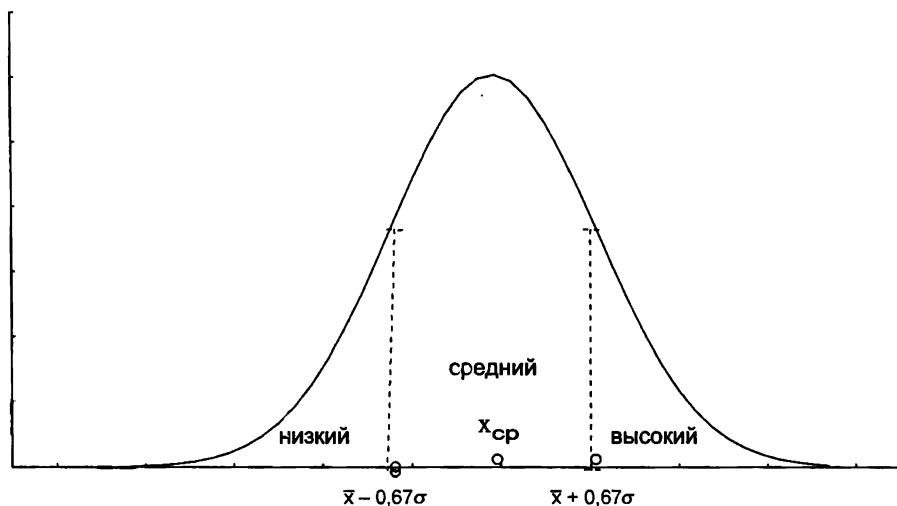


Рис. 3. Типы роста рыб: по оси абсцисс — длина (масса) тела; по оси ординат — частота встречаемости

утверждающего, что граница нормы какого-либо параметра лежит в пределах $\bar{x} \pm 0,67\sigma$ (\bar{x} — среднее арифметическое, σ — среднеквадратическое отклонение). В пределах этого интервала лежит примерно 50% вариант вариационного ряда. Исходя из этого, рост леща, отличающийся от среднего для водохранилищ не более чем на $0,67\sigma$ определяем как средний, если он выше, чем $\bar{x} + 0,67\sigma$ — как высокий, ниже $\bar{x} - 0,67\sigma$ — низкий (рис. 3). Видно, что высокий темп роста наблюдается в водоемах с разными биомассами бентоса.

Один из методов оценки границ типов роста для негауссовских распределений связан с их предварительной нормализацией. В случае логнормального распределения этого можно достигнуть, например, логарифмированием. Предлагаемый нами метод связан с использованием интегральной функции распределения $F(l)$ (рис. 4). От среднего значения (\bar{l}) восстанавливаем перпендикуляр к оси абсцисс до пересечения с кривой $F(l)$, отыскиваем значение $F(\bar{l})$, откладываем значения $F(\bar{l}) \pm a$, по которым и определяем границы (a здесь некоторое число, которое задается предварительно). Если распределение асимметрично, то границы будут находиться на разном расстоянии от \bar{l} .

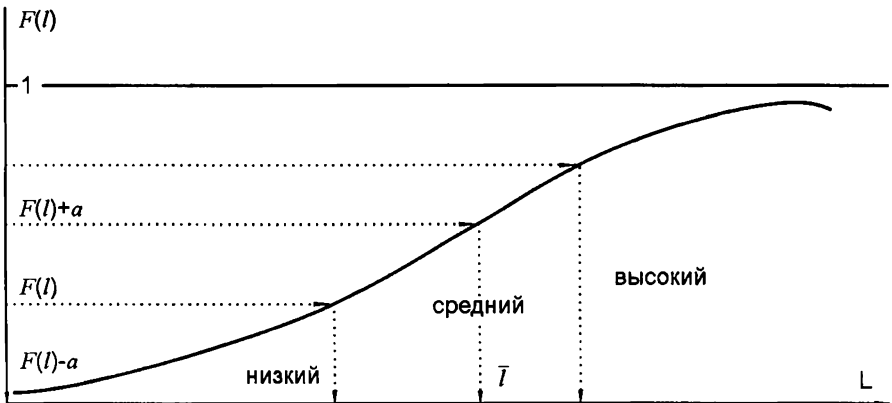


Рис. 4. Типизация роста рыб по интегральной функции распределения: по оси ординат — значения интегральной функции; по оси абсцисс — длина (масса) тела

В случае симметричного, в частности, гауссовского распределения, эти расстояния одинаковы, что свидетельствует о большей общности данного метода.

Для типизации данного процесса можно использовать квантили — порядковые характеристики, занимающие определенное место в ранжированной совокупности. К их числу относятся медиана, квартили, децили и перцентили (Венецкий, Венецкая, 1974).

Среди ряда исследователей распространен взгляд на леща Рыбинского водохранилища как отличающегося низким темпом роста.

Вычисления показывают, что темп его линейного роста средний, а весового — низкий. Если же подсчитать средний рост леща в водохранилищах, расположенных в широтном интервале 56—60%, в середину которого попадает Рыбинское водохранилище, то окажется, что линейный рост леща Рыбинского водохранилища почти в точности совпадает со средним для этой группы водохранилищ, а весовой — ниже в среднем лишь на 14%. Следовательно лещ, Рыбинского водохранилища имеет темп роста, характерный для водохранилищ данной климатической зоны.

Анализ литературных данных и собственных материалов по линейному росту ерша в 20 озерах и 9 водохранилищах выявил большие колебания в темпе линейного роста озерных популяций. Размеры одновозрастных рыб отличаются в 2—3 раза. Кормовая база (средние биомассы бентоса) этих озер колеблется от 0,7 до 28 г/м. Самые низкие и самые высокие показатели роста ерша отмечены в озерах с минимальными и максимальными биомассами бентоса. К первым относятся популяции ерша северных озер — Миккельское, Сязозеро, где средняя биомасса бентоса менее 3 г/м; ко вторым — популяции высококормных солоноватоводных озер Финляндии, сибирского оз. Бусани, оз. Плещеево в средней полосе России. В этих озерах биомассы бентоса более 20 г/м. Наряду с этим популяции с промежуточным темпом роста живут в водоемах с биомассами зообентоса от 3 до 18 г/м.

В противоположность озерным популяциям тип линейного роста ерша в 9-ти водохранилищах колеблется незначительно и размеры одновозрастных рыб этих популяций отличаются менее чем в 1,5 раза. Биомассы бентоса в этих водохранилищах колеблются также незначительно от 1 до 5,3 г/м. Минимальным темпом роста характеризуются популяции Новосибирского водохранилища, а максимальным — Бухтарминского. Интересно, что бентос этих 2-х водоемов отличается незначительно и равен соответственно 4,1 и 4,6 г/м.

Подсчет коэффициента корреляции между размерами и приростами ерша с одной стороны и средней биомассой бентоса с другой показал, что как в целом для озер и водохранилищ, а также и в отдельности для каждой группы водоемов, достоверная связь между выборными показателями отсутствует. Исключение составляют ерши в возрасте 2 лет. Их размеры и приросты в течение второго года жизни положительно коррелируют со средней величиной бентоса в водоемах. Коэффициент корреляции $0,82 \pm 0,29$; и $0,89 \pm 0,31$.

Таким образом, значение параметров роста рыб в любые фиксированные моменты времени обусловлены сложным и динамичным комплексом факторов внешней и внутренней среды. Изменением значимости этих факторов можно объяснить встречающиеся в литературе противоречия об определяющей роли отдельных факторов. Поэто-

му нужно весьма критически подходить к встречающимся в литературе попыткам объяснения низкого темпа роста рыб в том или ином водоеме традиционным или недостаточным уровнем кормовой базы или высокой численностью стада. Пользоваться имеющимися данными по уровню развития кормовых для рыб организмов и темпу роста рыб для практических рыбохозяйственных рекомендаций нужно с большей осторожностью, помня о вероятностном характере этих величин и наличии больших ошибок в их оценке.

2.2. АНАЛИЗ ЦИКЛИЧНОСТЕЙ РОСТА РЫБ

Рассмотрение изменений параметров роста показывает, что большая часть из них характеризуется разного рода колебаниями, которые условно можно разделить на низкочастотные, высокочастотные и колебания средних частот. Большой интерес представляют методы, с помощью которых можно выделять отдельные группы колебаний. Кроме того, при исследовании коротких рядов наблюдений часто важно значительно уменьшить роль случайных ошибок, исключить колебания, изучение которых в данной ситуации не представляет интереса.

В определенной степени эти задачи решаются с помощью фильтрации исходных рядов (Саруханян, Смирнов, 1971). Она осуществляется с помощью преобразования вида

$$\tilde{x}(t) = \int_{-\infty}^{\infty} h(\tau)x(t+\tau)d\tau, \quad (2.2.1)$$

где $h(\tau)$ представляет собой весовую функцию фильтра. При переходе к суммированию по конечному интервалу выражение (2.2.1) запишется в виде:

$$x_i = h_j \cdot \sum_{j=-k}^k x_{i+j} \quad (2.2.2)$$

К настоящему времени предложено большое количество фильтров, различающихся своей весовой функцией. Нами использован наиболее простой и широко применяемый вид фильтрации — скользящее осреднение. Весовая функция такого фильтра

$$h_j = \begin{cases} 1 & \text{при } |j| \leq K, \\ \frac{2K+1}{2} & \text{при } |j| > K, \\ 0 & \text{при } |j| > K, \end{cases} \quad (2.2.3)$$

где $(2K+1)$ — интервал сглаживания.

Этим методом нами были обработаны данные о весовом и линейном росте различных видов рыб. Изменения параметров их роста часто оказалось возможным представить в виде суммы трех компонент:

$$W(t) = W_1(t) + W_2(t) + W_3(t), \quad (2.2.4)$$

где $W_1(t)$ — тренд или тенденция, $W_2(t)$ — общая циклическая компонента, $W_3(t)$ — случайная, шумовая составляющая.

Выделение этих составляющих проиллюстрируем на примере анализа изменений длины и веса рыб, начиная с возраста 18 суток до 3-х лет. При контрольных обловах измеряли и взвешивали от 25 до 100 экз. Всего обработано 3300 рыб.

Тренд представляет собой плавную кривую, сглаживающую скачкообразные изменения на отдельных участках ряда. Выделение его производилось с помощью низкочастотной фильтрации:

$$\tilde{x}_i = \frac{1}{2K+1} \sum_{j=-k}^k x_{i+j} \quad (2.2.5)$$

где x_{i+j} — значение исходного ряда, т. е. все рыбы для каждого момента измерения, \tilde{x}_i — значения отфильтрованного ряда, т. е. кривой веса на рис. 5, В без отражения циклической шума, $(2K+1)$ — интервал сглаживания. После вычисления и нанесения данных на графики получаем линии тренда. По этим кривым можно с требуемой точностью вычислить многие средние показатели роста: абсолютные средние величины средних приростов за любой отрезок времени, удельную скорость, ускорение роста и т. д. Полученные кривые существенно отличаются от исходных тем, что они построены не по случайным точкам, а с учетом всей совокупности точек ряда.

Для выделения циклической составляющей применялся полосовой фильтр, значение \tilde{x}_i которого определялось по формуле

$$\tilde{x}_i = \frac{1}{2K_1+1} \sum_{j=-K_1}^{K_1} x_{i+j} - \frac{1}{2K_2+1} \sum_{j=-K_2}^{K_2} x_{i+j} \quad (2.2.6)$$

где $(2K_1+1)$, $(2K_2+1)$ — интервалы двустороннего сглаживания. Циклическая составляющая (рис. 5, Г) позволяет характеризовать периодичность роста особей исследуемой популяции, количественно оценить ритмичность их роста. Как правило, она является более сложной, чем простая синусоида, т. е. содержит информацию о колебании разных частот.

Полученные кривые общей циклической составляющей можно сопоставить с изменениями факторов среды и подойти тем самым к определению причинных связей. Так, сопоставление основной циклической весо-

вого роста карпа позволяет выявить достоверную корреляцию между этими величинами. Заметно увеличение коэффициента корреляции при сдвиге по оси абсцисс с максимумом $r=0,91$, что указывает на некоторое запаздывание изменений веса относительно температуры, а также на зависимость основной цикличности и от других факторов.

Выделение шумовой составляющей (рис. 5, Д) достигалось применением высокочастотного фильтра В этом случае выражение для \tilde{x}_i записывается в следующем виде:

$$\tilde{x}_i = x_i - \frac{1}{2K+1} \sum_{j=-K}^K x_{i+j} \quad (2.2.7)$$

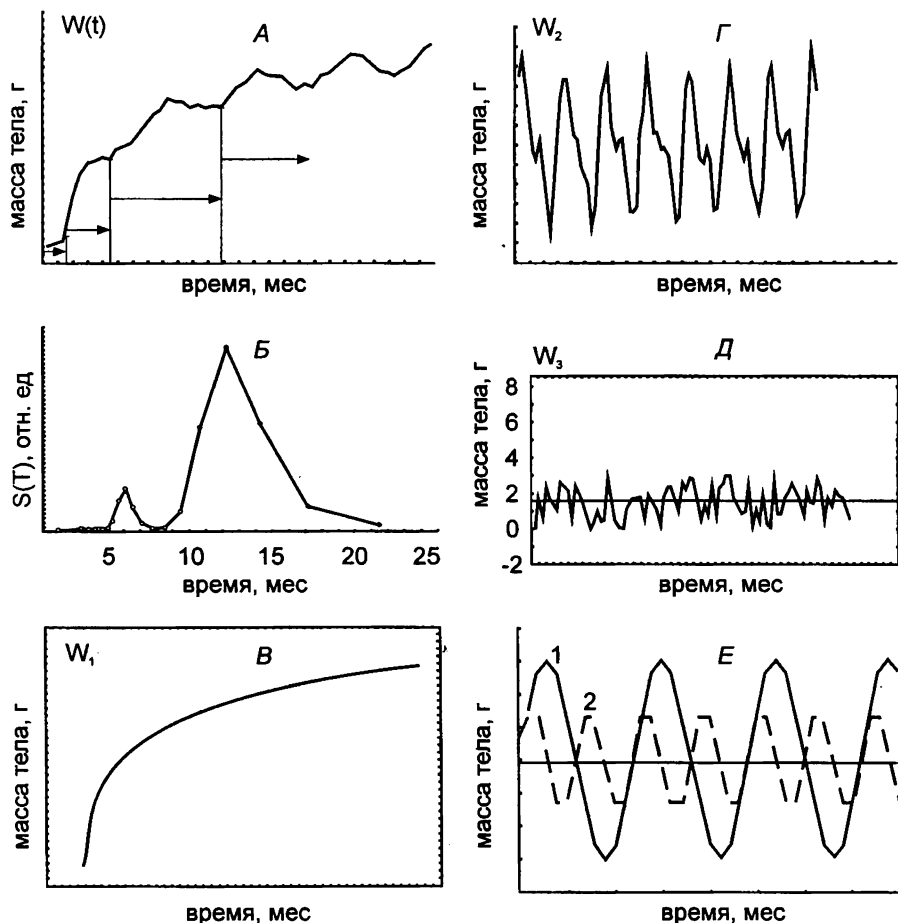


Рис. 5. Разложение кривой весового роста карпа (А) на составляющие: В — функция спектральной плотности относительно стационарной составляющей весового роста, С — тренд роста, Г — общая циклическая составляющая роста, Д — шумовая составляющая роста, Е — полугодовая (1) и годовая (2) гармоники

Вклад шумовой составляющей в общую дисперсию иногда значителен, но анализу по этой схеме она не подлежит в силу избранной величины интервала дискретности. Минимальный период колебаний ($T_{\text{мин}}$), который можно проанализировать, определяется исходя из частоты отбора проб, пользуясь теоремой В. А. Котельникова (1958). Согласно этой теореме функция, в данном случае x_i , с ограниченным спектром частот от 0 до f_n может быть определена совокупностью дискретных отсчетов, взятых через интервал

$$\Delta x = \frac{1}{2f_n} = \frac{1}{2} T_{\text{мин}}, \text{ где } T_{\text{мин}} \text{ — наименьший период гармоника, подлежащий анализу, } \Delta x \text{ — интервал дискретности.}$$

Например, если $\Delta x = 15$ суток, то $T_{\text{мин}} = 30$ суток, т. е. можно достоверно исследовать колебания роста с периодом свыше 30 суток. Причинами шумовых нерегулярных колебаний могут служить также различные неучитываемые факторы, ошибки экспериментальных данных и т. п.

Фильтрация обладает, однако, и существенными недостатками. Для выделения статистической структуры исследуемого ряда необходимо применение большого числа фильтров с разными радиусами, возможны искажения, вследствие того, что фильтр неидеален и т. д.

Более мощным методом, позволяющим полнее выразить основные параметры периодичности исследуемого процесса является спектрально-корреляционный анализ (Вентцель, 1998; Сергеев, Янутш, 1973). В настоящее время наиболее развита спектральная теория стационарных процессов, которые протекают приблизительно однородно и имеют вид нерегулярных колебаний. Для них характерна независимость определенных статистических параметров от начала отсчета аргумента.

Стационарные процессы характеризуются постоянным математическим ожиданием, а их корреляционная функция $K(t_1, t_2)$, показывающая связь между членами ряда, зависит только от разности $\tau = t_2 - t_1$ и не зависит от значений t_1 и t_2 по отдельности.

Стационарный в широком смысле процесс может быть представлен в виде суммы простейших кривых — синусоид с различными амплитудами, периодами, фазами. Вклад в общую структуру процесса определяется амплитудой синусоиды. Квадрат амплитуды гармоника, как известно, пропорционален энергии сигнала, распределение энергии по периодам описывает функция спектральной плотности $S(T)$. При этом абсциссы максимумов кривой $S(T)$ характеризуют периоды преобладающих цикличностей (рис. 5, Б). Естественно, что модель стационарного процесса в большинстве случаев оказывается неприемлемой.

Наиболее простой прием определения нестационарности заключается в визуальном анализе графика ряда. При этом обращается внимание на изменение хода среднего значения, средней амплитуды

и характера колебаний около среднего. Чем меньше эти изменения, тем выше степень стационарности. К сожалению, подобного рода бывают оценки, как правило, очень неопределенные и не всегда удовлетворительны. Более точная констатация наличия или отсутствия нестационарности связана с вычислением средних и дисперсий отдельных участков ряда (Литвинов, 1975).

Для количественной оценки меры нестационарности можно воспользоваться так называемой информационной статистикой L_3 , где τ_1, τ_2 — интервалы корреляции соответственно первого и второго порядков. Методами статистического моделирования Г. А. Сергеевым и Д. А. Янутшем (1973) было установлено, что с высокой степенью вероятности в качестве границ для показателя L_3 могут быть выбраны пределы $2 < L_3 < 3$. Чем сильнее значение L_3 выходит за пределы этого интервала, тем более нестационарен ряд. Эта методика позволяет с определенной точностью оценить степень нестационарности, однако при использовании её не указывается тип нестационарности.

Существует несколько способов выделения таких типов (Цветков, 1973). Часто выделяются ряды, нестационарные относительно среднего, дисперсии, автокорреляционной функции (Лившиц и др., 1976). Оценка степени нестационарности относительно указанных параметров рассчитывается по методике, предложенной М. Е. Лившицем с соавторами (1976). При этом ряд разбивается на несколько отрезков, длина которых в общем случае различна.

Если разность средних значений x_1 и x_2 двух любых отрезков ряда достоверна, то за меру степени нестационарности ряда относительно среднего принимается величина.

$$\delta x = \left| \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\max(\bar{x}_i)} \right| \quad i = 1, 2. \quad (2.2.8)$$

Аналогично дается оценка степени нестационарности относительно дисперсии D . В случае достоверного различия ее для любых двух отрезков ряда

$$\delta D = \left| \frac{D_1 - D_2}{\max(D_i)} \right| \quad i = 1, 2. \quad (2.2.9)$$

За меру нестационарности ряда относительно корреляционной функции принимается значение

$$\delta r = \frac{1}{m} \sum_{\tau=0}^m L(m, \tau) \left[r_{x_1 x_1}(\tau) - r_{x_2 x_2}(\tau) \right]^2, \quad (2.2.10)$$

где $r_{x_1 x_1}(\tau)$, $r_{x_2 x_2}(\tau)$ — нормированные автокорреляционные функции на любых двух отрезках x_1 и x_2 , m — максимальный сдвиг, $L(m, \tau)$ —

весовая функция, учитывающая разноточность оценок корреляционной функции при различных значениях сдвига τ .

Один из недостатков данной методики — необходимость разделения всего ряда на несколько отрезков, некоторая условность этого деления. Указанные методы, обладающие определенными достоинствами и недостатками, можно рассматривать как дополняющие друг друга.

В целом количественная оценка степени нестационарности рядов связана с проведением довольно большого числа вычислений, которые естественнее делать с помощью ЭВМ. Приведенные формулы легли в основу составленного нами алгоритма программы. При вычислении по этой программе не только констатируется наличие или отсутствие стационарности ряда, но и выделяются тип и степень нестационарности. В зависимости от типа используется соответствующая модель стационаризации.

Выяснилось, что при изменении параметров роста рыб во времени чаще всего носителем нестационарности являются математическое ожидание и дисперсия. Поэтому при изучении линейного и весового роста рыб удобно использовать следующие модели стационаризации:

1. Аддитивная

$$x(t) = a(t) + y(t), \quad (2.2.11)$$

когда считается, что в изменении длины или веса тела рыб можно выделить детерминированную часть $a(t)$ и стационарный стохастический процесс $y(t)$. В данной модели учитывается изменение во времени математического ожидания, но не дисперсии.

2. Мультипликативная модель:

$$x(t) = b(t) y(t), \quad (2.2.12)$$

учитывающая изменение дисперсии, но не среднего значения;

3. Аддитивно-мультипликативная — «смешанная» модель:

$$x(t) = a(t) + b(t) y(t), \quad (2.2.13)$$

где $a(t)$, $b(t)$ — некоторые функции, интерпретируемые, соответственно как текущее математическое ожидание и текущее среднеквадратическое отклонение.

Если ряд имел переменную частотную структуру, то стационаризация достигалась разбиением его на относительно стационарные отрезки. Из совокупности указанных моделей выбиралась та, которая давала наименьшую ошибку. Если при этом гипотеза о стационарности процесса $x(t)$ не может быть отклонена, то резонно полагать, что выбранная модель удовлетворительно описывает изменение параметра роста.

Учитывалось, что относительно резкие вершины графиков функции спектральной плотности свидетельствуют о наличии в анализируемых рядах преобладающих цикличностей, достоверность которых оценивалась по методу Вальда (1960). Изучение относительно стационарных частей изменений длин и весов синца Рыбинского водохранилища возрастов 1+ – 11+ – в 1952—1979 гг. (при этом были использованы результаты биологического анализа 13 846 особей, материалы архива ИБВВ РАН) показало, что большинство исследованных рядов имеют преобладающие ритмы с периодами 4—6 и 9—10 лет.

Несомненно, что наличие этих цикличностей обусловлено влиянием множества причин, среди которых большое значение имеют обеспеченность пищей и вариации температуры воды. Анализ многолетних данных об изменении биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища (Ривьер и др., 1982; Ривьер, Баканов, 1984), являющегося основным компонентом пищи синца, выявил наличие в них достоверных цикличностей с периодами 5—6 и 9—10 лет.

Частные коэффициенты корреляции между колебаниями параметров роста синца и биомассой зоопланктона, температурой воды, однако, сравнительно малы — как правило меньше 0,6. Множественный коэффициент корреляции также во всех случаях оказался меньше 0,65. Это свидетельствует о сильном влиянии на процесс роста синца и других, неучтенных в данном исследовании факторов.

Согласно теореме В. А. Котельникова (1958) годовой интервал дискретности исходных рядов позволяет выявить гармоник с периодом не менее чем два года. Анализ рядов с меньшим интервалом дискретности обнаруживает и более короткопериодные вариации роста рыб. Так, проведенное при нашем участии изучение изменений длины и веса карпа, выращенного в прудах Фрунзенского госрыбхоза в течение трех лет и измерявшегося интервалом дискретности 15 суток, показало наличие мощных годовой и полугодовой цикличностей роста (Гончаров и др., 1975).

Анализ литературных данных по росту щуки (Пупырникова, 1953), измерявшейся через 15 суток, позволили выявить цикличность роста с периодом около двух месяцев. Параметры выявленных циклов представляют непосредственный интерес, могут увязываться в целях прогнозирования с факторами внешней и внутренней среды, учитываться при создании уравнений роста, отражающих наличие периодических составляющих, а также могут использоваться при моделировании изменений параметров водных экосистем.

Изучение внутрисезонных вариаций линейного и весового роста предполагает частые отловы рыб, что затруднительно. В определенной степени эти трудности устраняются при анализе регистрирующих структур, среди которых важное значение имеет чешуя.

Использование микрофотометра позволяет регистрировать изменение оптической плотности чешуи вдоль ее радиуса. Судак имеет ктеноидную чешую. При микрофотометрировании использовался передний сектор. Это вызвано тем, что в отличие от циклоидной чешуи у ктеноидной в боковом радиусе наблюдается сильное выклинование склеритов. Задний сектор неудобен потому, что склеритная структура в нем отсутствует. Оцифровкой микрофотограмм достигается получение масштабно увеличенных расстояний между склеритами, в которых заключена информация о росте.

Чешуя собрана во время стандартного ихтиологического рейса в траловых уловах в период с 31 августа по 13 сентября 1978 г. Микрофотометрия ее и оцифровка графиков производилась по ранее использованной методике (Поддубный и др., 1976). Всего проанализировано 60 склеритных рядов чешуи особей, имеющих длину тела от 167 до 662 мм. Были условно выделены 3 размерные группы: мелкие (длина тела от 100 до 250 мм), средние (от 250 до 400 мм), крупные (свыше 400 мм). Оценка нестационарности склеритных рядов проводилась с помощью визуального анализа и информационной статистики (Сергеев Г. А., Янутш Д. А., 1973). В результате выяснилось, что степень нестационарности имеет тенденцию повышения с увеличением длины ряда, причем по критерию Г. А. Сергеева и Д. А. Янутша относительно стационарный рост наблюдается только у 15 особей первой размерной группы. Визуальный анализ чешуи и отолитов показал, что 9 из них имеют возраст 1+, а 6—2+.

Для выявления частотной структуры относительно стационарных склеритных рядов использовался спектрально-корреляционный анализ и периодограммный анализ. Наличие достоверных цикличностей с периодами T_i ($i = 1 \div k$) в данном случае свидетельствует о том, что в склеритной структуре чешуи через T_i склеритов наблюдается некоторое соответствие в повторяемости характера изменений межсклеритных промежутков. Определив визуально возраст t судака и зная число склеритов чешуи n , можно дать временную интерпретацию этих периодов по формулам $\theta_i = \frac{nt}{T_i}$ ($i = 1 \div k$). Выяснилось, что

у большинства (12 из 15) исследованных особей с относительно стационарным типом роста наиболее мощные циклы имеют периоды 4—6 и 2 месяца.

Волнообразные изменения межсклеритных промежутков наблюдались Е. А. Вагановым (1978) при анализе сезонного роста омуля, щуки, сибирской плотвы и других видов рыб. В. П. Васильков (1977), используя аналогичную методику, выявил целый набор достоверных цикличностей с периодом меньше полугодия в склеритных рядах чешуи новозеландского джакаса. Панелла (1973) у 50 видов рыб умеренных и тропических выделил месячную и двухмесячную периодич-

ности роста. Кроме того, он описал даже суточные слои на отолитах, отмечая нарушение с возрастом рыбы соответствия между числом этих слоев и дней в году. Несомненно, что наличие цикличностей в склеритных рядах обусловлено влиянием целого комплекса причин, среди которых для судака большое значение имеют изменение питания и вариации температуры.

Так, у судака Рыбинского водохранилища существует два периода интенсивного питания — весной (с марта по май) и во второй половине лета (с августа по октябрь). Спад степени накормленности судака к июню возможно объясняется тем, что годовики рыб, которые могли бы служить объектом охоты судака, в это время держатся в таких местах и в таких концентрациях, что мало удовлетворяют его потребностям, а сеголетки еще не скатились с нерестилищ. Такие же 2 пика в интенсивности питания судака отмечены М. Н. Ивановой (1977) на следующем этапе формирования водохранилища.

Анализ температурного режима поверхностного слоя воды Рыбинского водохранилища за 1976—1978 гг. показал наличие внутрисезонных перепадов температуры, которые в сочетании с другими факторами также могли быть возможной причиной волнообразного хода склеритных рядов. Параметры цикличностей сезонного роста, выявленные на основе анализа регистрирующих структур, представляют самостоятельный интерес и дают дополнительную информацию об особенностях роста рыб в местах их обитания.

2.3. СТАТИСТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РОСТА

Количественные показатели роста рыб в настоящее время используются при решении комплекса проблем, в частности, при сопоставлении экстенсивности и интенсивности роста, выявлении его периодичности, при изучении экологии различных видов рыб. В данном параграфе производится классификация, обсуждение показателей роста рыб, указываются формулы для оценки их косвенных предельных и среднеквадратических погрешностей. К настоящему времени уже предложено несколько классификаций экономико-статистических показателей роста, вычисляемых часто по аналогичным формулам (Суллов, 1970; Казинец, 1975). Некоторые из этих классификаций, по видимому, можно распространить и на показатели роста рыб.

По одной из них, по признаку времени, все показатели можно разделить на две группы — моментные и интервальные. К моментным относятся показатели, дающие количественное описание роста на определенный момент времени. В нашем случае такой величиной будет размер (длина, вес тела и т. д.) в данный момент времени.

К интервальным относятся показатели, дающие количественную характеристику явления за определенный период времени. Из приведенных в табл. 1 показателей все, кроме первого, можно считать интервальными.

По другой классификации показатели могут быть разделены на абсолютные и относительные. Абсолютные характеризуют рост всего тела, описывают экстенсивность процесса. Из приведенных в табл. 1 величин к ним относятся: размер тела в данный момент времени, абсолютный прирост, средняя абсолютная скорость роста, «характеристики роста», абсолютное ускорение, показатель среднего размера вида по Е. Балону (1964), приросты приростов. Остальные показатели относятся к относительным, характеризующим рост единицы длины или массы тела, то есть описывающим интенсивность процесса.

Обсуждение имеющихся показателей роста рыб целесообразно провести с позиции кинематики. Функцию $l(t)$ (это относится и к другим параметрам роста) можно рассматривать как описание прямолинейного неравномерного движения материальной точки. В кинематике кроме координаты l и времени t для более наглядного анализа такого процесса обычно используют перемещение, аналогичное абсолютному приросту $l_{i+1} - l_i$, скорость $V_i = \frac{l_{i+1} - l_i}{\theta}$, $i = 0 \div n - 1$ и ускоре-

ние $a_i = \frac{l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}}{\theta^2}$, $i = 0 \div n - 2$. Совершенно естественно и при анализе экстенсивности роста рыб применить в первую очередь именно эти хорошо апробированные показатели, сопоставляя все остальные, дополнительные, с ними.

Для линейного роста, как правило $V_i \geq 0$. Однако при выращивании рыб в экспериментальных садках и прудах иногда наблюдается закономерное уменьшение длины тела, что объясняется изменением изгиба позвоночника, увеличением его крутизны, сокращением межпозвоночных промежутков при ухудшении жизненных условий (Чугунова и др., 1961).

Скорость весового роста отрицательна бывает часто, особенно в период зимовки. Например, средний вес 25 особей густеры возраста 4+, находящихся в зимовальном пруду экспериментальной базы ИБВВ АН СССР «Сунога» с начала октября 1975 г. по конец апреля 1976 г., по нашим наблюдениям уменьшился с 53 до 40 граммов. Использование критерия Стьюдента показало, что различие между этими средними достоверно с вероятностью 0,99. Следовательно, средняя скорость весового роста в это время отрицательна и составляет — 1,9 г/месяц. Отметим, что так как скорость роста может быть отрицательна, знак ускорения определяется не только возрастанием или убыванием скорости по величине, но и знаком самой скорости.

Таким образом, в некоторых случаях, при решении частных вопросов экстенсивности роста, возраст рыб, размер тела в данный момент времени, абсолютные приросты, скорость и ускорение роста с указанием их точности служат вполне достаточными показателями.

Как уже указывалось в обзоре литературы, В. В. Васнецовым (1934) была предложена «характеристика» роста H_i , размерность которой совпадает с размерностью абсолютной скорости роста V_i . Например, если длина тела измеряется в мм, а возраст рыбы в годах, то размерность и у скорости и характеристики роста — мм/год. То есть оба эти показателя можно считать мерой экстенсивности роста. Имеет смысл количественно сопоставить их величины. Для такого сопоставления наиболее просто оценить разность:

$$V_i - H_i = \frac{l_{i+1} - l_i}{\theta} - \frac{l_n l_{i+1} - l_n l_i}{\theta} \cdot l_i = \frac{1}{\theta} [l_{i+1} - l_i - (l_n l_{i+1} - l_n l_i) l_i], \quad (2.3.1)$$

которую, учитывая что характеристика меньше абсолютной скорости роста, можно интерпретировать как абсолютную систематическую ошибку экстенсивности роста при использовании H_i вместо V_i . Видно, что эта разность зависит от нескольких аргументов, что осложняет анализ ее поведения в области изменения аргументов.

Ранее М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976) вывели соотношение между V_i и H_i , зависящее только от удельной скорости роста C_i и показали, что чем выше C_i , тем сильнее абсолютная скорость превосходит характеристику роста. Однако C_i тоже зависит от нескольких аргументов, в том числе от величины интервала дискретности θ . Это побудило нас выполнить дальнейшие преобразования к виду, более удобному для анализа соотношения между V_i и H_i .

Для сопоставления абсолютной скорости и характеристики роста мы воспользовались формулой относительной систематической ошибки, под которой понимается отношение абсолютной систематической погрешности к значению определяемой величины. Это отношение обычно (Рабинович, 1978) выражают в процентах:

$$\varepsilon_i = \frac{V_i - H_i}{V_i} \cdot 100\% = \left(1 - \frac{H_i}{V_i}\right) \cdot 100\% \quad (2.3.2)$$

Преобразуя, получаем выражение, зависящее только от отношения $\frac{l_{i+1}}{l_i}$:

$$\varepsilon_i = \left(1 - \frac{l_n \frac{l_{i+1}}{l_i}}{1 - \frac{l_{i-1}}{l_i}}\right) \quad (2.3.3)$$

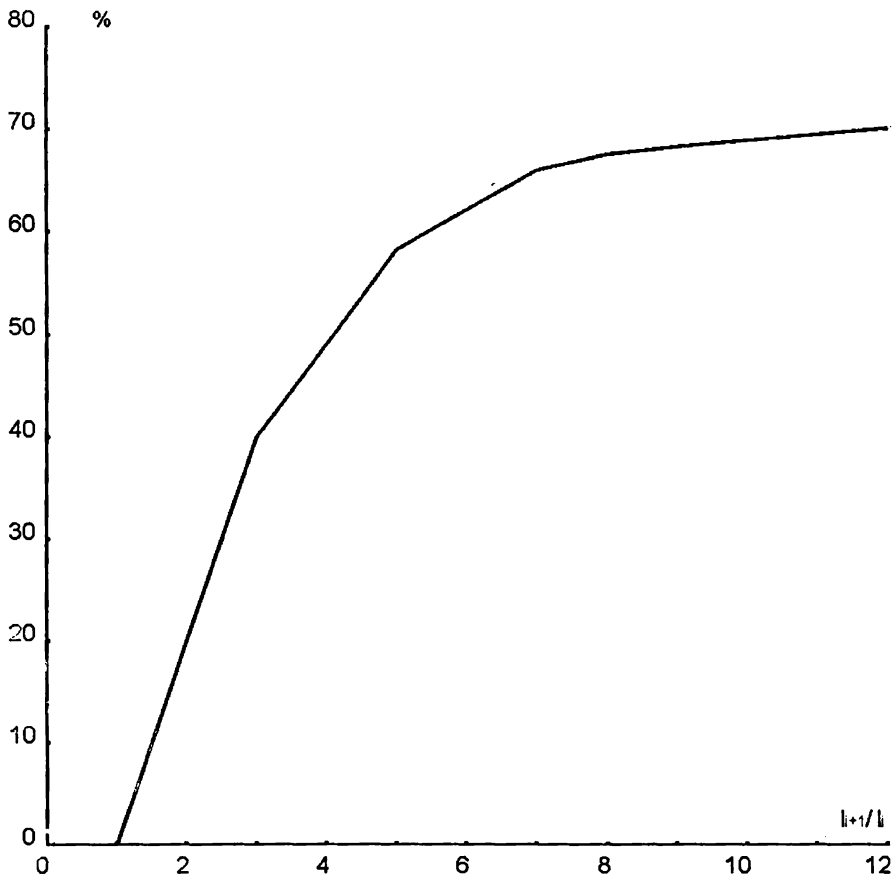


Рис. 6. Зависимость систематической относительной погрешности характеристики роста от отношения длин тела рыбы $\frac{l_{i+1}}{l_i}$ в последовательные моменты времени: по оси ординат: значения систематической относительной погрешности, %; по оси абсцисс: отношение длин тела в последовательные моменты времени $\frac{l_{i+1}}{l_i}$

Анализ функции $\varepsilon_i = \varepsilon_i \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \right)$ показывает, что систематическая ошибка сравнительно мала только в небольшой окрестности точки $\frac{l_{i+1}}{l_i} = 1$ и возрастает с увеличением аргумента (рис. 6). Причем наиболее быстрое увеличение функции — на 30,7% — наблюдается в часто встречающейся на практике области значений $\frac{l_{i+1}}{l_i}$ — от 1 до 2.

Поэтому при использовании вместо V_i характеристики роста, помимо статистической ошибки, методика оценки которой будет указа-

на ниже, как правило, появляется и значительная систематическая погрешность.

Например, у густеры, выращиваемой в прудах, экспериментальной базы «Сунога» средняя длина тела в возрасте 1 год составляла 47 мм, в возрасте 2 года — 92 мм, следовательно, ϵ более 30%.

Еще больше систематические ошибки получаются при увеличении отношения $\frac{l_{i+1}}{l_i}$. Так, по данным А. В. Пупырниковой (1953) в течение 132 суток средняя длина молоди щуки увеличилась от 11,9 до 138,7 мм. Вычисления показывают, что систематическая ошибка ϵ_i более 76%.

Следовательно, характеристика роста В. В. Васнецова (1934), вычисляемая гораздо более сложным образом, чем абсолютная скорость роста, имеет еще и систематическую ошибку, достигающую при интенсивном росте нескольких десятков процентов. Это свидетельствует о несомненных преимуществах абсолютной скорости как количественного показателя экстенсивности роста. Поэтому «характеристику» следует отнести к дополнительным абсолютным показателям роста, которые следует вычислять только при необходимости сопоставления с литературными данными.

Как указано выше, для изучения интенсивности роста используются относительные величины. Критический анализ различных показателей относительной скорости роста (Винберг, 1966; Мина, Клевезаль, 1976) позволил установить, что наиболее точная оценка относительного прироста в единицу времени — удельная скорость роста (Шмальгаузен, 1935)

$$C_i = \frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta}, i = 0 \div n-1. \quad (2.3.4)$$

Интересно сопоставить с ней используемые показатели относительной скорости роста в форме Ч. Майнота (1908), С. Броди (1945):

$$d_i = \frac{l_{i+1} - l_i}{\theta} \quad (2.3.5)$$

$$e_i = \frac{2(l_{i+1} - l_i)}{\theta(l_{i+1} + l_i)} \quad (2.3.6)$$

Без существенного ограничения общности θ можно приравнять к константе, для простоты, например, к единице, а в качестве аргумента взять отношение $\frac{l_{i+1}}{l_i}$. Тогда формулы приобретают вид:

$$d_i = \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} - 1 \right) \quad (2.3.7)$$

$$e_i = 2 \frac{\left(\frac{l_{i+1}}{l_i} - 1 \right)}{\left(\frac{l_{i+1}}{l_i} + 1 \right)} \quad (2.3.8)$$

$$c_i = \ln \frac{l_{i+1}}{l_i}, \quad (2.3.9)$$

что дает возможность графически сопоставить эти показатели.

Данные функции совпадают в точке $\frac{l_{i+1}}{l_i} = 1$, относительно близки в ее окрестности, но с увеличением аргумента разность между ними возрастает (рис. 7). Это означает, что при значениях $\frac{l_{i+1}}{l_i}$, близких к 1 без существенной ошибки можно использовать d_i и e_i . Для больших значений $\frac{l_{i+1}}{l_i}$ помимо статистической ошибки у d_i и e_i присутствуют и значительные систематические погрешности.

В табл. 3 приведены относительные значения их, вычисленные по формулам:

$$\frac{d_i - c_i}{c_i} \cdot 100\%, \quad (2.3.10)$$

$$\left| \frac{l_i - c_i}{c_i} \right| \cdot 100\%. \quad (2.3.11)$$

Таблица 3

Систематические погрешности показателей относительной скорости рыб (%)

Показатель скорости роста \ $\frac{l_{i+1}}{l_i}$	$\frac{l_{i+1}}{l_i}$							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Относительная скорость роста по Ч. Майногу (1908)	0	44,3	82,0	116,4	148,5	179,0	208,3	236,6
Относительная скорость роста по С. Броди (1945)	0	3,8	9,0	13,4	17,2	20,3	22,9	25,2

Как известно, для рыб наибольшая величина отношения при одинаковых интервалах дискретности наблюдается в первое время после выклева. При этом даже за время 20—30 суток длина рыбы может увеличиться в несколько раз. Так, по данным В. В. Васнецова (1975)

для леща нерестово-выростного хозяйства в Бирючке средняя длина тела на этапе развития А составляла 4,8 мм, а через месяц на этапе развития G — 25 мм. Из табл. 3 видно, что при вычислении относительной скорости роста между этими этапами систематическая погрешность d_i более 148%, а e_i — более 17%.

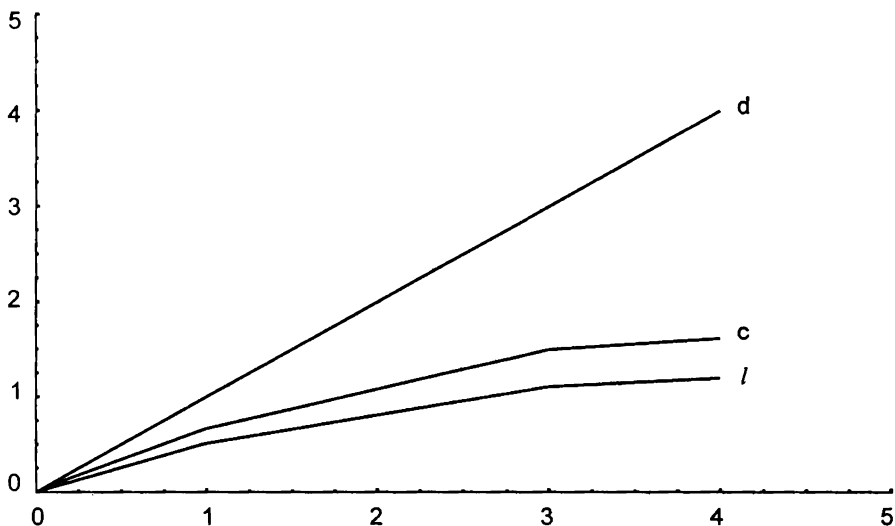


Рис. 7. Зависимость относительной скорости роста в форме Ч. Майнота (d), С. Броди (l), удельной скорости роста (C) от отношения последовательных длин тела, $\frac{l_i}{l_{i+1}}$: по оси ординат: относительная скорость роста, отн. ед.; по оси абсцисс: отношение последовательных длин тела, $\frac{l_i}{l_{i+1}}$

Еще большие систематические ошибки получаются при увеличении отношения $\frac{l_{i+1}}{l_i}$. Так, при выращивании годовиков карпа в прудах экспериментальной базы «Сунога» в течение 130 суток (с мая по середину сентября 1977 г.) их средний вес увеличился от 11 до 338 г. Вычисления показывают, что $d = 0,23$; $e = 0,01$; $C = 0,03$ (1/сутки), то есть систематическая ошибка e более 66%, а d — более 660%. Следовательно, для определения средней относительной скорости роста можно пользоваться формулами Ч. Майнота (1908) и С. Броди (1945) не делая большой систематической ошибки, если отношение $\frac{l_{i+1}}{l_i}$ не существенно превышает 1.

Отметим, что показатели относительной скорости роста $\frac{l_{i+1} - l_i}{l_i \theta}$

(Бердичевский, 1964) и $\frac{l_{i+1} - l_i}{l_0 \theta}$ (Брюзгин, 1969) представляют собой величины, пропорциональные абсолютной скорости роста и коэффициентами пропорциональности, соответственно, $\frac{1}{l_n}$ и $\frac{1}{l_0}$. Здесь l_n

по Л. С. Бердичевскому (1964) — длина рыбы предельного возраста, а l_0 по В. Л. Брюзгину (1969) — длина рыбы на первом году жизни. То есть эти оба показателя находятся в линейной связи с V_i и представляют собой масштабно измененную абсолютную скорость роста. Именно этим можно объяснить отмеченный В. Л. Брюзгиным (1969) факт сходства формы кривых динамики данных показателей в онтогенезе, вычисленных для одного и того же объекта.

Анализируя показатель интенсивности линейного роста популяции по Е. Балону (1964) можно заметить, что он представляет собой усредненный за определенный период коэффициент относительного прироста в форме Ч. Майнота (1908), то есть при интенсивном росте имеет большую систематическую погрешность.

Коэффициент $Z_i = \frac{l_{i+1}}{l_i}$ и средний коэффициент роста показывают

во сколько раз в относительном выражении увеличился или уменьшился уровень ряда за рассматриваемый промежуток времени. Логарифмируя их получаем:

$$\ln Z_i = \ln l_{i+1} - \ln l_i \quad (2.3.12)$$

$$\ln \bar{Z} = \frac{1}{n} (\ln l_n - \ln l_0) \quad (2.3.13)$$

Видно, что Z_i и \bar{Z} выражаются через относительный и средний относительный приросты. Под относительным приростом можно понимать показатель, определяемый следующим образом:

$$\int_{l_i}^{l_{i+1}} \frac{dl}{l} = \int_{l_i}^{l_{i+1}} d(\ln l) = \ln l_{i+1} - \ln l_i \quad (2.3.14)$$

Для количественного анализа быстроты изменения удельной скорости роста целесообразно применить относительное ускорение роста:

$$u_i = \frac{c_{i+1} - c_i}{\theta}, \quad i = \theta \div n - 2 \quad (2.3.15)$$

С учетом формулы (2.3.4) имеем:

$$u_i = \frac{\ln l_{i+2} - 2 \ln l_{i+1} + \ln l_i}{\theta^2}, \quad i = \theta \div n - 2 \quad (2.3.16)$$

Относительное ускорение может быть как положительным, так и отрицательным. Если $u_i > 0$, то это свидетельствует об ускорении роста единицы длины тела рыбы, если $u_i < 0$ — замедление относительного роста.

Таким образом, с позиции кинематики существующие абсолютные и относительные показатели роста можно разделить на основные (табл. 4, 5), которые рекомендуется вычислять в первую очередь, и дополнительные (табл. 6, 7), которые следует использовать при необходимости обеспечения большей наглядности или при сопоставлении с литературными данными. Отметим, что некоторые из дополнительных показателей, например, константа роста, как уже указывалось в литературном обзоре, могут иметь четкий биологический смысл.

Вычисление каких либо показателей или даже всей их совокупности не дает еще основания считать описание процесса роста выполненным полностью. Обязательной частью любого исследования в настоящее время становится оценка точности получаемых результатов. Конкретный способ этой оценки зависит от характера имеющейся информации.

Как указывалось М. В. Миной и Г. А. Клевезаль (1976) при анализе роста нужно отличать данные, получаемые при исследовании совокупности особей известного возраста, данные одномоментной выборки и информацию о росте отдельных особей. Опираясь с изменениями роста совокупности особей известного возраста, необходимо учитывать репрезентативность выборки, а при исследовании одномоментного облова, кроме того — стабильность роста различных поколений.

Несомненно, что изучая семейство кривых, описывающих рост отдельных особей, имеем наиболее полную исходную информацию, которую в частности, можно использовать и для оценки точности показателей роста. Так, если ряд $l_0, l_1 \dots l_i, l_{i+1} \dots l_n$ получен непосредственным измерением длины тела отдельной особи в моменты времени $t_0, t_1 \dots t_i, t_{i+1} \dots t_n$ или обратным расчислением по какой-либо регистрирующей структуре, то избранный показатель можно найти отдельно для каждой особи, определить его среднее значение, среднеквадратическое отклонение и возможную статистическую погрешность классическим способом (Плохинский, 1961).

Т а б л и ц а 4

Основные (с позиции кинематики) абсолютные показатели роста рыб

№ п/п	Показатель роста	Формула вычисления показателя
1	Размер тела в данный момент времени	l_i
2	Абсолютный прирост	$l_{i+1} - l_i$
3	Средняя абсолютная скорость роста	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta}$
4	Среднее абсолютное ускорение роста	$\frac{l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}}{\theta^2}$

**Основные (с позиции кинематики) относительные показатели
роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Формула вычисления показателя
1	Относительный прирост	$\ln l_{i+1} - \ln l_i$
2	Удельная скорость	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta}$
3	Относительное ускорение	$\frac{\ln \frac{l_{i+1} - l_i}{l_i^2}}{\theta^2}$

Таблица 6

**Дополнительные (с позиции кинематики) абсолютные показатели
роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Формула вычисления показателя
1	Характеристика роста	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} l_i$
2	Показатель среднего размера по Е. Балону	$\frac{l_n}{n}$
3	Приросты приростов	$l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}$

Таблица 7

**Дополнительные (с позиции кинематики) относительные показатели
роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Формула вычисления показателя
1	Относительная скорость роста по Ч. Майноту	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta l_i}$
2	Константа роста	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} \cdot \frac{t_i + t_{i+1}}{2}$
3	Относительная скорость роста по С. Броди	$\frac{2(l_{i+1} - l_i)}{\theta(l_{i+1} + l_i)}$
4	Относительная скорость роста по Л. С. Бердичевскому	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta l_n}$
5	Показатель интенсивности линейного роста популяции по Е. Балону	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{l_{i+1} - l_i}{l_i}$

№ п/п	Показатель роста	Формула вычисления показателя
6	Относительная скорость роста по В. Л. Брюзгину	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta l_0}$
7	Коэффициент роста	$\frac{l_{i+1}}{l_i}$
8	Средний коэффициент роста	$\sqrt[n]{\frac{l_n}{l_0}}$

Таблица 8

Предельные абсолютные погрешности основных абсолютных показателей роста рыб

№ п/п	Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
1	Размер тела в данный момент времени	Δl_i
2	Абсолютный прирост	$\Delta l_i + \Delta l_{i+1}$
3	Средняя абсолютная скорость	$\frac{1}{\theta} \left[\Delta l_i + \Delta l_{i+1} + \frac{\Delta \theta}{\theta} (l_{i+1} - l_i) \right]$
4	Среднее абсолютное ускорение	$\frac{1}{\theta} \left[\Delta l_i + 2\Delta l_{i+1} + \Delta l_{i+2} + 2\frac{\Delta \theta}{\theta} (l_{i+2} - 2l_{i+1} + l_i) \right]$

Таблица 9

Предельные абсолютные погрешности дополнительных абсолютных показателей роста рыб

№ п/п	Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
1	Характеристика роста	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{l_i}{l_{i+1}} \Delta l_{i+1} + (1 + \ln l_i) \Delta l_i + (\ln l_{i+1} - \ln l_i) l_i \Delta \theta \right]$
2	Показатель среднего размера вида по Е. Балону	$\frac{\Delta l_n}{n}$
3	Приросты приростов	$(\Delta l_i + 2\Delta l_{i+1} + \Delta l_{i+2})$

**Предельные абсолютные погрешности
основных относительных показателей роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
1	Относительный прирост	$\frac{\Delta l_i}{l_i} + \frac{\Delta l_{i+1}}{l_{i+1}}$
2	Удельная скорость	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{\Delta l_i}{l_{i+1}} + \frac{\Delta l_{i+1}}{l_{i+1}} + \frac{\Delta \theta}{\theta} (\ln l_{i+1} - \ln l_i) \right]$
3	Относительное ускорение	$\frac{1}{\theta^2} \left[\frac{\Delta l_i}{l_{i+1}} + 2 \left(\frac{\Delta l_{i+1}}{l_{i+1}} \right) + \left(\frac{\Delta l_{i+2}}{l_{i+2}} \right) + 2 \ln \frac{l_{i+2} l_i}{l_{i+1}^2} \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right) \right]$

Таблица 11

**Предельные абсолютные погрешности
дополнительных относительных показателей роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
1	Относительная скорость роста по Ч. Майноту	$\frac{1}{\theta l_i} \left[\Delta l_{i+1} + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right) + (l_{i+1} - l_i) \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right) \right]$
2	Константа роста	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{(t_i + t_{i+1}) \Delta l_{i+1}}{2 l_{i+1}} + \frac{(t_i + t_{i+1}) \Delta l_i}{2 l_i} + \frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} (t_i \Delta t_{i+1} + t_{i+1} \Delta t_i) \right]$
3	Относительная скорость роста по С. Броди	$\frac{2}{\theta (l_{i+1} + l_i)} \left[\frac{2 l_{i+1} \Delta l_i}{l_{i+1} + l_i} + \frac{2 l_i \Delta l_{i+1}}{l_i + l_{i+1}} + (l_{i+1} - l_i) \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right) \right]$
4	Относительная скорость роста по Л. С. Бердичевскому	$\frac{1}{\theta l_n} \left[\Delta l_i + \Delta l_{i+1} + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{l_n} \right) \Delta l_n + (l_{i+1} - l_i) \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right) \right]$
5	Показатель интенсивности линейного роста популяции по Е. Балону	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{1}{l_i} \left(\Delta l_{i+1} + \frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)$
6	Относительная скорость роста по В. Л. Брюзгину	$\frac{1}{\theta l_0} \left[\Delta l_i + \Delta l_{i+1} + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{l_0} \right) \Delta l_0 + (l_{i+1} - l_i) \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right) \right]$
7	Коэффициент роста	$\frac{1}{l_i} \left(\Delta l_{i+1} + \frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)$
8	Средний коэффициент роста	$\frac{1}{n} \sqrt{\frac{l_n}{l_0} \left(\frac{\Delta l_n}{l_n} + \frac{\Delta l_0}{l_0} \right)}$

**Среднеквадратические абсолютные погрешности
основных абсолютных показателей роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
1	Размер тела в данный момент времени	Δl_i
2	Абсолютный прирост	$(\Delta l_{i+1}^2 + \Delta l_i^2)^{\frac{1}{2}}$
3	Средняя абсолютная скорость	$\frac{1}{\theta} \left[\Delta l_i^2 + \Delta l_{i+1}^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
4	Среднее абсолютное ускорение	$\frac{1}{\theta^2} \left[\Delta l_i^2 + 4\Delta l_{i+1}^2 + \Delta l_{i+2}^2 + 4(l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2})^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$

Таблица 13

**Среднеквадратические абсолютные погрешности
дополнительных абсолютных показателей роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
1	Характеристика роста	$\frac{1}{\theta} \sqrt{\left(\frac{l_i}{l_{i+1}} \right)^2 \Delta l_{i+1}^2 + (1 + \ln l_i)^2 \Delta l_i^2 + [(\ln l_{i+1} - \ln l_i) l_i^2]^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2}$
2	Показатель среднего размера вида по Е. Балону	$\frac{\Delta l_n}{n}$
3	Приросты приростов	$\sqrt{\Delta l_i^2 + 4\Delta l_{i+1}^2 + \Delta l_{i+1}^2}$

Таблица 14

**Среднеквадратические абсолютные погрешности основных
относительных показателей роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
1	Относительный прирост	$\sqrt{\frac{\Delta l_i^2}{l_i^2} + \frac{\Delta l_{i+1}^2}{l_{i+1}^2}}$
2	Удельная скорость	$\frac{1}{\theta} \sqrt{\frac{\Delta l_i^2}{l_i^2} + \frac{\Delta l_{i+1}^2}{l_{i+1}^2} + (\ln l_{i+1} - \ln l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2}$
3	Относительное ускорение	$\frac{1}{\theta^2} \sqrt{\frac{\Delta l_i^2}{l_i^2} + 4 \left(\frac{\Delta l_{i+1}}{l_{i+1}} \right)^2 + \left(\frac{\Delta l_{i+2}}{l_{i+2}} \right)^2 + 4 \left(\ln \frac{l_{i+2} l_i}{l_{i+1}^2} \right)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2}$

**Среднеквадратические абсолютные погрешности
дополнительных относительных показателей роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
1	Относительная скорость роста по Ч. Майноту	$\frac{1}{\theta l_i} \left[\Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
2	Константа роста	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{(t_i + t_{i+1})^2 \Delta l_{i+1}^2}{4l_{i+1}^2} + \frac{(t_i + t_{i+1})^2 \Delta l_i^2}{4l_i^2} + \left(\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} \right)^2 (t_i^2 \Delta l_{i+1}^2 + t_{i+1}^2 \Delta l_i^2) \right]^{\frac{1}{2}}$
3	Относительная скорость роста по С. Броди	$\frac{2}{\theta (l_{i+1} + l_i)} \left[\frac{4l_{i+1}^2 \Delta l_i^2}{(l_{i+1} + l_i)^2} + \frac{4l_i^2 \Delta l_{i+1}^2}{(l_i + l_{i+1})^2} + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
4	Относительная скорость роста по Л. С. Бердичевскому	$\frac{1}{\theta l_n} \left[\Delta l_i^2 + \Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{l_n} \right)^2 \Delta l_n^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
5	Показатель интенсивности линейного роста популяции по Е. Балону	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{1}{l_i} \left[\Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
6	Относительная скорость роста по В. Л. Брюзгину	$\frac{1}{\theta l_0} \left[\Delta l_i^2 + \Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{l_0} \right)^2 \Delta l_0^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
7	Коэффициент роста	$\frac{1}{l_i} \left[\Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
8	Средний коэффициент роста	$\frac{1}{n} \sqrt{\frac{l_n}{l_0}} \left[\left(\frac{\Delta l_n}{l_n} \right)^2 + \left(\frac{\Delta l_0}{l_0} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$

Например, для 8 меченных особей леща с заведомо известным возрастом 6+, выращиваемых в пруду экспериментальной базы «Сунога», в период с октября 1972 г. по октябрь 1973 г. среднее значение удельной скорости роста составляет 0,121 1/год, а возможная погрешность с вероятностью 0,95 равна 0,012 1/год.

Часто имеется информация о росте рыб, получаемая в результате анализа выборок, производимых в последовательные моменты времени, т. е. когда прослеживается рост не отдельных особей, а опреде-

ленного годового класса. В этом случае нет возможности определения интервальных показателей роста у отдельных особей, но статистические погрешности этих показателей можно рассматривать как ошибки косвенных измерений.

Анализируемые показатели представляют собой сравнительно простые функции нескольких переменных:

$$Y = f(x_1, x_2, \dots, x_j, \dots, x_p) \quad (2.3.17)$$

То есть возникает ситуация, когда нужно оценить точность функции, ошибки аргументов которой определяются предварительно. Для нахождения предельной абсолютной косвенной ошибки функции иногда рекомендуется соотношение

$$\Delta Y = \sum_{j=1}^p \left| \frac{\partial f}{\partial x_j} \Delta x_j \right| \quad (2.3.18)$$

При этом необходимо иметь в виду, что во-первых, о предельной косвенной ошибке здесь говорится в вероятностном смысле, так как ошибки аргументов оцениваются для избранного уровня вероятности. Во-вторых, предполагается самая невыгодная ситуация, когда все частные погрешности имеют одинаковые знаки.

Очевидно, что при $x_j \neq x_{j+1}$, $x_j > 0$ рассматриваемые нами функции непрерывны относительно всех аргументов и имеют производные. Применяя к ним соотношение (2.3.18) получаем формулы предельных среднеквадратических ошибок показателей роста с учетом погрешности интервала дискретности (см. табл. 8—11). Однако, применение этих формул приводит, вообще говоря, к завышению результирующей ошибки.

Действительно, вероятность того, что статистические ошибки всех переменных будут одного знака составляет $\left(\frac{1}{2}\right)^P$, где P — число независимых переменных. При $P=2$ эта вероятность равна $1/4$, при $P=3$ равна $1/8$, при $P=4$ равна $1/16$, то есть составляет очень небольшую величину. Поэтому кроме предельной ошибки имеет смысл вычислить еще и среднеквадратическую погрешность. В ряде работ (Кондрашихин, 1969, Вентцель, 1998; и др.) показано, что для линейной функции результатов измерений x_j :

$$Y = \sum_{j=1}^p a_j x_j + b \quad (2.3.19)$$

стандартная ошибка функции ΔY , выражается через стандартные ошибки измерений Δx_j и коэффициенты корреляции между ними следующим равенством:

$$\Delta Y = \sqrt{\sum_{j=1}^p a_j^2 \Delta x_j^2 + 2 \sum_{j < k} a_j a_k \Delta x_j \Delta x_k r_{jk}} \quad (2.3.20)$$

В тех случаях когда ошибки измерений независимы или некоррелированы $r_{ij} = 0$ и формула (2.3.20) упрощается

$$\Delta Y = \sqrt{\sum_{j=1}^p a_j^2 \Delta x_j^2} \quad (2.3.21)$$

Из взятых нами показателей, линейной функцией своих аргументов является абсолютный прирост. При независимости ошибок Δl_i и Δl_{i+1} :

$$\Delta Y = \sqrt{(\Delta l_{i+1})^2 + (\Delta l_i)^2} \quad (2.3.22)$$

Операцию, выражаемую формулой (2.3.22) иногда называют «квадратическим сложением». Наиболее просто такое сложение выполняется графически на основании теоремы Пифагора. Отложив в одинаковом масштабе вдоль сторон прямого угла величины Δl_i и Δl_{i+1} , величину ΔY получаем как длину гипотенузы прямоугольного треугольника. Квадратическое сложение по формуле (2.3.22) характерно тем, что преимущественное влияние оказывают наибольшие слагаемые. Например, если $\Delta l_{i+1} = 0,5$ см, а $\Delta l_i = 0,2$ см, то $Y = 0,54$ см, то есть меньшая ошибка в данном случае играет очень небольшую роль. Если необходимо повысить точность, то в первую очередь нужно уменьшить ошибку, которая больше, что достигается, например, увеличением числа измеряемых особей.

Если функция $Y = f(x_1, x_2, \dots, x_i, \dots, x_p)$ нелинейная, то ее стандартная ошибка ΔY выражается через стандартные ошибки измерений и коэффициенты корреляций между ними r_{ij} следующим приближенным равенством:

$$\Delta Y = \sqrt{\sum_{j=1}^p \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right)^2 \Delta x_j^2 + 2 \sum_{i < j} \left(\frac{\partial f}{\partial x_i} \right) \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right) \Delta x_i \Delta x_j r_{ij}} \quad (2.3.23)$$

Если ошибки аргументов некоррелированы, то $r_{ij} = 0$ и формула упрощается:

$$\Delta Y = \sqrt{\sum_{j=1}^p \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \Delta x_j \right)^2} \quad (2.3.24)$$

Применение ее дает выражения, приведенные в табл. 12—15. Так как $\Delta \theta$ можно выразить через ошибки определения возраста рыб

$$\Delta\theta = \Delta(t_{i+1} - t_i) = \sqrt{\Delta t_{i+1}^2 + \Delta t_i^2}, \quad i = \theta \div n - 1 \quad (2.3.25)$$

то для использования полученных формул нужно знать погрешности определения средних длин и возрастов рыб. Если же ошибки отдельных аргументов коррелированы, то необходимо пользоваться более сложными формулами согласно уравнению (2.3.23).

Полные погрешности этих параметров могут иметь несколько составляющих. По одной из классификаций ошибки измерений делятся на промахи, систематические и случайные (Зайдель, 1974; Рабинович, 1978 и др.). Исключение промахов производится по уже описанной в параграфе 2.1 данной главы методики.

Выделение систематических и случайных погрешностей в определенной степени условно, и чаще всего, связано с методикой, применяемой аппаратурой. Например, при измерении длины тела рыбы неточность нанесения делений на линейке проявляется всегда одинаково и носит характер систематической ошибки. Но, если измерения производились с помощью нескольких линеек, погрешности связанные с неточностью шкал, будут иметь различную величину и превратятся в случайные. Однако, при использовании каждой конкретной методики разделение погрешностей на систематические и случайные оказывается вполне оправданным. Тем более, что влияние случайных ошибок может быть существенно уменьшено при многократном повторении опыта. Вклад систематических погрешностей путем повторения опытов уменьшить нельзя. При необходимости для этого нужно усовершенствование аппаратуры или изменение методики.

Соотношение между величинами случайной и систематической ошибок может быть различным. При измерении длин тела старшевозрастных рыб, например, систематическая компонента погрешности, как правило, относительно мала. Это обусловлено большой вариабельностью размеров старших возрастных групп. Методика и результаты оценки погрешностей определения возраста рыб описаны в параграфе 2.4.

Таким образом, исключив промахи, учтя, по возможности, систематические, определив случайные ошибки отдельных переменных по полученным формулам можно оценить результирующие погрешности показателей роста рыб. Если анализируется рост рыб с заранее известным возрастом, то $\Delta\theta = 0$ и формулы упрощаются.

В табл. 16 приведены значения показателей линейного роста и их ошибок репрезентативности для плотвы в возрасте 1, 2, 3, 4 года, выращиваемой в прудах экспериментальной базы «Сунога». Измерения длины тела производились в конце апреля—начале мая 1972—1975 гг. при пересадке рыб из зимовального в нагульные пруды. Промерялось не менее 25 одновозрастных особей. Значения ошибок репрезентативности, рассчитанные при $\Delta\theta = 0$, округлены.

**Среднеквадратические абсолютные погрешности
дополнительных относительных показателей роста рыб**

№ п/п	Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
1	Относительная скорость роста по Ч. Майноту	$\frac{1}{\theta l_i} \left[\Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
2	Константа роста	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{(t_i + t_{i+1})^2 \Delta l_{i+1}^2}{4l_{i+1}^2} + \frac{(t_i + t_{i+1})^2 \Delta l_i^2}{4l_i^2} + \left(\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} \right)^2 (t_i^2 \Delta l_{i+1}^2 + t_{i+1}^2 \Delta l_i^2) \right]^{\frac{1}{2}}$
3	Относительная скорость роста по С. Броди	$\frac{2}{\theta (l_{i+1} + l_i)} \left[\frac{4l_{i+1}^2 \Delta l_i^2}{(l_{i+1} + l_i)^2} + \frac{4l_i^2 \Delta l_{i+1}^2}{(l_i + l_{i+1})^2} + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
4	Относительная скорость роста по Л. С. Бердичевскому	$\frac{1}{\theta l_n} \left[\Delta l_i^2 + \Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{l_n} \right)^2 \Delta l_n^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
5	Показатель интенсивности линейного роста популяции по Е. Балону	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{1}{l_i} \left[\Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
6	Относительная скорость роста по В. Л. Брюзгину	$\frac{1}{\theta l_0} \left[\Delta l_i^2 + \Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{l_0} \right)^2 \Delta l_0^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{\Delta \theta}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
7	Коэффициент роста	$\frac{1}{l_i} \left[\Delta l_{i+1}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \Delta l_i \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
8	Средний коэффициент роста	$\frac{1}{n} \sqrt{\frac{l_n}{l_0}} \left[\left(\frac{\Delta l_n}{l_n} \right)^2 + \left(\frac{\Delta l_0}{l_0} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$

Например, для 8 меченных особей леща с заведомо известным возрастом 6+, выращиваемых в пруду экспериментальной базы «Сунога», в период с октября 1972 г. по октябрь 1973 г. среднее значение удельной скорости роста составляет 0,121 1/год, а возможная погрешность с вероятностью 0,95 равна 0,012 1/год.

Часто имеется информация о росте рыб, получаемая в результате анализа выборок, производимых в последовательные моменты времени, т. е. когда прослеживается рост не отдельных особей, а опреде-

ленного годового класса. В этом случае нет возможности определения интервальных показателей роста у отдельных особей, но статистические погрешности этих показателей можно рассматривать как ошибки косвенных измерений.

Анализируемые показатели представляют собой сравнительно простые функции нескольких переменных:

$$Y = f(x_1, x_2, \dots, x_j, \dots, x_p) \quad (2.3.17)$$

То есть возникает ситуация, когда нужно оценить точность функции, ошибки аргументов которой определяются предварительно. Для нахождения предельной абсолютной косвенной ошибки функции иногда рекомендуется соотношение

$$\Delta Y = \sum_{j=1}^p \left| \frac{\partial f}{\partial x_j} \Delta x_j \right| \quad (2.3.18)$$

При этом необходимо иметь в виду, что во-первых, о предельной косвенной ошибке здесь говорится в вероятностном смысле, так как ошибки аргументов оцениваются для избранного уровня вероятности. Во-вторых, предполагается самая невыгодная ситуация, когда все частные погрешности имеют одинаковые знаки.

Очевидно, что при $x_j \neq x_{j+1}$, $x_j > 0$ рассматриваемые нами функции непрерывны относительно всех аргументов и имеют производные. Применяя к ним соотношение (2.3.18) получаем формулы предельных среднеквадратических ошибок показателей роста с учетом погрешности интервала дискретности (см. табл. 8—11). Однако, применение этих формул приводит, вообще говоря, к завышению результирующей ошибки.

Действительно, вероятность того, что статистические ошибки всех переменных будут одного знака составляет $\left(\frac{1}{2}\right)^P$, где P — число независимых переменных. При $P=2$ эта вероятность равна $1/4$, при $P=3$ равна $1/8$, при $P=4$ равна $1/16$, то есть составляет очень небольшую величину. Поэтому кроме предельной ошибки имеет смысл вычислить еще и среднеквадратическую погрешность. В ряде работ (Кондрашихин, 1969, Вентцель, 1998; и др.) показано, что для линейной функции результатов измерений x_j :

$$Y = \sum_{j=1}^p a_j x_j + b \quad (2.3.19)$$

стандартная ошибка функции ΔY , выражается через стандартные ошибки измерений Δx_j и коэффициенты корреляции между ними следующим равенством:

Некоторые основные показатели роста плотвы, выращенной в прудах экспериментальной базы «Сунога» и их ошибки репрезентативности

№ п/п	Показатель роста	Возраст, годы			
		1	2	3	4
1	Длина тела, мм	51±1	113±1	129±2	138±2
2	Абсолютная скорость, мм/год	62±1	16±2	9±3	
3	Абсолютное ускорение, мм/год ²		-46±3	-7±5	
4	Удельная скорость, 1/год	0,80±0,02	0,13±0,02	0,07±0,02	
5	Относительное ускорение, 1/год ²		-0,67±0,03	-0,06±0,04	

Использование критерия Стьюдента показывают, что различие между средними значениями соответствующих показателей в разные годы с вероятностью не меньшей, чем 0,9, достоверно. Оценка достоверности разности здесь оказалась возможной только после определения ошибок репрезентативности показателей роста.

Из табл. 16 видно, что и абсолютная и удельная скорость положительны, убывают с возрастом по величине. Средние абсолютное и относительное ускорения отрицательны и показывают, как происходит замедление роста. При этом запись — 46 ± 3 для абсолютного ускорения, например, означает, что среднее значение ускорения на втором году роста плотвы равно — 46 мм/год, а истинное значение его с вероятностью 0,68 находится в интервале от — 43 до — 49. Если необходимо найти границы доверительного интервала для большей вероятности, то как известно, величину репрезентативности нужно умножить на соответствующий коэффициент Стьюдента.

В качестве другого примера использования этих формул в табл. 17 приведены значения показателей линейного роста, их предельных погрешностей с вероятностью 0,7 и ошибок репрезентативности (в скобках) для окуня, выращиваемого в прудах экспериментальной базы «Сунога».

Видно, что абсолютная и удельная скорости роста положительны, но быстро убывают с возрастом по величине. Абсолютное и относительное ускорения отрицательны и показывают, как быстро происходит это убывание: на третьем году жизни окуня данной популяции модуль абсолютного ускорения более чем в 5 раз, а модуль относительного — в 9 раз меньше, чем на втором году.

Использование критерия Стьюдента показывает, что различие между соответствующими средними значениями показателей роста в разные годы достоверно с вероятностью не меньшей, чем 0,95.

Оценка достоверности разности при этом оказалась возможной только после определения ошибок репрезентативности.

Предложенные формулы можно использовать при анализе литературных данных, если в них имеется информация о вариабельности размеров рыб разных возрастов. Так, нами определены абсолютное и относительное ускорения роста и произведена оценка их точности по средним значениям и ошибкам репрезентативности длины тела судака оз. Ильмень. Как абсолютное, так и относительное ускорение роста неоднократно меняют знаки (табл. 18). Это свидетельствует о резком изменении абсолютной и удельной скоростей роста и дает дополнительную информацию о периодичности роста судака оз. Ильмень.

На рис. 8 приведено изменение некоторых количественных показателей роста леща Рыбинского водохранилища по данным стандартного ихтиологического рейса 1986 г. Всего проанализировано 783 особи леща. Видно, что удельная скорость роста леща по И. И. Шмальгаузену (1935) отличается от относительной скорости роста по Л. С. Бердичевскому (1964) не только по величине, но в отдельные периоды времени даже по тенденции. Это означает, что, используя C_6 вместо $C_{ш}$ можно сделать неправильный вывод не только о величине интенсивности роста, но и об изменении ее тенденции.

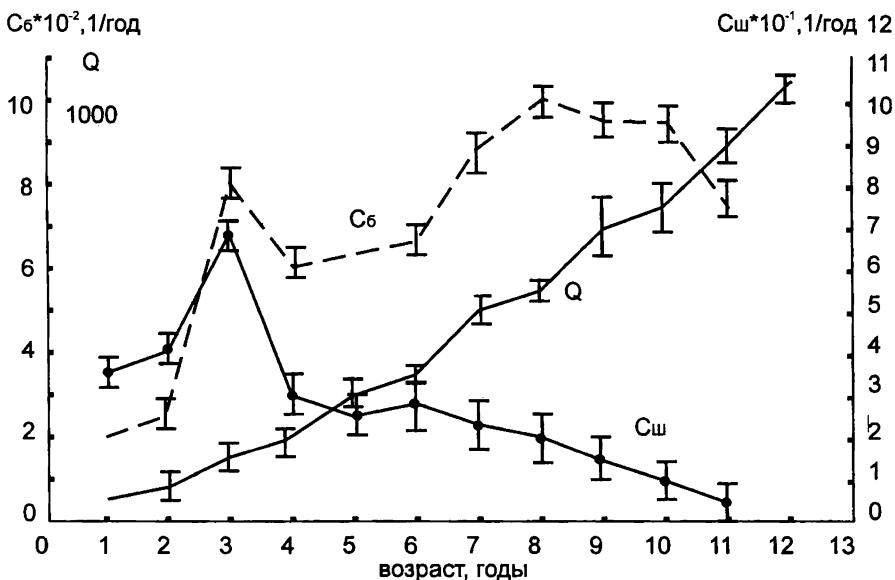


Рис. 8. Количественные показатели роста леща Рыбинского водохранилища по данным стандартного ихтиологического рейса 1986 г.:

Q — масса тела, $C_{ш}$ — удельная скорость роста по И. И. Шмальгаузену; C_6 — относительная скорость роста по Л. С. Бердичевскому; по оси ординат — значения показателей роста

Таким образом, проведенный анализ позволил классифицировать количественные показатели роста рыб на основные и дополнительные (с позиции кинематики). Рекомендовано в первую очередь использовать показатели, хорошо апробированные при анализе неравномерного движения, оценить систематические ошибки отдельных дополнительных показателей, достигающие при интенсивном росте значительных величин.

Т а б л и ц а 17

Показатели роста окуня, их предельные и среднеквадратические (в скобках) погрешности с вероятностью 0,7

Показатель роста	Возраст, годы							
	1		2		3		4	
Длина тела, мм	50±1(1)	—	120±1(1)	—	140±1(1)	—	151±2(2)	
Абсолютная скорость, мм/год	—	70±2(1)	—	20±2(1)	—	11±3(2)	—	
Абсолютное ускорение, мм/год ²	—	—	-50±4(2)	—	-9±5(3)	—	—	
Удельная скорость, 1/год	—	.88±.03(.02)	—	.15±.02(.01)	—	.08±.02(.01)	—	
Относительное ускорение, 1/год	—	—	-.72±.04(.03)	—	-.08±.04(.02)	—	—	

Т а б л и ц а 18

Абсолютные, относительные ускорения роста судака оз. Ильмень и их ошибки репрезентативности по исходным данным Г. В. Федоровой (1974)

Показатель роста	Возраст, годы					
	1		2		3	
Длина тела, мм	104±3	229±1	321±5	36±5	430±3	483±7
Абсолютное ускорение, мм/год ²	—	-33±8	-52±12	-29±16	-16±12	—
Относительное ускорение, 1/год	—	-.45±.05	-.22±.04	-.06±.04	-.06±.04	—

2.4. ВЕРОЯТНОСТНОЕ ОПИСАНИЕ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ПАРАМЕТРАМИ РОСТА РЫБ

При выявлении объективной природы связи между двумя параметрами роста на примере длины тела и характерного размера чешуи, костей и отолитов В. Л. Брюзгин (1969) считал, что эта связь имеет статистический характер (рис. 9). В данном параграфе нами производится дальнейшее развитие этой точки зрения. Сначала рассматривается соотношение для случая нескольких переменных.

В предыдущих параграфах рассматривалось изменение во времени каких-либо отдельно взятых параметров роста. Для отдельной в каждый момент времени возможное значение параметра роста выражается одним числом. Желая это подчеркнуть, такие величины называют одномерными (Кондрашихин, 1969). При описании соотношений между параметрами роста возникает необходимость рассмотрения одновременно двух и более величин. Для применения вероятностного подхода к этому вопросу мы воспользовались теорией систем стохастических величин (Вентцель, 1998).

При наличии статистической устойчивости (Тутубалин, 1972) любые два параметра роста X и Y , например, длину и вес тела или длину тела и радиус чешуи рыбы можно трактовать как двумерную случайную (стохастическую) величину, обозначаемую через (X, Y) . Обе величины X и Y , рассматриваемые одновременно, образуют систему двух стохастических величин. Свойства этой системы не исчерпываются свойствами отдельных составляющих, а включают также отдельные связи между ними (Вентцель, 1998).

Для наглядности удобно пользоваться геометрической интерпретацией систем. Двумерную стохастическую величину (X, Y) геометрически можно истолковать как случайную точку на плоскости с координатами X и Y , либо как случайный вектор на плоскости XOY , составляющие которого по осям абсцисс и ординат представляют собой стохастические величины. Отметим, что систему двух случайных величин образует совокупность всех возможных для них значений.

По аналогии с одномерными величинами наиболее полное описание системы двух случайных величин достигается с помощью интегральной $F(x, y)$ или дифференциальной $f(x, y)$ функций распределения. В геометрической интерпретации $F(x, y)$ имеет смысл вероятности попадания точки в квадрат с вершиной в точке x, y , лежащей левее и ниже ее.

Если $F(x, y)$ непрерывна и обладает непрерывной смешанной производной второго порядка, то двумерная плотность вероятности определяется формулой:

$$f(x, y) = \frac{\partial^2 F(x, y)}{\partial x \partial y}.$$

Она представляет собой предел отношения вероятности попадания в малый прямоугольник к площади этого прямоугольника, когда оба его размера стремятся к нулю. При характеристике системы особое значение имеют так называемые условные знаки распределения, под которыми понимаются законы распределения, вычисленные при условии, что одна случайная величина приняла определенное значение.

Можно показать (Вентцель, 1998), что плотность распределения системы двух величин равна плотности распределения одной из величин, вычисленную при условии, что первая величина приняла заданное значение.

Как уже указывалось ранее, краткое описание случайной величины дается моментами распределения различного порядка. Аналогичные числовые характеристики — начальные и центральные моменты различных порядков можно ввести и для системы двух стохастических величин. Для каждого сечения вычислялись и соответствующим образом интерпретировались величины \bar{x}_i , \bar{y}_i , σ_{x_i} , σ_{y_i} , Ax_i , Ay_i , Ex_i , Ey_i . Значения \bar{x}_i и \bar{y}_i можно рассматривать как координаты точек на плоскости. Кроме наиболее вероятных значений при этом у каждой точки откладывались доверительные интервалы: Δx_i и Δy_i .

При распределении, близком к нормальному, ошибка оценивалась по формуле $\Delta = t_{st} \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, где n — число рыб, имеющих параметр роста x_i . Например, для выборки леща Рыбинского водохранилища с длиной тела около 200 мм, средний вес в июле 1976 г. составлял $\bar{Q} = 153$ г., среднеквадратическое отклонение веса равно 40 г., $n = 54$, $t_{st} = 2,0$ для вероятности 0,95, следовательно, $\Delta Q = 11$ г.

Естественно, что n в разных точках могут оказаться разными по величине. При этом, если величина одной из координат, скажем x известна практически точно, например, при упорядочивании по радиусу чешуи, то на графике отмечалась только величина доверительного интервала для координат y . Подобным образом (рис. 9) нами вычислены доверительные интервалы по литературным данным, материалам архива лаборатории ихтиологии ИБВВ РАН, а также своим сборам.

Кроме того вычислялся корреляционный момент K_{xy} или коэффициент корреляции $r_{xy} = \frac{K_{xy}}{\sigma_x \sigma_y}$, характеризующий степень тесноты ли-

нейной связи между величинами X и Y . Часто он достигает довольно большой величины. Так, коэффициент корреляции между длиной тела и радиусом чешуи у белого амура и густеры, выращивавшихся в прудах экспериментальной базы «Сунога», равны соответственно — 0,96 и 0,97. Это свидетельствует о почти линейной зависимости между

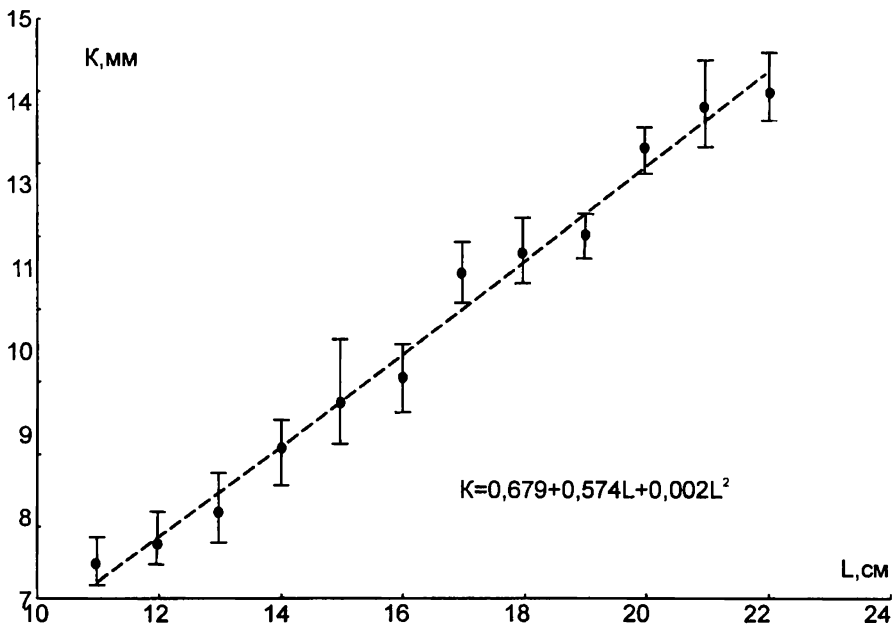


Рис. 9. Связь между длиной тела L и величиной клейтрума K каспийской воibly с указанием ошибки репрезентативности ΔK , вычисленной по исходным данным К. К. Терещенко (1913)

данными величинами. В ряде случаев зависимость между X и Y явно нелинейна, поэтому необходимо вычисление корреляционного отношения.

Совокупностью выше перечисленных характеристик всех сечений в табличной и графической форме уже можно пользоваться для определения средней длины, веса и их ошибок для заданных значений аргумента. Во многих случаях, когда нужна наглядность и быстрота оценки целесообразно использовать именно такие способы задания функции.

Иногда возникает необходимость в компактном описании зависимости с помощью формулы или аналитического выражения. Как, правило, это обусловлено тем, что задание функции формулой позволяет вычислить ее для любых значений аргумента в области определения, и при дальнейшем исследовании дает возможность непосредственно применять хорошо разработанные методы математического анализа.

Рассмотрение эмпирических кривых соотношений между параметрами роста как для собственных, так и литературных данных показывает наряду с общим направлением процесса наличие разного рода нерегулярных колебаний. Вариабельность связи весового и линейного роста плотвы в течение нагульного периода отчетливо пока-

заны многими авторами (Girling, 1995; Hosn et al., 1997). Судя по сезонным вариациям коэффициента упитанности подобные изменения наблюдаются у многих видов рыб

При вероятностной трактовке соотношений между параметрами роста рыб подразумевается, что они связаны стохастической зависимостью. При этом имеется в виду, что, зная значение X нельзя точно определить значение Y , а можно указать только ее закон распределения, зависящий от того, какое значение приняла величина X .

Стохастическая зависимость может быть различной. По мере увеличения тесноты связи она все более приближается к функциональной. То есть жесткую детерминированную зависимость между параметрами роста рыб можно рассматривать как предельный случай наиболее тесной стохастической. Другой крайний случай — полная независимость случайных величин. Между этими кривыми ситуациями находятся все градации вероятностей зависимости — от самой сильной до самой слабой.

Оперирование стохастической зависимостью между параметрами роста рыб позволяет, в частности, обобщить указанные в обзоре литературы подходы к реконструкции линейного роста. Так, с одной стороны принимается во внимание наличие вариабельности в связи l и R (рис. 10) для отдельных особей. Если случайные величины l и R находятся в вероятностной зависимости, то это не означает, что с изменением l величина R изменяется строго определенным образом. Это свидетельствует лишь о том, что с увеличением длины тела рыбы радиус чешуи также имеет тенденцию возрастать. Но данная тенденция соблюдается только в общих чертах, в каждом отдельном случае от нее возможны отклонения.

Методы 2—4 групп обратного расчисления роста, указанные в обзоре литературы можно интерпретировать как различные формы представления этой тенденции. Диаграммы точек с нанесенными доверительными интервалами позволяют с некоторой вероятностью установить общий вид функциональной зависимости, с помощью которой можно описать тенденцию. Однако, как и во всех вопросах, выбор той или иной функции $Y=f(x)$ может быть сделан с той или иной степенью надежности. Более того, существует бесчисленное множество функций, как угодно хорошо согласующихся с диаграммой.

По-видимому, однозначно указывать оптимальный метод реконструкции роста рыб затруднительно. Приближение слишком грубое для одних целей, может быть приемлемо для других. В качестве одного из возможных методов выделения тенденции может быть указан описанный в параграфе 3.2 метод фильтрации, цель которой в данном случае заключается в подавлении колебаний с небольшими периодами. Тенденция, вычисленная с помощью низкочастотного фильтра, отличается от исходной кривой тем, что нерегулярные

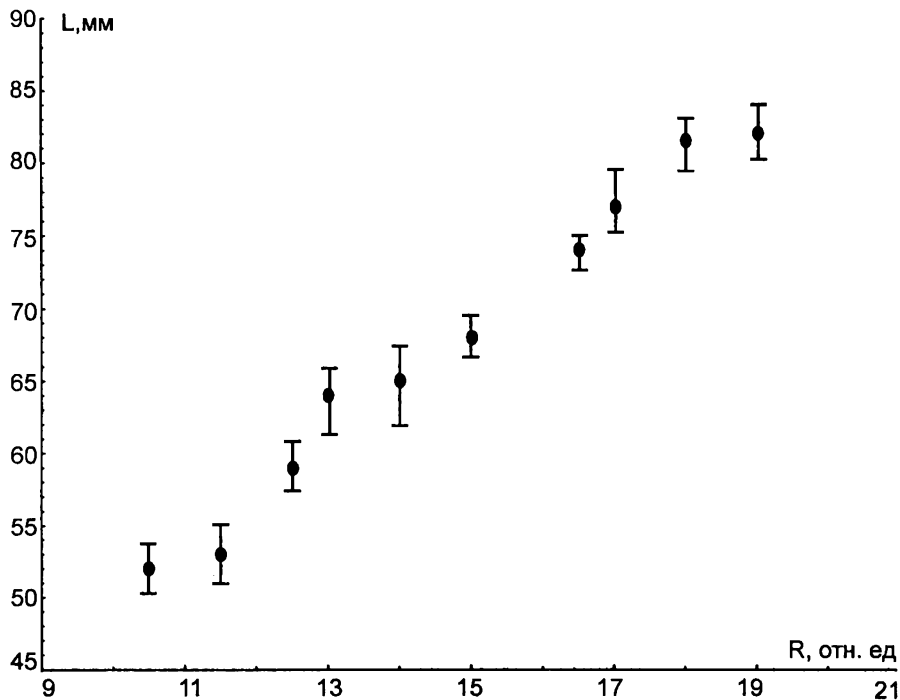


Рис. 10. Связь между длиной тела L и величиной внешнего радиуса R чешуи сеголетков днепровской тарани с указанием ошибки репрезентативности ΔL , вычисленной по исходным данным В. Л. Брюзгина (1969)

колебания в ней сглажены, а от усредненной на глаз кривой тем, что она построена не по случайным точкам, а с учетом усреднения их совокупности.

Таким образом, вероятностная трактовка соотношений между двумя параметрами роста рыб при наличии стохастической устойчивости позволяет использовать аппарат двумерных случайных величин. Считается, что параметры роста связаны между собой стохастической зависимостью. Это дает возможность обобщить существующие детерминированные подходы к анализу соотношений между двумя параметрами роста рыб, наряду с определением возможных тенденций оценить доверительные интервалы, моменты распределения. Детерминированная зависимость между параметрами роста с этой позиции рассматривается как предельный случай наиболее тесной стохастической связи.

Более полное описание роста рыб достигается при анализе изменений нескольких параметров. Стохастический подход удобно использовать в данной ситуации. Параметры роста рыб можно интерпретировать как n — мерную случайную (стохастическую) величину.

При этом система трех параметров может быть изображена случайной точкой или вектором в трехмерном пространстве. О системе параметров роста рыб часто удобно говорить как о случайной точке в пространстве n измерений.

По аналогии с функцией распределения двумерного случайного вектора вводится функция распределения n — мерного вектора, которая имеет смысл вероятности того, что стохастические величины координаты этого вектора примут значения, меньшие, чем заданные числа: x_1, x_2, \dots, x_n .

$$F(x_1, x_2, \dots, x_n) = P(X_1 < x_1, X_2 < x_2, \dots, X_n < x_n)$$

Функцией плотности вероятности $f(x_1, x_2, \dots, x_n)$ n — мерного стохастического вектора является частная производная порядка от функции распределения этого вектора, взятая по всем аргументам, т. е.:

$$f(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n) = \frac{\partial^n F(x_1, x_2, \dots, x_n)}{\partial x_1 \partial x_2 \dots \partial x_n}$$

Однако, часто такие исчерпывающие вероятностные характеристики не могут быть применены, ввиду того, что ограниченный экспериментальный материал не дает возможности построить закон распределения с достаточной точностью. На практике обычно вместо законов распределения применяют неполное, приближенное описание системы параметров роста рыб с помощью числовых характеристик — математических ожиданий, характеризующих средние значения дисперсии, описывающих рассеивание их около средних и корреляционных моментов, характеризующих попарную корреляцию параметров роста, входящих в систему.

Проведенный нами анализ материалов по росту рыб показал, что все корреляционные моменты и дисперсии удобно расположить в виде матрицы, которая служит количественным выражением степени связи между каждой парой рассматриваемых показателей роста. В целях достижения еще большей наглядности о степени коррелированности параметров роста безотносительно к их рассеиванию мы воспользовались корреляционной матрицей, составленной из коэффициентов корреляции r_{ij} .

Коэффициенты корреляции, расположенные симметрично по отношению к главной диагонали, равны между собой: $r_{ij} = r_{ji}$, а диагональные элементы матрицы равны 1, поэтому нормированная корреляционная матрица имеет вид:

$$r_{ij} = \begin{pmatrix} 1 & r_{12} & \dots & r_{1n} \\ & 1 & r_{23} \dots & r_{2n} \\ & & 1 \dots & .. \\ & & & 1 \end{pmatrix}$$

Обработка как собственных, так и литературных данных указывает на различную связь между отдельными параметрами. При этом возможно выявление как наиболее тесно связанных, так и слабокоррелированных пар параметров роста рыб (табл. 19).

Таблица 19

Нормированная корреляционная матрица параметров роста густеры, выращенной в прудах экспериментальной базы «Сунога»

1	2	3	4	5
1.0	0,88	0,88	0,87	0,79
	1,00	0,93	0,94	0,91
		1,00	0,90	0,85
			1,00	0,91
				1,00

Нумерация параметров роста: 1 — длина тела, 2 — передний, 3 — задний, 4 — боковой радиусы чешуи, 5 — число склеритов в боковом радиусе чешуи, $n = 85$.

Таблица 20

Нормированная корреляционная матрица параметров роста окуня, выращенного в прудах экспериментальной базы «Сунога»

1.0	0,86	0,74	0,81	0,65
	1,00	0,76	0,80	0,70
		1,00	0,82	0,64
			1,00	0,81
				1,00

Нумерация параметров та же, что и в табл. 19, $n = 70$.

Таблица 21

Нормированная корреляционная матрица параметров роста плотвы, выращенной в прудах экспериментальной базы «Сунога»

1.0	0,45	0,65	0,47	0,61
	1,00	0,70	0,90	0,75
		1,00	0,76	0,66
			1,00	0,78
				1,00

Нумерация параметров та же, что и в табл. 19, $n = 129$.

Нормированная корреляционная матрица параметров роста леща, выращенного в прудах экспериментальной базы «Сунога»

1.0	0,86	0,74	0,68	0,66	0,60
	1,00	0,69	0,70	0,66	0,72
		1,00	0,87	0,81	0,88
			1,00	0,83	0,83
				1,00	0,91
					1,00

Нумерация параметров роста: 1 — длина, 2 — вес тела, 3 — передний, 4 — задний, 5 — боковой радиусы чешуи, 6 — число склеритов в боковом радиусе чешуи, $n = 30$.

Нормированная корреляционная матрица параметров роста толстолоба, выращенного в прудах экспериментальной базы «Сунога»

1.0	0,96	0,64	0,69	0,76	0,69
	1,00	0,58	0,65	0,73	0,64
		1,00	0,73	0,79	0,60
			1,00	0,72	0,55
				1,00	0,78
					1,00

Нумерация параметров та же, что и в табл. 22, $n = 67$.

Таким образом, при использовании многомерного пространства каждому фиксированному моменту времени соответствует мгновенное состояние системы, которое можно описать совокупностью числовых характеристик с требуемой точностью. При последовательной смене состояний организма величины $X_1, X_2 \dots X_n$ оказываются стохастическими функциями времени: $X_1(t), X_2(t) \dots X_n(t)$. Семейство таких стохастических функций называют многомерным стохастическим процессом. При их статистическом анализе предполагается применение методов, использующих некоторые обобщенные показатели. Рациональный выбор их позволяет часто довольно подробно описать многомерные процессы, оперируя небольшим числом показателей. Для анализа многомерной информации в последнее время наибольшее применение нашел метод главных компонент (Борисенков, Романов, 1969).

Пусть у выборки рыб популяции в определенный момент времени t учитывается n признаков, которые после измерения принимают

числовые значения $F_1, F_2 \dots F_n$. При упорядочивании рыб по возрасту имеем таблицу значений функции $F(t, x)$:

$$\begin{array}{c} F_{11} F_{12} \dots F_{1n} \\ F_{21} F_{22} \dots F_{2n} \\ \dots \dots \dots \dots \dots \dots \\ F_{m1} F_{m2} \dots F_{mn} \end{array}$$

Здесь t — время, принимающее дискретное значение ($t=1, 2 \dots m$), а x — параметр роста ($x=1, 2 \dots n$).

При использовании метода главных компонент функция $F(t, x)$ представляется в виде: $F(t, x) = Z(t) * X(x)$, то есть ищется разложение по некоторым функциям $X(x)$, зависящим только от x . Весовые же коэффициенты T зависят только от t .

Функции $X(x)$ и $T(t)$ находятся при условии, что сумма квадратов ошибок разложения по всем точкам данной совокупности достигает минимума. Аналитически задача сводится к нахождению корней характеристического уравнения:

$$(B - \lambda I) = 0$$

где B — матрица, подлежащая факторизации, а I — единичная матрица.

Таким образом, при использовании метода главных компонент применительно к рассматриваемой нами проблеме роста рыб находились собственные числа матрицы λ , собственные вектора $X(x)$, а также соответствующие им функции времени $T(t)$. Согласно теории разложений, собственные числа, расположенные в убывающем порядке, имеют больший вес, чем меньше их порядковый номер. С позиции статистического подхода, разложение на естественные составляющие — разложение по наиболее часто встречающимся комбинациям, причем чаще встречаются те комбинации, которые обладают большими собственными числами.

К достоинству метода главных компонент относится то, что он позволяет существенно снизить размерность пространства исходных признаков. При этом большая часть дисперсии связывается с несколькими первыми членами разложения. Так как абсолютные значения параметров роста часто различаются на порядок, их величины перед разложением нормировались, что достигалось делением на среднеквадратическое отклонение соответствующего параметра. Исходные данные упорядочивались по возрасту особей или длине их тела.

Анализ показал, что в большинстве случаев уже первые три члена разложения в сумме составляют более 90 % суммарной дисперсии, а главные компоненты изменяются закономерно. Для рыб с известным возрастом первая компонента иллюстрирует общую тенденцию

увеличения анализируемых параметров в процессе роста, вторая — характеризует долгопериодную вариацию, а третья для рыб с возрастом более года часто отражает годовую циклику. Четкость разделения точек на годовые классы в плоскости главных компонент с увеличением возраста рыб, как правило, уменьшается. Это обусловлено увеличением трансгрессии параметров роста рыб с возрастом.

При анализе информации, упорядоченной по длине тела, в плоскости главных компонент точки часто тоже группируются в отдельные классы. Например, для *Cheilopogon cyanopterus* (Vol) (Ковалевская, 1977) в плоскости первой и второй естественных составляющих выделяются пять классов, соответствующих особям с длиной тела 4,26; 6,3; 8,0—10,2; 18,0—29,9; 30,0—108,5 мм. Это указывает на возможность разделения анализируемых особей по совокупности использованных признаков на 5 групп, внутри которых изменения признаков более однородны, чем между группами. Биологическая интерпретация выделенных классов возможна при использовании данных о характере роста и формообразовании анализируемых видов рыб.

Следовательно, для более полного описания роста необходимо привлечь теорию случайных векторов, а возможные значения параметров роста одновозрастных особей интерпретировать как координаты точки в n -мерном фазовом пространстве, тогда совокупность точек будет представлять собой многомерный стохастический процесс. То есть наиболее адекватное описание роста, по нашему мнению, состоит, с одной стороны, в представлении его как многомерного процесса, а с другой — компоненты его рассматриваются как стохастические функции, анализируемые с помощью стохастических характеристик.

2.5. ОЦЕНКА ТОЧНОСТИ И ВЫЯВЛЕНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ОБЪЕКТИВИЗАЦИИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА РЫБ

Изучение роста рыб в широком частотном диапазоне предполагает их частые отловы, что связано с определенными трудностями, особенно, при анализе роста особей, обитающих в естественных условиях. В определенной степени трудности можно устранить используя регистрирующие структуры, среди которых важное значение имеет чешуя.

Для изучения особенностей роста, у основной массы отловленных рыб производились сборы не только чешуи, но и других регистрирующих структур. Структуры просматривали под бинокулярным микроскопом МБС-2 при различном увеличении в проходящем и падающем свете. Для выборок чешуи помимо визуального исследования

использовалась микрофотометрия, производимая с помощью отечественного регистрирующего микрофотометра МФ-4 и микрофотометра G-2 с компенсационным самописцем G-IBI (фирмы «Карл Цейсс» Иена).

Отметим, что применение микрофотометрии позволяет получить сведения об изменении оптической плотности чешуи в графической форме. Принцип действия регистрирующего микрофотометра заключается в том, что свет от лампы проходит через фотометрируемый участок препарата и, падая на фотоэлемент, возбуждает фототок (рис. 11, 12). Ток пропорционален попадающему на фотоэлемент световому потоку, величина же последнего зависит от оптической плотности фотометрируемого участка чешуи. Ток от фотоэлемента поступает на гальванометр, с его изменением меняется отсчет на шкале, который регистрируется на фотоплёнке, фотопластинке (МФ-4) (рис. 11) или на бумажной ленте (G-2) (рис. 12).



Рис. 11. Схема работы регистрирующего микрофотометра МФ-4

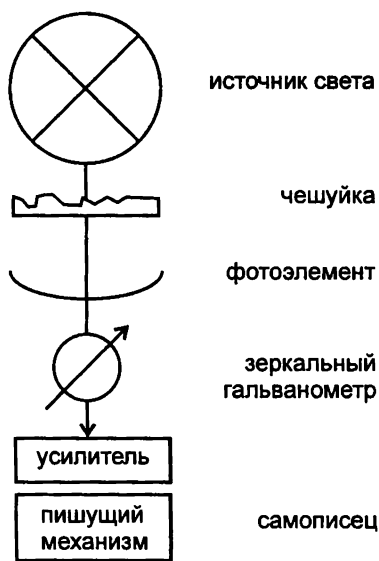


Рис. 12. Схема работы регистрирующего микрофотометра МФ-4

Графическая форма представления нами использовалась потому, что она обладает наибольшей наглядностью, необходимой при изучении такой сложной регистрирующей структуры как чешуя. Основные преимущества комплекса приборов G-2 с G-IBI заключаются в возможности сопоставления изображения чешуи и одновременно получаемой микрофотограммы, в возможности изменения при необходимости масштаба записи в широких пределах как по оси абсцисс

(комбинациями сменных шестерен самописца), так и по оси ординат (изменением усиления предварительного усилителя, входящего в состав G-IBI). Кроме того, исключается операция обработки фотопластины или фотопленки (проявление и фиксация), которая необходима при использовании МФ-4.

В зависимости от цели исследования регистрация производилась при различных соотношениях ширины измерительной щели микрофотометра (b) и минимального расстояния между склеритами (D). Для получения наиболее детальной информации о вариациях оптической плотности чешуи рыб используется соотношение $b/D \ll 1$. При этом на микрофотограммах выделяются отчетливо только отдельные склериты, но и особенности их орографии (рис. 13, а). При соотношении $b/D \gg 1$ регистрируется изменение оптической плотности зон чешуи, включающих в себя несколько склеритов и межсклеритных расстояний (рис. 13, б). При необходимости машинного анализа получаемая информация должна быть преобразована к виду, удобному для ввода в ЭВМ. Несомненно, что более полная механизация обработки микрофотограмм достигается при автоматической оцифровке графиков.

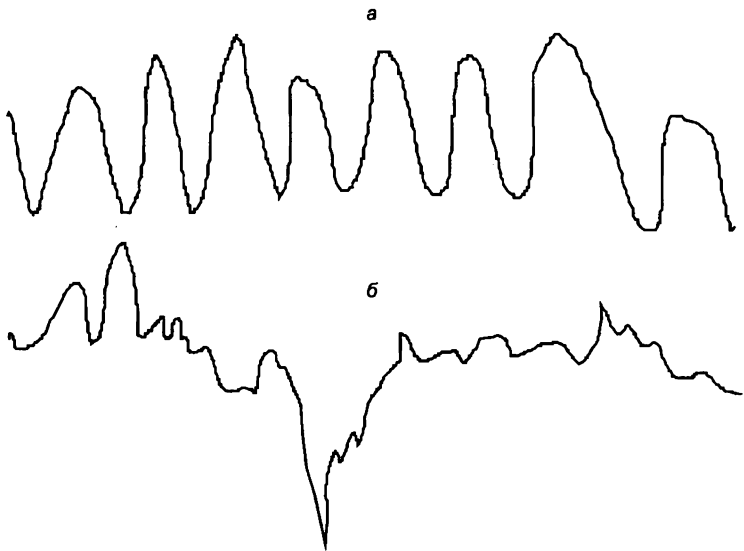


Рис. 13. Образцы микрофотограмм чешуи:
а — при соотношении $b/D \ll 1$; б — при соотношении $b/D \gg 1$

Однако, если реализации небольшой длины, то возможно использование и простых устройств (рис. 14). Принцип действия его заключается в следующем. На столике неподвижно закрепляется лента с микрофотограммой, вдоль которой с помощью винтового вала

перемещается прозрачная пленка. Нулевое показание счетчика устанавливается для центра чешуи. Риска пленки последовательно смещается с пиками оптической плотности чешуи на бумажной ленте и с табло счетчика оборотов винтового вала переписываются показания, соответствующие абсциссам центров склеритов.

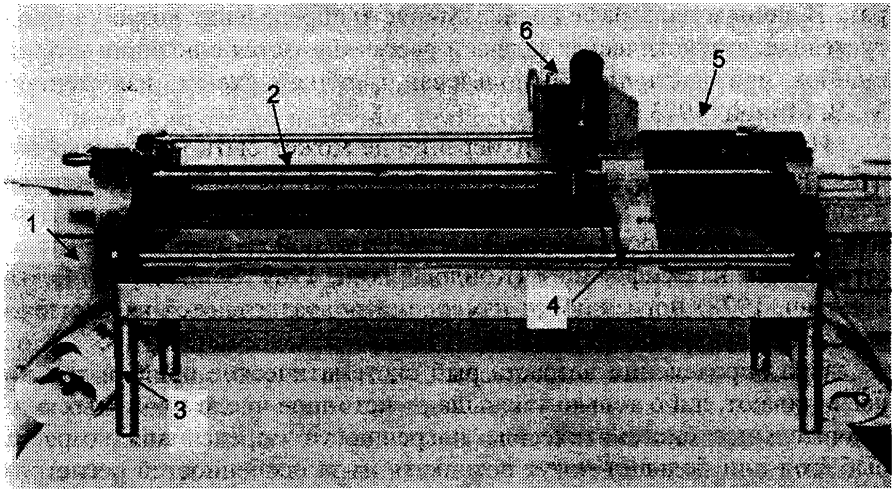


Рис. 14. Устройство оцифровки графиков:

1 — ручка вращения винтового вала; 2 — винтовой вал; 3 — лента самописца; 4 — передвижная планка с риской; 5 — счетчик оборотов винтового вала; 6 — устройство для сброса показаний счетчика и перевода направления движения планки

Более точное совмещение риски планки с центром склерита достигается применением вмонтированной в устройство головки измерительного микроскопа «МИР-12».

Величинами, характеризующими рост могут быть различные параметры склеритной структуры чешуи, в частности, расстояния между годовыми кольцами, число склеритов в годовой зоне, расстояния x (n) между склеритами, ширина склеритов, оптическая плотность чешуи (r) вдоль радиуса и т. д.

Если из перечисленных первые два параметра дают картину роста с временным интервалом дискретности, равным году, то следующие могут отражать изменение скорости сезонного роста рыб.

Неравномерность обмена веществ в организме рыб, как известно, отражается в строении различных регистрирующих структур, в том числе и чешуи в виде различных образований. У опытных операторов визуальный анализ этих образований с помощью оптических приборов часто не вызывает особых затруднений. Однако, иногда даже предварительная физико-химическая обработка не позволяет доста-

точно уверенно интерпретировать некоторые из них, в частности, разделить годовые и дополнительные кольца.

В работах М. В. Миной (1973 а, б; 1976) обоснована необходимость и намечены пути оценки точности используемых методик, и в первую очередь, наиболее простого и распространенного способа — визуального определения возраста рыб по регистрирующим структурам. В данном параграфе оценка точности определения возраста трактуется как статистическая задача и рассматривается с позиции теории ошибок при частичном использовании общей схемы, изложенной М. В. Миной (1973 б, 1976).

Известно, что никакое измерение не может быть выполнено абсолютно точно. В задачу исследования входит не только нахождение искомой величины, но и оценка допущенной при этом погрешности. Как уже указывалось в главе 2 согласно одной из наиболее распространенных классификаций (Кондрашихин, 1969; Зайдель, 1974; Рабинович, 1978) погрешности измерений подразделяются на систематические, случайные и промахи.

При определении возраста рыб систематические ошибки только увеличивают, либо только уменьшают истинное число прожитых лет. Значительные систематические погрешности определения возраста рыб (год или больше) могут возникать из-за особенностей регистрирующих структур и в результате личных систематических погрешностей операторов. Указывается, например, что первое годовое кольцо на чешуе ельца из водоемов Англии, закладывается лишь в конце второго—начале третьего года жизни (Mathews, Williams, 1972). М. В. Мина (1973 б) отметил образования на чешуе у большинства исследованных им особей микижи р. Камчатки первой зоны сближенных склеритов лишь в конце 2-го или начале 3-го года жизни. Показано также несоответствие количества годовых зон на чешуе заранее известному возрасту всех исследованных особей угря (Cierpielewski, 1975). Это обуславливает систематическое расхождение годовых колец на чешуе и истинного возраста рыб этих видов.

Личные систематические погрешности оператора могут заключаться как в преимущественном принятии дополнительных колец/за годовые, так и годовых за дополнительные. При этом наблюдается смещение центра распределения возрастных оценок, даваемых оператором от истинного возраста. Так, при анализе 8 операторами чешуи 15 особей плотвы с заведомо известным возрастом 5+, выращенных в прудах экспериментальной базы «Сунога», в 75% определений наблюдалось систематическое занижение возраста на 1—2 года. То есть при визуальном изучении чешуи плотвы этого возраста проявляется ситуация, ранее отмеченная М. В. Миной (1973 б) при уточнении оценок возраста микижи р. Камчатки: операторы чаще преуменьшают

число годовых элементов, чем преувеличивают, видимо, принимая годовые кольца за дополнительные.

Помимо анализа роста рыб с известным возрастом, выявление и устранение систематических ошибок определения возраста связано с использованием кроме чешуи и других регистрирующих структур (отолитов, костей), иных более совершенных методик. К числу таких методик можно отнести физико-химическую обработку регистрирующих структур (окраску, исследования в поляризованном свете и т. д.), а также использование полимодальных кривых распределения, построенных по величине стандартных промеров относительно четких годовых элементов (Мина, 1973 б).

Случайная (статистическая) ошибка при визуальном определении возраста рыб может быть вызвана различными причинами — степенью чистоты чешуи, освещенностью, состоянием оператора и т. д. В определенной степени о ее величине можно судить, определяя возможный разброс или воспроизводимость оценок возраста одних и тех же особей разными операторами (Мина, 1973, 1976). При этом чем меньше разброс около наиболее вероятного возраста, тем больше воспроизводимость, тем, в среднем, меньше случайная ошибка. Так, при визуальном подсчете годовых колец плотвы с заведомо известным возрастом 3+, 4+, 5+, выращенной в прудах экспериментальной базы «Сунога» (табл. 24, 25), а также леща и густеры Рыбинского водохранилища (табл. 26, 27) процент воспроизводимости показаний разных операторов варьирует в широких пределах (табл. 28—30). Гораздо больше оказался он при неоднократном определении возраста густеры Рыбинского водохранилища одним и тем же опытным оператором. Это свидетельствует о том, что у данной выборки одни и те же образования чешуи густеры различные операторы различно интерпретируют чаще, чем один оператор, неоднократно просматривая их даже через длительные промежутки времени.

При достаточном объеме выборки более точная количественная оценка может быть выполнена статистическими методами. При распределении, близком к нормальному, возможная случайная ошибка оценивается по формуле:

$$\Delta = t_{st} \frac{\sigma}{\sqrt{n}},$$

где σ — среднеквадратическое отклонение, n — число определений возраста данной особи, t_{st} — коэффициент Стьюдента для соответствующего уровня вероятности.

Так по результатам определения возраста одной и той же особи леща Рыбинского водохранилища девятью операторами наиболее вероятный возраст ее 10+, среднеквадратическое отклонение 1,76 года,

коэффициент Стьюдента для вероятности 0,9 равен 1,86. Следовательно, с вероятностью 0,9 случайная погрешность определения возраста этой особи составляет:

$$\Delta = \frac{1,86 \cdot 1,76}{3} = 1 \text{ год.}$$

При небольшом числе измерений грубая погрешность — промах, может сильно исказить результат и границы доверительного интервала. Следует определить, не являются ли отдельные, резко отличающиеся показания промахи. Это можно сделать, вычисляя отношение среднего значения к среднеквадратическому отклонению и сопоставляя полученную величину с табличными значениями для соответствующего уровня вероятности (Рабинович, 1978).

Таким образом, в связи с возможностью неоднозначной интерпретации одних и тех же образований регистрирующих структур разными операторами и даже одним и тем же оператором при их неоднократном анализе оценки точности визуального определения возраста трактуется нами как статистическая задача и рассматривается с позиции теории ошибок. Это позволяет не только указать наиболее вероятные значения возраста, но и оценить допущенную статистическую погрешность, исключив промахи и учтя, по возможности, систематические ошибки.

Использование микрофотометрии позволяет получить сведения об изменении оптической плотности чешуи в графической форме. Такая форма представления информации использовалась нами потому, что она обладает наибольшей наглядностью, необходимой при изучении такой сложной структуры, какой является чешуя.

Алгоритмы обработки графиков, как известно, (Петренко, 1968) подразделяются на три группы, соответствующие статистическому, экстремальному и функциональному анализу.

В первом случае изменение оптической плотности чешуи $y(r)$ рассматривается как реализация случайного (стохастического) процесса (r) и анализ ведется с использованием теории случайных функций. Величина интервала дискретности r в этом случае оценивается исходя из теоремы В. А. Котельникова (1958), согласно которой функция, в данном случае $y(r)$, с ограниченным спектром частот от 0 до f_n может быть определена совокупностью дискретных отсчетов, взятых через интервал $\Delta r = \frac{1}{2} f_n = \frac{1}{2} T_{\text{мин}}$, где $T_{\text{мин}}$ — наименьший период гармоника, подлежащий анализу. Например, задавая $T_{\text{мин}} = 0,2$ мм, получаем $r = 0,1$ мм.

При экстремальном анализе кривых в вычислениях используются

координаты экстремальных значений оптической плотности чешуи. О. Винге (Winge, 1925), а затем М. Грехем (Graham, 1929) измеряли при увеличении ширину отдельных склеритов чешуи.

Таблица 24

Визуальные оценки возраста по чешуе плотвы с заведомо известным возрастом 3+/№№ 1-5/ и 4+/№№ 6-15/ разными операторами /А, Б, В, Г, Д, Е, Ж, З/

№ п/п	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З
1	3+	3+	3+	3+	4+	3+	3+	3+
2	3+	3+	3+	3+	4+	4+	3+	2+
3	—	3+	4+	4+	3+	5+	4+	3+
4	2+	4+	4+	5+	3+	3+	3+	2+
5	3+	2+	2+	2+	3+	4+	2+	3+
6	3+	4+	3+	4+	4+	5+	5+	4+
7	4+	3+	4+	4+	4+	5+	4+	3+
8	4+	4+	5+	5+	4+	5+	4+	3+
9	3+	3+	3+	2+	4+	4+	4+	3+
10	4+	3+	3+	4+	4+	4+	5+	3+
11	3+	4+	3+	3+	3+	5+	—	4+
12	2+	3+	2+	3+	3+	—	3+	2+
13	4+	3+	4+	4+	4+	6+	5+	4+
14	3+	3+	4+	4+	3+	4+	3+	4+
15	3+	4+	4+	4+	3+	5+	4+	3+

Таблица 25

Визуальные оценки возраста по чешуе плотвы с заведомо известным возрастом 5+/№№ 16-30/ разными операторами / А, Б, В, Г, Д, Е, Ж, З/

№ п/п	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З
16	4+	4+	3+	5+	4+	5+	3+	4+
17	5+	5+	—	4+	4+	4+	3+	4+
18	4+	4+	4+	4+	4+	—	4+	3+

№ п/п	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З
19	4+	4+	3+	5+	4+	6+	4+	3+
20	3+	3+	3+	3+	3+	4+	4+	3+
21	3+	3+	3+	3+	3+	6+	5+	3+
22	3+	3+	3+	4+	5+	5+	4+	4+
23	4+	5+	4+	5+	4+	5+	5+	4+
24	2+	3+	4+	3+	3+	4+	2+	4+
25	4+	3+	3+	4+	4+	4+	4+	3+
26	5+	5+	4+	5+	4+	5+	5+	3+
27	4+	5+	4+	5+	4+	6+	3+	4+
28	4+	5+	5+	5+	4+	5+	5+	3+
29	3+	3+	4+	3+	3+	4+	4+	4+
30	3+	3+	4+	4+	4+	6+	3+	3+

Таблица 26

Визуальная оценка возраста 10 особей леща Рыбинского водохранилища по чешуе разными операторами /А, Б, В, Г, Д, Е, Ж, З, И/

№ п/п	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И
1	9+	10+	8+	9+	10+	11+	8+	9+	10+
2	6+	6+	4+	7+	6+	6+	8+	7+	8+
3	9+	10+	9+	8+	13+	12+	11+	11+	8+
4	9+	11+	8+	10+	10+	9+	9+	9+	8+
5	10+	10+	9+	10+	12+	12+	10+	11+	10+
6	10+	10+	9+	11+	11+	11+	10+	11+	10+
7	8+	10+	7+	11+	10+	10+	10+	10+	10+
8	11+	11+	9+	11+	14+	14+	10+	12+	10+
9	9+	10+	9+	10+	10+	10+	10+	10+	11+
10	10+	10+	10+	12+	12+	13+	10+	12+	12+

Визуальная оценка возраста по чешуе 20 особей густеры Рыбинского водохранилища разными операторами /А, Б, В, Г/ и одним оператором при неоднократных определениях /Г₁, Г₂, Г₃, Г₄/

№ п/п	А	Б	В	Г ₁	Г ₂	Г ₃	Г ₄
1	6+	7+	5+	7+	7+	8+	7+
2	6+	7+	7+	8+	8+	8+	8+
3	7+	7+	7+	8+	8+	8+	8+
4	4+	5+	5+	5+	5+	5+	5+
5	3+	4+	4+	3+	3+	3+	3+
6	2+	3+	2+	2+	2+	2+	2+
7	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+
8	5+	5+	5+	5+	5+	5+	5+
9	8+	7+	7+	7+	7+	8+	7+
10	6+	7+	6+	7+	7+	7+	7+
11	7+	6+	7+	5+	5+	7+	5+
12	6+	5+	6+	5+	5+	5+	5+
13	4+	4+	5+	5+	5+	5+	5+
14	6+	4+	5+	5+	5+	5+	5+
15	6+	6+	6+	6+	5+	6+	6+
16	9+	8+	8+	8+	8+	8+	8+
17	6+	7+	7+	7+	7+	7+	8+
18	6+	6+	5+	6+	6+	5+	6+
19	7+	8+	6+	7+	7+	8+	7+
20	7+	8+	6+	7+	8+	7+	7+

Совпадение оценок возраста по чешуе 30 особей плотвы с заведомо известным возрастом /в процентах/

Операторы	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З
А		51	46	41	62	15	39	45
Б			41	51	40	13	45	40
В				48	31	26	32	48
Г					47	36	45	27
Д						25	31	37
Е							37	18
Ж								14
З								

Таблица 29

Совпадение оценок возраста 10 особей леща Рыбинского водохранилища разными операторами /в процентах/

Операторы	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И
А		50	30	30	10	20	40	10	20
Б			10	30	40	30	50	20	40
В				0	0	0	20	0	10
Г					40	20	20	20	30
Д						60	20	40	30
Е							30	40	10
Ж								40	50
З									20

**Совпадение оценок возраста по чешуе 20 особей густеры
Рыбинского водохранилища разными операторами /А, Б, В, Г/
и одним оператором/Г1, Г2, Г3, Г4/ при неоднократных определениях**

№ п/п	А	Б	В	Г ₁	Г ₂	Г ₃	Г ₄
А		30	45	30	30	35	40
Б			55	60	55	45	55
В				50	45	55	50
Г ₁					95	75	95
Г ₂						70	85
Г ₃							70
Г ₄							

Однако этот метод обладает рядом недостатков: утомительность, большая трудоемкость. Нами использовались расстояния между склеритами, вычисляемые как разности абсцисс максимумов кривой оптической плотности последовательных склеритов. Ручная оцифровка кривых производилась с помощью измерительного микроскопа МИР-12 и сконструированного нами устройства.

Для ряда записей экстремальные значения $y(r)$ определялись и по результатам оцифровки с помощью преобразователя Ф009.УЧ.2. Ординаты максимумов кривой оптической плотности выделяются при одновременном выполнении неравенств:

$$y_i(r_i) > y_{i+1}(r_{i+1}) = y_{i+1}(r_i + \Delta r_i)$$

$$y_i(r_i) < y_{i-1}(r_{i-1}) = y_{i-1}(r_i - \Delta r_i)$$

Абсциссы максимумов в данном случае определяются числом интервалов дискретности от начала записи до точки максимума. Величина интервала дискретности Δr выбирается при экстремальном анализе гораздо меньше, чем в первом случае. Совокупность расстояний между последовательными склеритами от центра чешуи к краю, учитывая дискретность аргумента, можно рассматривать как случайную (стохастическую) последовательность.

При функциональном анализе графиков ставится задача нахождения для $y(r)$ функционального закона. В большинстве случаев детерминированное описание изменений оптической плотности чешуи, как и других регистрирующих структур, представляется затруднительным в виду присутствия нерегулярных колебаний разного рода. Как правило, наличие шумов делает невозможным задание вариаций оптической плотности чешуи даже с помощью сложных детерминированных функций. Здесь функциональный анализ более приемлем при описании уже вычисленных статистических параметров, например, корреляционных функций. То есть наиболее полное описание $y(r)$ и (r) возможно при использовании обобщенного алгоритма.

Анализ литературных и собственных данных показывает большое разнообразие микрофотограмм $y(r)$ и склеритограмм $x(n)$ у рыб различных видов, популяций возрастов. Прирост склеритов на чешуе происходит часто весьма неравномерно (Чугунова, 1959; Правдин, 1966). Поэтому модель стационарного в широком смысле процесса, у которого среднее значение постоянно, а автокорреляционная функция не зависит от начала отсчета аргумента, здесь может оказаться неприемлемой.

Для оценки степени и выделения основных типов нестационарностей можно использовать схему, описанную в параграфе 2.2. На рис. 15 приведена склеритограмма чешуи плотвы возраста 4+, выращенной в прудах экспериментальной базы «Сунога». Эта склеритограмма нестационарна относительно среднего. Видно что средние значения между склеритами на двух достаточно больших участках

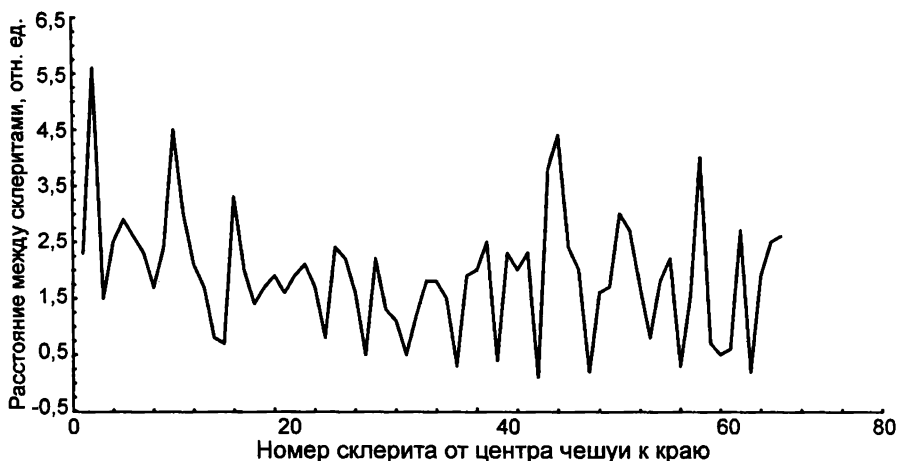


Рис. 15. Склеритограмма чешуи плотвы с заведомо известным возрастом 4+, нестационарна относительно среднего

склеритограммы существенно отличаются, а дисперсия и число склеритов в годовых зонах роста примерно совпадают. Стационаризация в таких случаях может быть достигнута исключением тренда, например, с помощью фильтрации.

Гораздо чаще основным «носителем» нестационарности склеритограмм чешуи является автокорреляционная функция. Иногда это обусловлено непостоянством дисперсии (рис. 16), но чаще изменением

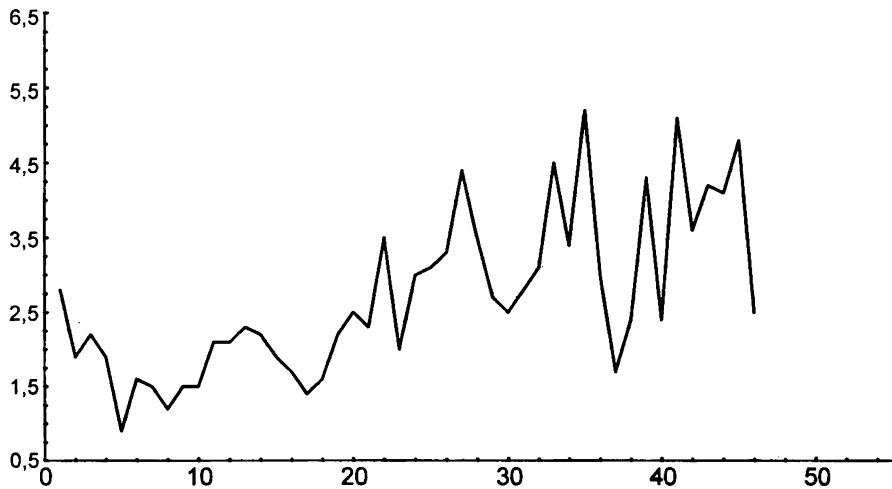


Рис. 16. Склеритограмма чешуи плотвы с заведомо известным возрастом 3+. Обозначения те же, что на рис. 15

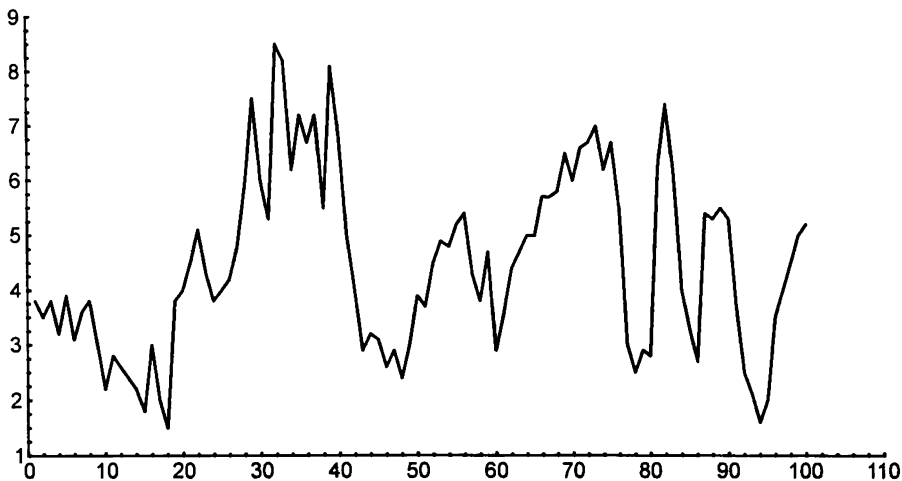


Рис. 17. Переменная частотная структура склеритограммы чешуи леща Рыбинского водохранилища. Обозначения те же, что на рис. 15.

частотной структуры процесса (рис. 17). При этом наблюдается значительное изменение числа склеритов в годовых зонах роста чешуи. Естественно, что нестационарность может быть и относительно нескольких параметров одновременно.

При анализе информации о склеритной структуре О. Винге (1925) строил графики ширины отдельных склеритов чешуи трески. Число вершин, соответствующих размерам наиболее широких склеритов, определяло количество годовых колец. Добавочные кольца изображались значительными изменениями размеров склеритов.

М. Грэхем (Graham, 1929) для распознавания годовых колец чешуи трески установил следующий критерий — общая ширина двух самых узких склеритов должна быть меньше следующего более широкого склерита. Если же ширина его меньше общей ширины двух узких склеритов, то, по мнению М. Грэхема (1929) это кольцо не годовое. В нашем материале, в том числе и для рыб с заранее известным возрастом, выращиваемых из икринок в прудах экспериментальной базы «Сунога», подобная картина наблюдается лишь для единичных особей. Чаще всего изменение расстояний между склеритами изображается графиком, в котором наряду с преобладающими закономерностями присутствуют и очень сильные флуктуации.

Иногда более точному определению возраста может способствовать сопоставление изображения или фотография и микрофотограмм чешуи. При этом учитывается нерегулярность изменения оптической плотности в зоне годового кольца.

Более четкое выделение цикличностей роста связано с математической обработкой склеритограмм или кривых оптической плотности чешуи. Под выделением сигналов можно понимать цикличность роста с каким-либо временным периодом, например, годовую цикличность.

Отличить сигнал от помехи можно по некоторому признаку, которым бы сигнал обладал, а помеха нет или наоборот. Хотя формирование годового кольца происходит более плавно и расстояния между склеритами в его зоне, как правило, меньше, чем в зоне дополнительного кольца, сигнал и помеха представляют собой вероятностные процессы, обладающие частично перекрывающимися признаками.

Принимаемое во внимание в данном случае отличие сигнала от шума заключается в более четкой повторяемости, регулярности сигнала, его квазипериодичности. Для чешуи рыб характерно некоторое изменение параметров цикличностей в процессе роста. Именно с этим и связаны ограничения в использовании рассматриваемых ниже статистических методов для разделения сигналов и помех.

А. А. Харкевичем (1973) показано, что все известные к настоя-

щему времени методы выделения слабых сигналов могут быть сведены к интегральной операции вида

$$I = \int_0^T F(t) \varphi(t) dt,$$

где $F(t) = f(t) + \xi(t)$ — сумма сигнала и помехи; $\varphi(t)$ — весовая функция, определяющая способ выделения.

Если $\varphi(t) = q(T - t)$, то имеем фильтрацию, цель которой в данном случае — подавление высокочастотных помех, $\varphi(t)$ — здесь весовая функция фильтра. В простейшем случае использования фильтрации вычисляется скользящая средняя, которая представляет собой среднюю арифметическую некоторого числа последовательных элементов анализируемого ряда.

Основное условие применимости этого метода заключается в том, что величина радиуса осреднения должна быть значительно меньше числа склеритов в годовой зоне, чтобы не сильно исказить выделяемый сигнал, но достаточно большим, чтобы сгладить высокочастотные шумы. На рис. 18 показано использование этого метода. Видно, что в исходном ряду расстояния между склеритами колеблются около среднего значения, образуя восемь классов (рис. 18). Но уже при радиусе осреднения, равном семи (рис. 18), остается лишь шесть четких классов. По-видимому, в исходном ряду четвертый и шестой классы имели характер случайных колебаний, то есть это были дополнительные кольца, что подтверждается последующим анализом.

Второй метод обнаружения слабых сигналов основан на применении корреляционного анализа. В этом случае $\varphi(t) = F(t - \tau)$, то есть I — функция сдвига:

$$I(\tau) = I_{ff} + I_{\xi\xi} + I_{f\xi} + I_{\xi f}.$$

При относительной независимости сигнала и помех функции $I_{\xi f}$ и $I_{f\xi}$ невелики, $I_{\xi\xi}$ быстро убывает с увеличением. Нетрудно показать, что если $F(t)$ содержит цикличность с периодом T_1 , то $I(\tau)$ при $\tau = T_1, 2T_1, \dots$ имеет максимумы. На рис. 18, в приведена автокорреляционная функция склеритограммы, имеющая максимум при $T = 19$ склеритов. Частотная структура данного рода наиболее полно повторяется через 19 склеритов, что дает возможность определить число периодов укладывающихся в нем:

$$T = 125:19 = 6+.$$

Выполняя косинус — преобразование Фурье, получаем функцию спектральной плотности, для которой возможна оценка статистической значимости амплитуд цикличностей. Как уже указано (Гончаров, Сметанин, 1974; Сметанин, Касьянов, 1980) основное условие

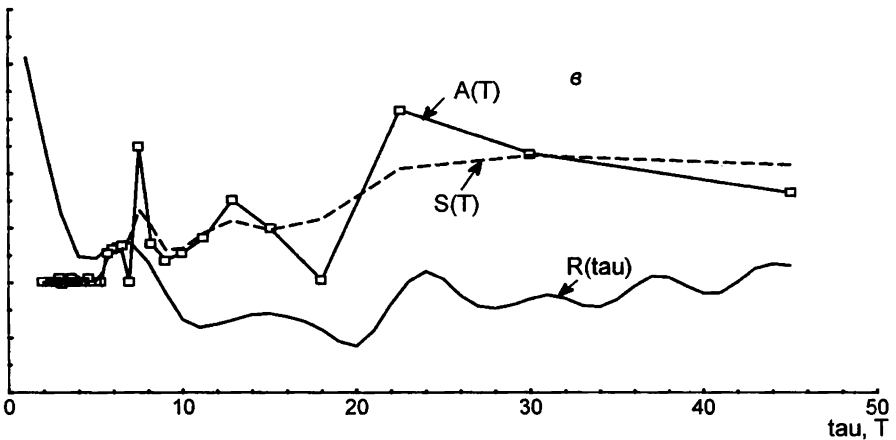
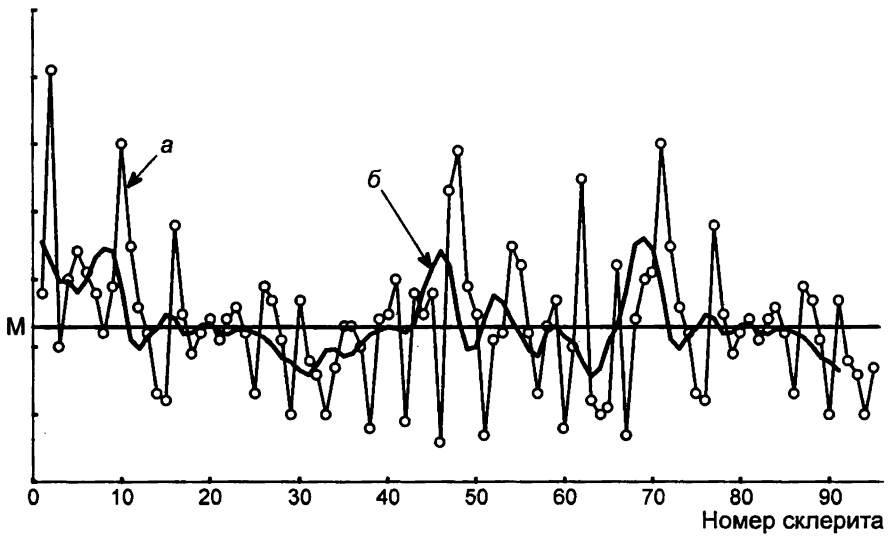


Рис. 18. Обработка склеритограммы:

a — исходный ряд, b — сглаженный по 4 точкам, M — среднее значение расстояний между склеритами, $R(\tau)$ — автокорреляционная функция, $S(T)$ — функция спектральной плотности, $A(T)$ — периодограмма, τ — сдвиг, T — период

применимости данного метода для выявления цикличностей роста — относительная стационарность склеритограммы или ее достаточно больших частей.

Если $\varphi(t) = \Phi(t)$, т. е. $I(\tau)$ представляет собой функцию взаимной корреляции, характеризующую тесноту связи между двумя склеритограммами $F(t)$ и $\Phi(t)$. В этом случае $I(\tau)$ содержит только общие для $F(t)$ и $\Phi(t)$ цикличности, разность фаз между которыми остается постоянной.

Если $\varphi(t) = 1$, то получаем наиболее известный и применяемый в самых различных формах метод борьбы с помехами — метод накопления, который по своей идее связан с повторением сигнала (Харкевич, 1973). Качественно он применяется при визуальном определении возраста по последовательно рассматриваемым параметрам чешуи. При этом выделяются кольца, которые регулярно повторяются по всей окружности и видны на всех чешуях данной рыбы.

Одна из модификаций метода накопления — усреднение расстояний между склеритами применена ранее О. Винге (1925) для доказательства сходства чешуи у трески, живущей в одних и тех же условиях. При суммировании соответствующих членов рядов $x(n)$ накапливается как сигнал, так и помеха. Но большая цикличность, как правило более устойчива, чем мелкие нерегулярные колебания, поэтому с ростом числа слагаемых рядов увеличивается и отношение сигнал/помеха. Так, при усреднении трех склеритограмм чешуи густеры с заведомо известным возрастом 4+, визуальное определение возраста которой затруднительно, основная цикличность более заметна, чем в отдельной реализации. Еще более отчетливо она видна при усреднении семи рядов (см. рис. 19, б). При этом зонам сближенных склеритов на кривой соответствуют минимумы А, Б, В, Г, а зонам расширенных склеритов максимумы Д, Е, Ж, З.

Число рядов, необходимое для получения устойчивой картины, можно оценить по формулам, приведенным в работе А. А. Харкевича (1973). При большом числе склеритограмм возрастает трудоемкость получения и обработки информации, что накладывает определенное ограничение на использование этого метода. Второе ограничение связано с тем, что суммировать можно только те ряды, в которых число склеритов одинаково. Однако у многих видов рыб, например, у леща или плотвы наблюдается сильное ветвление склеритов даже на одной и той же чешуе, что делает для них данную модификацию не всегда приемлемой.

Это ограничение в значительной степени снимается при анализе $y(r)$, где r — в общем случае не целое число, что позволяет изменять масштаб по оси абсцисс для получения реализации одинаковой длины. Тогда становится возможным любые непрерывные кривые разбить на равное число интервалов дискретности.

На усредненной по таким реализациям относительной устойчивой кривой оптической плотности чешуи плотвы в возрасте 4+, правильное визуальное определение возраста которой вызывает большое затруднение, повышением оптической плотности соответствуют точки А, Б, В, Д, а зонам с пониженной плотностью — минимумы — точки Ж, З, Л, М, Н (см. рис. 19, а). Здесь число устойчивых максимумов превышает возраст рыбы. Эта ситуация наблюдается при наличии добавочных, но замкнутых колец, встречающихся на всех чешуях рыбы (Чугунова, 1959).

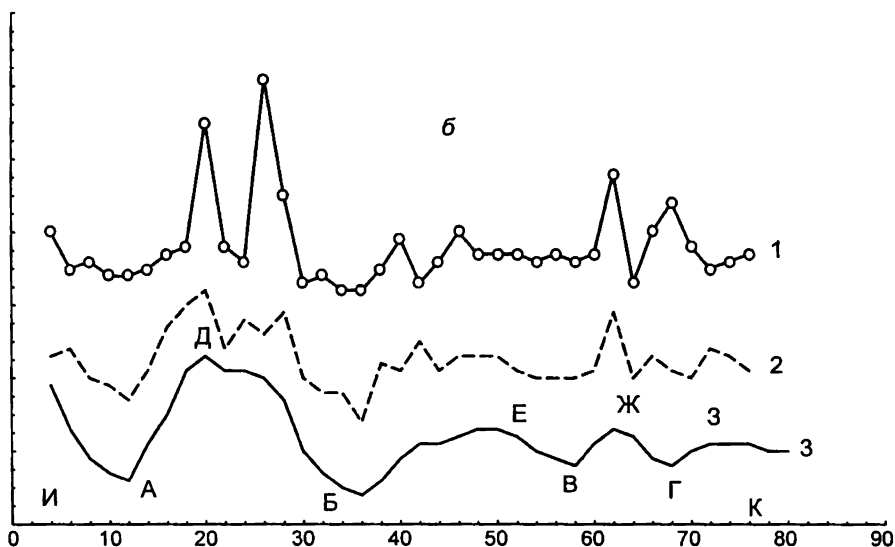
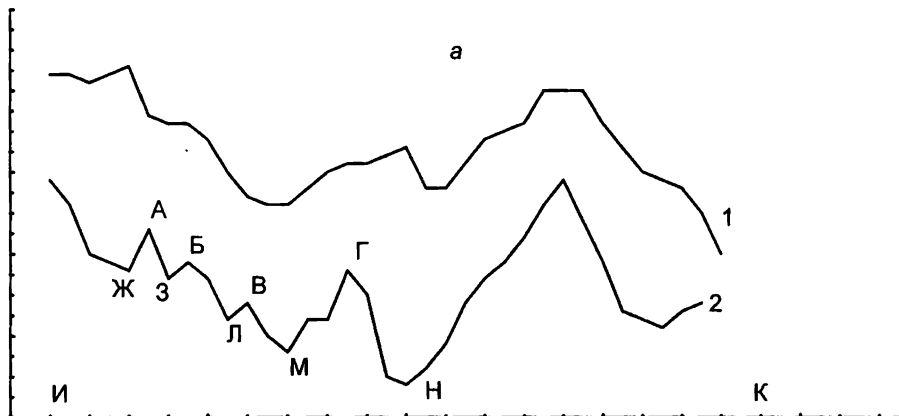


Рис. 19. Вариации оптической плотности чешуи плотвы (а) и расстояний между склеритами чешуи густеры (б) возраста 4+:

а) 1 — отдельная реализация, 2 — среднее девяти реализаций; по оси ординат — оптическая плотность, отн. ед; по оси абсцисс — радиус от центра чешуи к краю, отн. ед.; б) 1 — отдельная реализация, 2 — среднее трех, 3 — среднее семи реализаций; по оси ординат — расстояние между склеритами; по оси абсцисс — номер склерита от центра чешуи к краю; И — центр, К — край чешуи (остальные обозначения в тексте)

При интерпретации экстремумов общей цикличности роста чешуи нужно учитывать, что наличие минимума на усредненной $x(n)$ и максимума на усредненной $y(r)$ кривых является условием необходимым, но недостаточным для того, чтобы их считать годовыми отметками. Если на чешуе изучаемой популяции возможно присутствие

добавочных замкнутых колец для всех чешуй выборки, нужно проводить дополнительный анализ. Это можно сделать, вводя количественные признаки ветвей подъема и спада циклов, в частности, скорость и ускорение изменения оптической плотности чешуи и т. д. Иными словами, если метод накопления дает устойчивую, но все же спорную для определения возраста кривую, то его следует считать лишь предварительным приемом для введения комплекса параметров образования чешуи.

Несомненно, что для анализа рассматриваемой информации могут быть использованы и другие методы многомерной статистики. Между тем, метод накопления очень прост и легко допускает автоматизацию сбора и обработки информации, особенно когда суммирование осуществляется с применением накопителей без предварительного цифрового кодирования (Харкевич, 1973). При достаточно большом числе усредненных реализаций он позволяет выявить сигнал при малых и даже отрицательных превышениях сигнала над помехой, то есть когда помеха по мощности превосходит сигнал. Более широкое использование этого метода для выявления цикличности роста возможно при параллельном анализе нескольких регистрирующих структур (чешуя, кости, отолиты).

Иногда более эффективным для выделения цикличностей роста оказывается метод главных компонент. При этом для анализа используется многомерная информация сектора чешуи. Однако, с увеличением возраста особей четкость выделения годовых классов, как правило снижается.

Таким образом, к настоящему времени предложено несколько статистических методов, с помощью которых в ряде случаев удастся повысить степень отличия основной цикличности роста рыб от помех. Однако нестабильность параметров этой цикличности и в первую очередь, периода, накладывает определенные ограничения на применение этих методов.

Специфическая сложность выделения сигналов из помех в данной ситуации заключается в том, что цикличность роста является не полностью известной функцией, а представляет реализацию некоторого стохастического процесса. Поэтому выявление годовых циклов роста трактуется как стохастическая задача. Совершенно естественно при этом, что чем более известна, стабильна основная цикличность роста, тем более вероятно выделение ее из помех.

СТАТИСТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ

3.1 ОЦЕНКА ОШИБОК РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТИ ИНДЕКСОВ АГРЕГИРОВАННОСТИ

Как отмечено в обзоре литературы, понятие «агрегированность» имеет несколько аспектов. В связи с неоднозначностью понимания этого термина предлагается различать в первую очередь две важнейшие его стороны — агрегированность в узком и широком смысле.

Под агрегированностью в узком смысле понимается способность организмов образовывать на определенных участках биотопа пятна с повышенной плотностью — агрегации.

Агрегированность в широком смысле — неравномерность пространственного распределения организмов вообще. Наиболее полное описание размещения организмов в пространстве может быть достигнуто с помощью интегральной или дифференциальной функции распределения. На практике, однако, эти функции можно определить лишь для очень малого участка биотопа, поэтому данный подход часто вызывает затруднения.

Различные стороны агрегированности характеризуются индексами, выводимыми из некоторых теоретических предпосылок или полученными чисто эмпирическим путем.

Индексы агрегированности оцениваются, как правило, по данным одной или нескольких выборок. Как всякая выборочная характеристика, значение индекса агрегированности — величина, имеющая определенную ошибку репрезентативности.

При известном числе проб n индекс агрегированности является функцией среднего арифметического значения M и среднеквадратического отклонения σ : $A = A(M, \sigma)$. Как известно (Лакин, 1978), для распределений, близких к нормальному,

$$\Delta M = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}, \quad \Delta \sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}},$$

где n — объем выборки.

Если σ и M некоррелированы, то пользуясь методикой оценки косвенных погрешностей (Зайдель, 1974), получим выражения стандартных погрешностей. При наличии корреляционной связи между M и σ эти формулы усложняются. Например, при сравнительно небольших значениях коэффициента вариации C его ошибка репрезентативности обычно находится по формуле (Правдин, 1966; Лакин, 1978; Василевич, 1969):

$$\Delta_1 C = \frac{C}{\sqrt{2n}} \quad (3.1.1)$$

Для больших коэффициентов вариации ошибку репрезентативности предложено оценивать по формуле (Лакин, 1978; Василевич, 1969):

$$\Delta_2 C = \frac{C}{\sqrt{2n}} (1 + 2C^2)^{1/2} \quad (3.1.2)$$

Как будет показано ниже, при выводе этих широко распространенных формул, однако, не учтена связь между средним значением и среднеквадратическим отклонением (табл. 31).

Коэффициент вариации можно рассматривать как функцию двух переменных $C = C(x, \sigma)$. Известно (Вентцель, 1998), что если функция $C = C(x, \sigma)$ в рассматриваемой области изменения переменных «почти линейна», то ее ошибка репрезентативности ΔC выражается, через ошибки репрезентативности Δx , $\Delta \sigma$ и коэффициент корреляции между x и σ следующим равенством:

$$\Delta C = \left[\left(\frac{\partial C}{\partial \sigma} \Delta \sigma \right)^2 + \left(\frac{\partial C}{\partial x} \Delta x \right)^2 + 2 \frac{\partial C}{\partial x} \frac{\partial C}{\partial \sigma} \Delta x \Delta \sigma r_{x\sigma} \right]^{1/2} \quad (3.1.3)$$

учитывая, что $\Delta x = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, $\Delta \sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$, имеем:

$$\Delta C = \left[\frac{C^2}{2n} + \frac{C^4}{n} - \frac{\sqrt{2}}{n} C^3 r_{x\sigma} \right]^{1/2} \quad (3.1.4)$$

Следовательно, для более точной оценки ошибки репрезентативности ΔC нужно предварительно вычислить коэффициент вариации C , а также коэффициент корреляции между \bar{x} и σ , после чего провести расчеты по формуле (3.1.4). Если получение информации о тесноте корреляционной связи между \bar{x} и σ в силу каких либо причин затруднено, можно рассмотреть предельные, наиболее веро-

ятные для данной ситуации случаи: при наличии сильной корреляционной связи можно принять $r \approx +1$, при сильной отрицательной связи $r \approx -1$. Если же корреляционная связь невелика или совсем отсутствует, то $r \approx 0$ (рис. 20, 21).

Таким образом, если $r = 1$, то из формулы (3.1.4) получаем:

$$\Delta_3 C = \left| \frac{C}{\sqrt{n}} \left(\frac{\sqrt{2}}{2} - C \right) \right| \quad (3.1.5)$$

если же $r = -1$, то

$$\Delta_4 C = \frac{C}{\sqrt{2n}} (1 + 2C^2)^{1/2} \quad (3.1.6)$$

Видно, что при малых C , когда $2C^2 \ll 1$, $\Delta_2 C$ становится очень близка к $\Delta_1 C$. Учитывая поправку функции $C = C(\bar{x}, \sigma)$ на нелинейность, имеем:

$$\Delta_5 C = \frac{C}{\sqrt{n}} \left(\frac{1}{2} + C^2 + \frac{C^2}{2n} + \frac{2C^4}{n} \right)^{1/2} \quad (3.1.7)$$

Значение функций (3.1.1)—(3.1.7) близки между собой только в окрестности точки $C = 0$. Однако, если коэффициент вариации достаточно высок, что нередко бывает при изучении распределения рыб, то различие может достигать значительных величин. Особенно существенное различие может быть при небольших значениях n . Так, при $n = 25$, $C = 60\%$, а $\frac{\Delta_4 C}{\Delta_1 C} = 2$. Если же $C = 140\%$, то $\frac{\Delta_4 C}{\Delta_1 C} = 3$.

Интересно отметить, что в довольно широком рассматриваемом диапазоне изменения $C(0—200\%)$ поправка на нелинейность функции сравнительно мала.

Таким образом, при больших коэффициентах вариации для оценки его ошибки репрезентативности желательнее предварительно оценить коэффициент корреляции между \bar{x} и σ . После выявления корреляционной связи необходимо воспользоваться соответствующим алгоритмом. При этом наиболее широко распространенной формулой можно пользоваться лишь в случае, когда коэффициент вариации и коэффициент корреляции между \bar{x} и σ достаточно малы.

Аналогично рекомендуется поступать при анализе и других индексов агрегированности, например, при оценке точности коэффициента агрегированности Сведберга $D = \frac{\sigma^2}{M}$, когда наиболее адекватная формула оценки погрешности ΔD избирается в зависимости от рас-

смаатриваемой ситуации. В табл. 31 приведены формулы стандартных погрешностей индексов агрегированности при $r_{хс} \approx 0$.

Т а б л и ц а 31

Стандартные погрешности коэффициента вариации

ΔC	$\frac{C}{\sqrt{2n}}$	$\frac{C}{\sqrt{2n}}\sqrt{1+2C^2}$	$\frac{C}{\sqrt{2n}} \sqrt{2C}-1 $	$\frac{C}{\sqrt{2n}}(\sqrt{2C}+1)$	$\frac{C}{\sqrt{2n}}[2C^2-2\sqrt{2Cr}+1]^{1/2}$
Источ-ник	Яблоков, 1966 Правдин, 1966	Василевич, 1969	—	—	—
ΔC при $C=100\%$, $n=25\%$	14	24	6	34	19
$r_{хс}$	0	0	+1	-1	0,4

Т а б л и ц а 31 (продолжение)

Стандартные погрешности индексов агрегированности

№ п/п	Название индекса	Стандартная погрешность
1	Показатель дисперсии	$\frac{\sigma^2}{M^2} \left[\frac{2M^2 + \sigma^2}{n} \right]^{1/2}$
2	Индекс скученности	$\frac{\sigma^2}{M^2} \left[\frac{2M^2 + \sigma^2}{n} \right]^{1/2}$
3	Средняя скученность	$\frac{\sigma}{M^2} \left[\frac{M^4 + \sigma^4}{n} \right]^{1/2}$
4	Индекс пятнистости	$\frac{\sigma}{M^2} \left[\frac{2\sigma^2 + \left(1 - 2\frac{\sigma^2}{M}\right)^2}{n} \right]^{1/2}$
5	Индекс Мориситы	$\frac{N}{N-1} \frac{\sigma}{M^2} \left[\frac{2\sigma^2 + \left(1 - 2\frac{\sigma^2}{M}\right)^2}{n} \right]^{1/2}$
6	Параметр K отрицательного биномиального распределения	$\frac{M\sigma}{(\sigma^2 - M^2)} \left[\frac{(2\sigma^2 - M)^2 + 2\sigma^2 M^2}{n} \right]^{1/2}$

№ п/п	Название индекса	Стандартная погрешность
7	Индекс Тейлора	$\frac{1}{2,31\lg M} \left[2 + \frac{\sigma^2 (2\lg\sigma - \lg a)^2}{M^2 \lg^2 M} \right]^{1/2}$
8	Показатель неоднородности структуры сообществ	$\frac{1}{M} \left[\frac{\sigma^2}{n} + S_M^2 \left(\frac{M_r}{M} \right)^2 \right]^{1/2}$
9	Коэффициент агрегированности двухпараметрического распределения	$\frac{M\sigma}{(M^2 + \sigma^2 - M)} \left[\frac{2\sigma^2 M^2 + (M - 2\sigma^2)^2}{n} \right]^{1/2}$
10	Коэффициент агрегированности трехпараметрического распределения	$\frac{1}{(m-m)^2} \times \left[(M-m)^2 S^2 m + (m-m)^2 \frac{\sigma}{n} + (m-M)^2 S^2 m \right]^{1/2}$

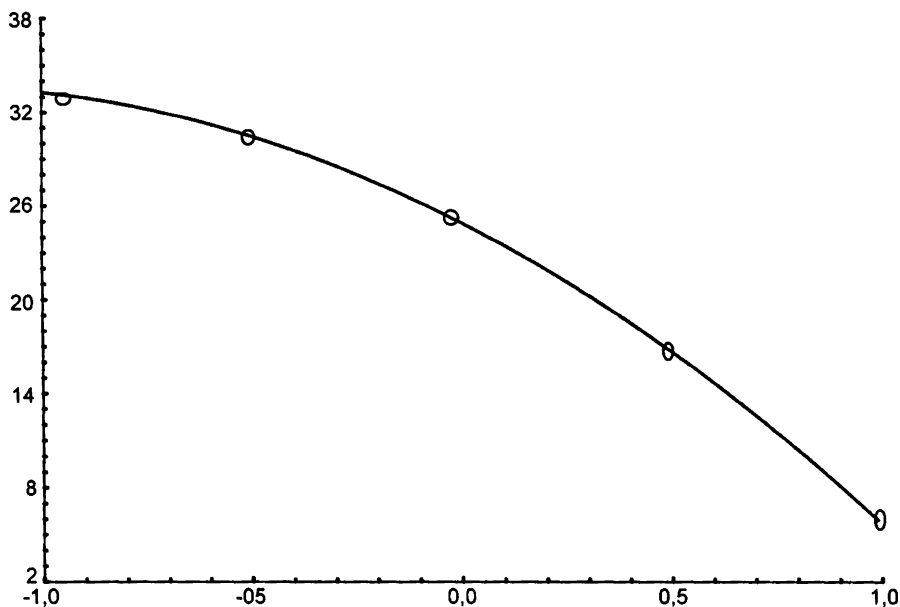


Рис. 20. Зависимость стандартной погрешности коэффициента вариации $C = \frac{\sigma}{\bar{x}} \times 100\%$ от величины корреляционной связи между средним и среднеквадратическим отклонением; по оси абсцисс: величина коэффициента корреляции между \bar{x} и σ ; по оси ординат: стандартная погрешность, %

Показатели пространственного распределения рыб, введенные на основе статистических моментов

Показатель Тип показателя	Среднее	Вариабельность	Асимметрия	Экцесс	Примечание
Абсолютный	$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}$	$D = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n}$	$\mu_3 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^3}{n}$	$\mu_4 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^4}{n}$	Центральные моменты
		$\sigma = \sqrt{D}$	$m_3 = \sqrt[3]{\mu_3}$	$m_4 = \sqrt[4]{\mu_4}$	Размерность \bar{x}
Относительный	$h = \frac{\bar{x}}{\sigma}$	—	$A = \frac{\mu_3}{\sigma^3}$	$\Theta = \frac{\mu_4}{\sigma^4} - 3$	Безразмерные показатели.
			$a_1 = \frac{m_3}{\sigma}$	$e_1 = \frac{m_4}{\sigma}$	Деление на σ
		$d = \frac{D}{\bar{x}^2}$	$a_2 = \frac{\mu_3}{\bar{x}^3}$	$e_2 = \frac{\mu_4}{\bar{x}^4}$	Безразмерные показатели.
		$c = \frac{\sigma}{\bar{x}}$	$a_3 = \frac{m_3}{\bar{x}}$	$e_3 = \frac{m_4}{\bar{x}}$	Деление на \bar{x}

**Основные показатели пространственного распределения рыб,
введенные на основе статистических моментов,
при нормировке на σ^{α}**

Показатель Тип показателя	Среднее	Вариабельность	Асимметрия	Экспесс
Абсолютный	$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}$	$D = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n}$	$\mu_3 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^3}{n}$	$\mu_4 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^4}{n}$
Относительный	$C_1 = \frac{\bar{x}}{\sigma}$	$C_2 = \frac{\sigma}{\bar{x}}$	$A = \frac{\mu_3}{\sigma^3}$	$\Theta = \frac{\mu_4}{\sigma^4} - 3$

На основе статистических моментов можно использовать различные показатели пространственного распределения рыб (табл. 32), среди которых можно выделить основные, наиболее апробированные (табл. 33). Предложено (Сметанин, Баканов, 1980) для оценки агрегированности использовать информационные показатели (табл. 34).

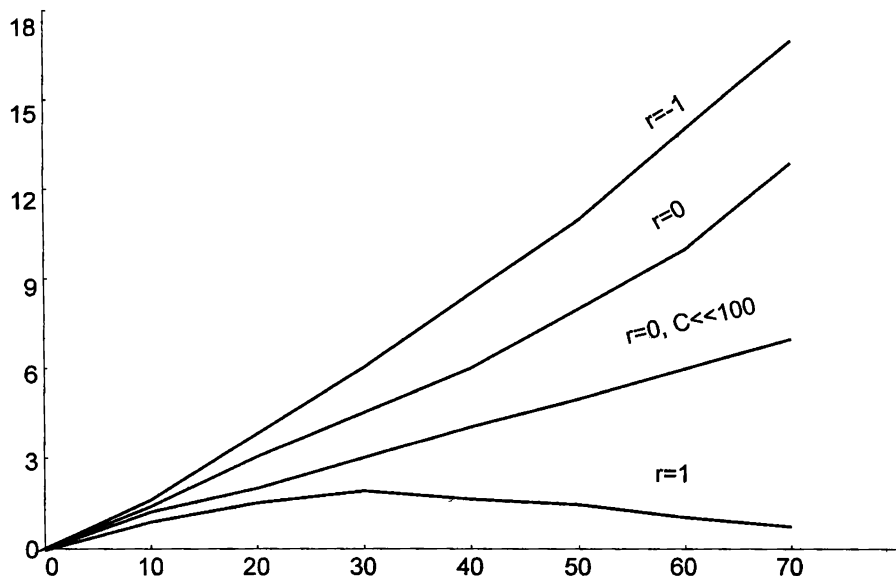


Рис. 21. Зависимость стандартной погрешности ΔC от величины коэффициента вариации; по оси ординат: стандартная погрешность, ΔC , %; по оси абсцисс: коэффициент вариации, %

Проведенный по тем же исходным данным расчет таких широко применяемых индексов агрегированности, как индекс Ллойда или Мориситы, показал, что они хорошо согласуются с некоторыми информационными показателями, но последние обладают заметным преимуществом — ошибка репрезентативности часто у них меньше. Это значит, что информационные показатели иногда более чувствительны. Используя их можно уловить такие изменения агрегированности, которые не улавливаются другими методами.

3.2. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Информация о пространственном распределении рыб в водоемах имеет большое рыбохозяйственное значение, кроме этого изучение пространственного распределения рыб в водохранилищах представляет большой интерес для выявления адаптаций и экологических механизмов размещения рыб в искусственных водоемах.

Водохранилища характеризуются своеобразными условиями и могут существенно отличаться от естественных водоемов по уровенному, термическому, химическому режиму, проточности, структуре и распределению грунтов. Нередко в одном водохранилище сочетаются особенности рек, озер и даже прудов. Более того, в процессе своего формирования морфометрия и гидрологический режим водохранилищ изменяются, причем характер этих изменений часто находится под постоянным воздействием деятельности человека.

В настоящем параграфе излагаются результаты анализа пространственного распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона, проведенного нами совместно с А. Г. Поддубным, Л. К. Малининым, В. Г. Терещенко, К. И. Юдановым. Специфичность водохранилищ в значительной мере отражается на рыбной части сообщества, в частности, на одной из важнейших его характеристик — пространственном распределении рыб, которое рассматривается как размещение особей и их группировок (стай, косяков, скоплений) относительно конкретных элементов биотической (кормовых объектов, рыб, рыб своего и других видов) и абиотических (температуры, глубины течений) среды (Поддубный и др., 1987).

Пространственное распределение рыб в некоторых водоемах может быть охарактеризовано на основании учета промыслового изъятия по различным районам. Этот способ иногда используется при составлении рыбопромысловых атласов, в которых зоны концентрации рыб определяются как участки наибольших уловов. Можно сказать, что в малоизученных водоемах это единственный способ, дающий

первое представление о характере распределения рыб. К основным недостаткам этого способа следует отнести неравномерность получения сезонных и территориальных данных из-за различия в промысловых условиях при облове участков водоема и отсутствия лова в запретное время. Кроме того, во внутренних водоемах не все участки могут быть обловлены традиционными способами лова: сетями, ловушками, неводами. Особенно это характерно для первого периода формирования водохранилищ, когда в зоне затопления оказываются леса, кустарники, торфяные массивы.

Количественное распределение рыб по данным промысловой статистики обычно выражается через средний улов на усилие, например, на 1 сеть за сутки. Но этот показатель лишь косвенно характеризует фактическую плотность на местах постановки орудий лова, так как улов определяется не только наличием рыбы, но и ее двигательной активностью и уловистостью применяемой снасти. Практически очень трудно установить какой-либо единый коэффициент уловистости даже для однотипных орудий лова. Уловистость сетей с одинаковой ячеей может различаться в 2,5 раза, так как она зависит от цвета и вида материала сетного полотна, горизонта, состояния и поведения объекта лова. Ясно, что анализ промысловых уловов в отдельных районах водоема дает весьма приближенную картину распределения рыб.

Более широкое применение в исследованиях пространственного распределения рыб получили способы контрольных обловов по определенной сетке станций одним и тем же орудием лова. Условно принимается, что уловистость этого орудия постоянна. Сетка станций выбирается с учетом облова всех наиболее характерных биотопов водоема. Подобный метод вполне оправдан и успешно используется на внутренних морях — Каспийском, Азовском, в крупных озерах и водохранилищах. При контрольных обловах необходимо учитывать степень двигательной активности рыбы на биотопе, например, регулярные перемещения рыб из батиаля в литораль. Массовые перемещения рыб могут быть обусловлены как суточными, сезонными изменениями их пищевой активности, так и различными воздействиями факторов среды: сгонными ветрами, работой гидроузлов, отражающейся на уровне воды и течениях, изменениями температуры, атмосферного давления и т. д. Поэтому контрольные обловы следует производить в наиболее сжатые сроки. В крупных рыбопромысловых водохранилищах в ихтиологических исследованиях успешно используется траловый экспериментальный лов, позволяющий выявить особенности горизонтального и вертикального распределения рыб. Плотность рыб при этом оценивается по общепринятой методике с вводом коэффициента уловистости трала, его размеров, времени и скорости траления (Никольский, 1974). Но и в этом случае при расче-

те плотности рыб возможна сравнительно большая погрешность, так как уловистость одного и того же трала меняется в зависимости от биотопа, условий освещенности, времени суток, сезона года, горизонта траления, прозрачности воды (Малинин, Линник, 1981). Величина этой погрешности в отдельных случаях может достигать величины +50% (Поддубный, Малинин, Терещенко, 1982). Большим ограничением траловой съемки является неполный охват станциями всего водоема, так как траловый лов не везде возможен.

В основе гидроакустических методов изучения распределения рыб (Малинин, Терещенко, 1981; Jurvelius, et al., 1984) лежит применение рыбопоисковых приборов (эхолотов, гидролокаторов). Гидроакустические методы апробированы и хорошо зарекомендовали себя при оценке запасов морских рыб (Gastle, 1980; Thorn Richard, 1981). Преимущества этих методов очевидны: наглядность получаемой картины горизонтального и вертикального распределения рыб, быстрота обследования водоема, более репрезентативная оценка рыб. Гидроакустическая съемка на внутренних водоемах, как и в морских условиях, проводится по определенной сетке разрезов, охватывающих характерные участки водоемов. Эти съемки обычно сочетаются с контрольными тралениями, анализ уловов которых позволяет идентифицировать видовой состав регистрируемых рыбопоисковыми приборами скоплений рыб, а также оценить их биологическое состояние (возраст, упитанность, жирность, пол и др.). Погрешность в гидроакустической оценке плотности рыб варьирует в пределах от +30 до -90%. К сожалению, гидроакустические методы не могут использоваться на мелководьях с глубинами менее 3—4 м. В то же время площадь таких мелководий на водохранилищах может быть весьма значительной. Так, в Рыбинском водохранилище участки с глубинами 0—2 м занимают около 21% площади дна всего водоема, поэтому исследования ограничиваются только глубоководной областью. Таким образом, гидроакустическая техника имеет ряд преимуществ перед традиционными траловыми съемками. Прежде всего при этом возможен большой охват акватории за короткое время. Кроме того, проводя непрерывную запись плотности рыб возможен более детальный анализ их распределения, что существенно повышает возможности исследования. «Коэффициент уловистости» гидроакустического прибора можно считать равным 1 в том смысле, что на ленте регистрируются все рыбы (при достаточно небольшой скорости движения судна или применении эхосчетчиков или эхоинтеграторов). Возможности гидроакустического исследования распределения рыб расширились с использованием на внутренних водоемах эхоинтеграторов, позволяющих ускорить обработку информации и увеличить скорость движения судна при съемках (Бердичевский, 1984; Ермоличев, 1977; Юданов, Калихман, 1981; Jurvelius Iuha et al., 1984).

При этом появляется возможность сравнительного изучения распределения рыб на огромной акватории, например, на водохранилищах всего Волжского каскада, в один сезон.

Основные положения гидроакустических исследований и расчета биомасс рыб изложены в литературе (Юданов, Калихман, 1981; Iurvelius Iuha, et all., 1984; Thorz, Richard, 1983). В полевых работах применяли отечественный гидролокатор «Лещ» и эхоинтегратор АЦЭИ-01, разработанный во ВНИРО. Съёмки проводили с научно-исследовательских судов ИБВВ РАН по системе зигзагообразных или параллельных галсов со скоростью 14—15 км/час. В ряде случаев эхосъёмки вели с мотолодки типа ПМЛ со скоростью 3—4 км/час. Всего было обследовано около 60 полигонов, отстоящих друг от друга на расстоянии 6—15 км по всему старому руслу Волги и Дона.

Съёмки сопровождалась контрольными обловами по различным горизонтам с помощью пелагического трала (площадь устья 18 м, ячея в кутке 6 мм). Весь улов подвергался биоанализу для определения видового, размерно-весового состава рыб, их возраста, упитанности, особенностей питания. Плотность рыбного населения определялась в граммах на квадратный метр по показанию эхоинтегратора и данным о средних размерах и навесках рыб в исследуемом районе на каждые 250 м хода судна или на каждые 50 м хода мотолодки. Рассчитанные величины плотности рыб наносили на карты-планшеты исследуемых участков, по которым определяли линии равных плотностей, получая таким образом схемы распределения рыб. Ряды плотностей рыб подвергали статистической обработке. Определяли коэффициент вариации (Лакин, 1978), а также, используя спектральный анализ,—периодичность повторения участков повышенной плотности рыб (Вентцель, 1998).

Для оценки влияния на распределение рыб различных факторов среды в ходе эхосъёмок регистрировали глубину, температуру на поверхности, погодные условия. При анализе учитывалась и плотность распределения кормовых организмов рыб. Количественной характеристикой распределения рыб служит плотность рыб на участке или полигоне. При этом одна из основных характеристик распределения средняя плотность рыб (или математическое ожидание плотности рыб). Так, при анализе распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона обнаружена тенденция увеличения средней плотности рыб от верховий к плотине для многих из них (Иваньковском, Углическом, Цимлянском, Саратовском и Волгоградском). Исключение составляет Чебоксарское водохранилище. На общую тенденцию могут оказывать дополнительное влияние различные факторы, в частности вынос планктона из высокопродуктивных участков. Проведенный анализ, например, показал, что вынос планктона из Шошинского плеса Иваньковского водохранилища влияет на распределение рыб в пелагиали (Поддубный и др., 1987).

Водохранилища Волги и Дона характеризуются большим разнообразием плотностей скоплений рыб, от сильно разреженных (10—10 шт/м) до очень плотных (более 1 шт/м³). Скопления этих рыб обычно состоят из множества небольших стаек, пространственно обособленных друг от друга небольшим расстоянием. В местах повышенных плотностей отдельные стайки, по сути дела, сливаются в один большой косяк. Судя по контрольным уловам в таких скоплениях доминирует один вид. Так, в нижнем бьефе Цимлянского водохранилища протяженность скоплений тюльки достигла 3—5 км по длине, 0,5—0,8 км по ширине поперек водохранилища. В Рыбинском водохранилище в июне-июле 1983 года отмечались очень плотные скопления снетка на акватории более 20 км. Нередко плотные скопления состоят из разнообразных и разнообразных рыб. Особенно большое разнообразие приходится на зоны аккумуляции биомассы, на зоны с повышенной плотностью рыб.

И все же значительные акватории водоемов характеризуются очень сильной разреженностью распределения рыб, особенно в открытых плесах волжских водохранилищ. По сути дела, на 70—90% акватории исследованных полигонов в верхних, средних, а иногда и нижних плесах водохранилищ плотность рыб невысока, составляла менее 20—30 кг/га. Нередко при прохождении 2—3 участка эхолот регистрировал лишь 1—5 эхометок от одиночных рыб или от небольших стаек. Особенно это характерно для русловых участков Волгоградского водохранилища, где глубина более 25 м. Данные эхолотирования подтверждаются и контрольными уловами пелагического трала. Таким образом, гидроакустические съемки и контрольные обловы показывают, что в горизонтальном плане пространственная структура скоплений рыб во время летнего нагула многообразна: от дисперсно рассредоточенных отдельных рыб, находящихся друг от друга на значительном расстоянии (во всяком случае, исключаящем между ними визуальный и акустический контакт) до очень плотных стай и скоплений занимающих обширные акватории. В зонах аккумуляции биомассы рыбы чаще образуют смешанные скопления, мощность и размеры которых определяются спецификой конкретных участков.

Определенный интерес представляет изучение пространственной устойчивости или вариабельности скоплений рыб как во временном, так и в пространственном аспекте. В этом отношении гидроакустические методы могут оказать неоценимую помощь. Прежде всего исследование контрольных участков проводится быстро, с минимальным распугиванием рыбы и не происходит исчерпание скопления за счет изъятия тралом тогда как при траловом обследовании оно может наблюдаться. Например, на одном из полигонов Рыбинского водохранилища при повторных 30-минутных тралениях на одном и том же месте с интервалом в 2 часа было поймано 109 и 3 леща, т. е. на-

лицо прогрессирующее уменьшение рыб на полигоне из-за вылова. С помощью гидролокатора можно получить большее число повторов. Так, каждые 5—6 часов в течение 5 дней была возможность проводить съемки по одним и тем же разрезам на Рыбинском водохранилище. Оказалось, что в местах изучения затопленных русел (эти места соответствуют зонам аккумуляции биомассы) скопления пелагических рыб регистрируются регулярно, а на участках поймы с ровным рельефом дна плотность и распределение рыб заметно варьирует даже в пределах дня.

Количественная характеристика неравномерности пространственного распределения может быть отражена различными индексами агрегированности, которые стало возможно определить благодаря непрерывной записи плотности рыб.

Нами использованы следующие показатели вариабельности: дисперсия, среднееквадратическое отклонение и коэффициент вариации. При этом дисперсия и среднееквадратическое отклонение характеризует изменчивость, неравномерность распределения рыб в абсолютных, а коэффициент вариации в относительных величинах. Чем ближе эти показатели к нулю, тем равномернее распределение, тем меньше степень их агрегированности. Для характеристики агрегированности также использованы и информационные показатели энтропии, имеющие меньшую ошибку репрезентативности. Чем ближе энтропия H к H_m , тем более равномерно распределение рыб.

В табл. 35 приведены данные по индексам агрегированности рыб. По показателю $H_m - H$, дисперсии D и коэффициенту вариации C видно, что наиболее равномерное распределение рыб в 4-х водохранилищах (Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском) приходится на нижние и средние наиболее широкие их участки. Наибольшая агрегированность рыб здесь отмечалась в русловых незарегулированных или со слабым подпором участках верховодий водоемов (табл. 35).

Таблица 35

Индексы агрегированности распределения рыб

Удаление от плотины гидроузла, км	Индексы агрегированности		
	$H_m - H$, бит	D , г/м ²	C , %
Горьковское водохранилище			
2—30	0,57	0,01	97
50—60	1,23	0,0006	92
90—100	1,51	0,0002	150
220—230	1,93	0,00003	140
390—400	2,68	0,2	230

Удаление от плотины гидроузла, км	Индексы агрегированности		
	$H_m - H$, бит	D , г/м ²	C , %
Чебоксарское водохранилище			
2—15	1,28	0,001	170
30—40	0,44	0,00005	70
100—110	0,42	0,0001	80
200—210	0,51	0,0001	90
Куйбышевское водохранилище			
2—25	0,12	0,003	40
60—70	0,39	0,01	100
75—85	0,4	0,02	80
90—110	0,17	0,003	40
115—130	0,12	0,004	4
160—185	0,72	0,07	100
230—240	0,39	0,0007	80
250—260	0,16	0,0005	50
300—310	0,67	0,00004	80
330—340	0,19	0,00008	50
390—400	0,38	0,0001	70
460—470	2,94	0,00002	270
Саратовское водохранилище			
2—25	0,84	0,0002	100
45—60	0,50	0,001	80
110—130	0,85	0,007	180
Волгоградское водохранилище			
2—45	0,23	0,02	60
100—120	0,63	0,006	120
170—190	0,30	0,006	70
240—250	0,39	0,0003	70
320—325	0,34	0,0002	70
340—350	0,75	0,001	90
400—415	0,45	0,00003	70
485—500	1,22	0,00005	130
Цимлянское водохранилище			
2—25	0,46	0,001	80
55—65	0,23	0,01	60
70—80	0,12	0,02	40
90—100	0,23	0,01	60
115—130	0,17	0,02	50
150—170	0,31	0,01	70
175—185	0,27	0,002	70

И все же значительные акватории водоемов характеризуются очень сильной разреженностью распределения рыб, особенно в открытых плесах волжских водохранилищ. Количественная характеристика неоднородности пространственного распределения оценивалась различными индексами агрегированности, отражающими разные стороны этого явления.

При анализе пространственного распределения рыб в оз. Плещеево «индекс пятнистости» Лойда для крупных одиночных рыб изменился в пределах 1,05—2,16, для стаек мелких рыб 0,99—2,72. Если индекс отличался от 1 более, чем на удвоенную величину его стандартной ошибки, распределение организмов считалось агрегированным с вероятностью 0,95 и оценивалось отрицательным биномиальным распределением. В противном случае эмпирическое распределение считалось случайным или оценивалось распределением Пуассона, которое отмечено в 28% случаев.

3.3. АНАЛИЗ СТАТИСТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЕНИЙ ПЛОТНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Одна из наиболее характерных черт изменения пространственной плотности скоплений рыб $x(n)$ вдоль определенного направления в волжских водохранилищах — наличие колебаний разного рода, которые условно можно разделить на длиннопериодные, короткопериодные и колебания средних частот.

Длиннопериодные колебания представляют собой общие тенденции, сглаживающие скачкообразные изменения на определенных участках ряда. Например, изменение плотности рыб от верховий к плотине. Колебания средних частот характеризуют ритмичность, повторяемость пространственного размещения рыб вдоль определенного направления. Например, повторяемость скоплений и стай. Высокочастотные колебания (шумы) обычно обусловлены различными случайными факторами, дискретизацией процесса, ошибками экспериментальных данных и т. д. Вклад шумовой составляющей в общую дисперсию может быть весьма значительным, но анализу она не поддается в силу избранной величины интервала дискретности. Минимальный период колебаний, который еще можно проанализировать, определяется частотой отсчета эхоинтегратора.

Согласно теореме Котельникова функция, в данном случае $x(n)$, с ограниченным спектром частот от 0 до f_{\max} может быть определена совокупностью дискретных отсчетов, взятых через расстояние

$$\Delta l = \frac{1}{2f_{\max}} = \frac{1}{2} T_{\min}, \text{ где } T_{\min} \text{ — наименьший период гармоник, еще}$$

подлежащий анализу. Например, если $\Delta l = 50$ м, то $T_{\text{мин}} = 100$ м, т. е. достоверно можно проанализировать колебания с периодом свыше 100 м.

Выделение вышеуказанных групп колебаний достигается обычно с использованием фильтрации, в частности, скользящего осреднения с различными радиусами. Более полно статистическая структура колебаний плотности пространственного распределения рыб выявлялась с помощью спектрально-корреляционного анализа и периодограмм-анализа. Так же как и при анализе роста рыб, выделяется три основных типа нестационарности: относительно математического ожидания (изменение среднего значения на различных участках), относительно дисперсии (изменение величины разброса около средней) и относительно корреляционной функции (изменение частотной структуры процесса). Так, в Ивановском водохранилище в Верхневолжском плесе наблюдаются изменения плотности с периодом 1, 1,5 и 2 км, в Средневолжском плесе 0,5, 1,5 и 3 км, в Нижневолжском — 2 и 4 км. Таким образом, при рассмотрении изменения плотности рыб вдоль русла как случайной функции наблюдается нестационарность по средней (наличие общей тенденции изменения от верховий к плотине) и по периоду (неодинаковый период на отдельных участках).

Длиннопериодные колебания плотности рыб или макроагрегированность, вероятно, обусловлена спецификой водоема: зоны с повышенной плотностью соответствуют устью Шошинского плеса, району Конаковской ГРЭС и далее зоне подогретых вод. Расстояние между этими зонами примерно 20 км.

Более короткопериодные колебания, отражающие микроагрегированность рыб, обусловлены количеством и размером стай. Так, при гидроакустической съемке на эхограммах отчетливо прослеживаются группы (скопления) рыб размером от 20 до 500 м. Длительные эхометрические наблюдения в светлое время суток показали, что эти локальные скопления постепенно перемещаются. Однако в пределах ограниченной нагульной территории иногда трудно по имеющейся информации выделить доминирующее направление движения.

Одной из основных причин нестационарности пространственного распределения животных являются крупномасштабные циклы, когда микроагрегации входят составной частью в микроагрегации. Применительно к пространственному распределению рыб это может быть обусловлено наличием в плотных скоплениях рыб отдельных, пространственно обособленных группировок, например, косяков, стай рыб, кроме того, величина плотности смежных скоплений может отличаться в десятки раз. Поэтому, при наличии тренда (низкочастотной составляющей) производилось стационарирование исходных рядов с использованием скользящего осреднения, что позволило более корректно использовать спектрально-корреляционный анализ и периодограмм-анализ.

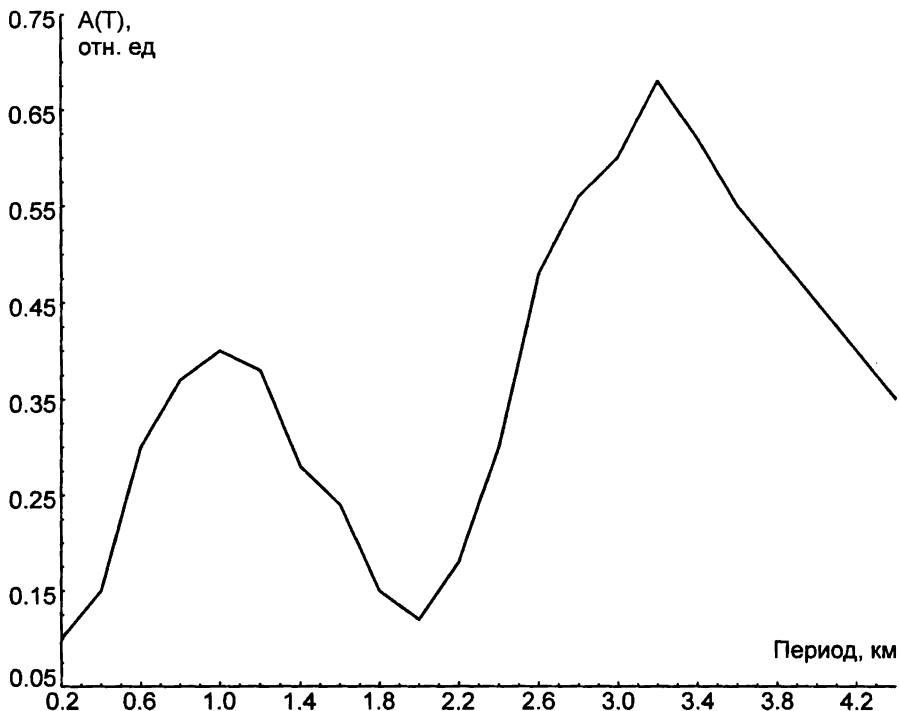


Рис. 22. Периодограмма пространственной плотности рыб Чебоксарского водохранилища

Для всех полигонов, где проводились эхометрические оценки плотностей рыб, нами был проведен статистический анализ полученных данных. На рис. 22 представлена периодограмма плотностей рыб на одном из полигонов Чебоксарского водохранилища. Видно, что в рядах плотностей рыб четко выделяются две цикличности с периодами 1,2 и 3,2 км. При этом, судя по амплитуде, преобладающим является цикличность с периодом 3,2 км. Действительно, при визуальной оценке схеме распределения рыб на этом полигоне можно видеть, что расстояние между наиболее плотными скоплениями рыб составляет около 3 км. В то же время визуально выделить менее выраженную цикличность плотностей с периодами 1,2 км не представляется возможным. Таким образом, оценка на ЭВМ параметров преобладающих ритмов позволяет получить не только более точные характеристики пространственного распределения рыб, но и детально описать его особенности.

В таблице 36 представлены данные по периодам колебаний плотности скоплений рыб вдоль водохранилищ. Можно заметить тенденцию к расширению спектра колебаний плотности скоплений рыб и к увеличению периода доминирующей гармоники (T_1) по мере

приближения к плотинам гидроузлов. Увеличение ширины спектра колебаний свидетельствует об усложнении общей картины пространственной структуры распределения рыб. Действительно, из схем распределения можно видеть, что в нижних и средних плесах водохранилищ руслового типа (от Горьковского до Волгоградского) отмечается большая пестрота распределения рыб, наличие большемасштабных скоплений, чередующихся с более мелкими группировками рыб. Обычно и плотные скопления рыб также характеризуются своей неоднородностью. Наиболее четко это видно из величин периодов колебаний плотности. По мере приближения к нижнему плесу периоды доминирующих колебаний (T_1) увеличиваются.

Таблица 36

Основные периоды колебаний плотности рыб в пелагиали

Удаление от плотины гидроузла, км	Длина ряда	Основные периоды колебаний, км			
		T_1	T_2	T_3	T_4
Горьковское водохранилище					
2—30	94	8,5	4	1,7	
50—60	47	4,2			
90—100	39	1,5	1,0		
220—230	39	2	1,2		
390—400	32	1,7			
Чебоксарское водохранилище					
2—15	38	3,2	1,2		
30—40	48	4,7	1,2		
100—110	41	3,2	1,2		
200—210	61	5,7	2,2		
Куйбышевское водохранилище					
2—25	232	14,5	7	5	2
60—70	102	6,4	3,2	1,2	
75—85	49	2,5			
90—110	132	8,5	5,5		
115—130	66	3,5	1,2		
160—185	76	6,5	2,5		
230—240	39	3,2			
250—260	26	1,5			
300—310	47	3,7	1,7	0,8	
330—340	42	2			
390—400	26	1,2			
460—470	29	2,7			
Саратовское водохранилище					
2—15	123	7	3,2	2	
45—60	61	6,2	1,7		
110—130	46	4,5	1,0		
180—190	31	2,2			

Удаление от плотины гид- роузла, км	Длина ряда	Основные периоды колебаний, км			
		T_1	T_2	T_3	T_4
Волгоградское водохранилище					
2—45	72	15,0	5,7	3,2	1,2
100—120	62	3,5	1,7		
170—190	99	1,5			
240—250	114	3,7	1,7		
320—325	36	1,2			
340—350	37				
400—415	33	0,7			
485—500	69				
Цимлянское водохранилище					
2—25	68	6,5	3,5	1,2	
55—65	91	8,5	4,2		
70—80	66	4,5			
91—100	128	7,0	1,7		
115—130	71	1,7			
150—170	48	5,0			
175—185	65	4,2	2,2	0,7	

Так, в верховьях эти периоды, отражающие расстояния между центрами наиболее плотных скоплений рыб, варьируют в пределах 1,2—6 км, в то время как в нижних плесах диапазон вариаций возрастает до 3—15 км. При этом в верховьях водоемов внутри доминирующих колебаний в редких случаях выделяются колебания меньших периодов, в то время как в нижних плесах отмечались колебания 2-го, 3-го и даже 4-го (например, в Куйбышевском водохранилище) рода с периодами от 0,7 до 7 км. Судя по амплитуде эти короткоцикловые колебания отражают циклическое распределение скоплений рыб, плотность которых несколько меньше, чем в доминирующих колебаниях. Иными словами, между центрами наиболее плотных скоплений рассредоточены менее плотные группировки с периодами T_2 , размеры этих группировок могут быть как меньше, так и больше размеров наиболее плотных скоплений с периодами T_1 . Внутри группировок с периодами колебаний T_2 отмечается также циклическое распределение группировок с меньшими периодами колебаний (T_3). Наконец, в приплотинных зонах Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ нами выделены колебания плотности рыб еще меньших группировок с периодами T_4 . В общем виде такое распределение по одной линии можно представить следующей схемой. Видно, что в верхних плесах распределение рыб имеет более простой вид, чем в нижних и средних участках водоемов. Несомненно, эта схема дает идеализированное представление характера распределения рыб, но

она хорошо отражает общую картину спадов и возрастных плотности рыб, показывает, что пространственная структура распределения рыб не является бесформенным абсолютно случайным процессом, а имеет вполне определенные закономерности, выражающиеся как в цикличности распределения рыб, так и в величине периодов и амплитуде этих цикличностей.

Таким образом, количественная характеристика пространственного распределения рыб включает в себя следующие показатели: средние величины, показатели агрегированности ихтиомасс для каждого полигона, параметры колебаний плотности скоплений рыб.

3.4. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ

Пространственная структура популяции имеет большое биологическое значение, обеспечивая ей нормальную жизнедеятельность, однако конкретные механизмы формирования пространственного распределения очень сложны и разнообразны. Здесь мы рассмотрим отдельные вопросы этой проблемы в свете неравнозначности экологических условий в отдельных плесах водоемов.

Водохранилища долинного типа характеризуются тремя плесами: 1 — верхний, или зона руслового подпора, сохраняющая основные черты речных условий, но подвергающаяся существенным колебаниям уровня воды; 2 — нижний плес, зона глубинного подпора, охватывающая акваторию от плотины до конца зоны подпора; 3 — средний плес, расположенный между верховьями и низовьем. Все водохранилища Волги и Дона, за исключением Рыбинского, можно отнести к долинному типу. В отдельные плесы обособляются отроги водохранилищ, образовавшиеся в результате затопления долинных участков впадающих рек. Например, в Ивановском водохранилище это мелководный Шошинский плес, резко отличающийся по морфологическим, гидрологическим и гидрохимическим показателям.

Наиболее характерные отличия в условиях обитания в различных плесах отмечаются в колебаниях уровня воды и скоростях течений. В Саратовском водохранилище в верхнем плесе скорость течения в межень составляет 0,5—1,0 м/с, а колебания уровня достигают 3—4 м, в среднем и нижнем плесах эти показатели заметно уменьшаются соответственно до 0,1—0,6 м/с и 1—1,5 м, и до 0,1—0,2 м/с и 0,2—0,3 м. Изменения скорости течений на различных плесах водохранилищ в значительной степени обуславливают перераспределение видового состава рыб от реафильного к лимнофильному комплексу.

В соответствии с этим отмечаются различия в распределении видового состава рыб по длине водоема. На верхних плесах сохраня-

ются виды, обитавшие до зарегулирования. По данным уловов в Куйбышевском, Волгоградском и Саратовском водохранилищах в широтном направлении от верхнего к нижнему плесу прослеживается уменьшение плотности реафильных видов — стерляди, белоглазки, язя, жереха. Наиболее массовые виды лимнофильного комплекса (лещ, судак, плотва, густера) успешно освоили все плесы водохранилищ.

Разнообразие пространственного распределения рыб вдоль оси водохранилищ может быть обусловлено множеством факторов как биотической (кормовой базой, видовым разнообразием и величиной плотности скоплений рыб), так и абиотической (размерами акватории, глубиной, рельефом дна, температурой, гидрологией) среды. Действительно, по мере приближения к плотинам гидроузлов сверху вниз заметно возрастает глубина, уменьшается скорость течений. Возрастает и общая биомасса пелагических рыб. Вместе с тем, оценить влияние отдельных факторов не всегда представляется возможным.

Мы проанализировали изменения некоторых показателей пространственной структуры распределения рыб: плотности, величин периодов $T_1 - T_4$, индексов агрегированности Цимлянского, Чебоксарского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ. В этих водоемах прослеживается сильная взаимосвязь показателей агрегированности и плотности рыб: при возрастании плотности уменьшается уровень агрегированности, т. е. распределение рыб становится более равномерным. Интересно отметить, что наименьший уровень агрегированности (по $H_m - H < 0,5$ и по $C < 5\%$) отмечается в водоемах с высокой плотностью рыб, например, в нижних и средних плесах Куйбышевского водохранилища и в Цимлянском водохранилище. Наиболее четко проявляется связь между плотностью рыб и величинами периодов. Одна из причин такой взаимосвязи может быть обусловлена размерами акватории. Наибольшая плотность рыб отмечалась в нижних и средних плесах, где ширина обследуемых нами глубоководных участков в 3—10 раз больше, чем в верховьях водохранилищ.

Таким образом, плотность рыб в определенной степени отражается как на показателях цикличности их распределения, так и на уровне агрегированности.

Распределение пелагических рыб и зоопланктона.

В литературе нередко отмечается, что между концентрациями рыб и их кормовых объектов не всегда прослеживается четкая связь (Кияшко и др., 1985). Например, в Саратовском водохранилище биомасса бентоса возрастает от верхнего к нижнему плесу от 0,5 до 4,1 г/м². В то же время, судя по уловам, наибольшая плотность бентосоядных рыб в эти годы приходилась на верхние и средние участки водохранилищ. На примере Волгоградского водохранилища показа-

но, что увеличение биомассы зоопланктона и бентоса на некоторых участках не приводит к соответствующему увеличению здесь численности рыб. Так, отмечены шестикратные различия рыбопродуктивности, регистрируемой по промысловым уловам, между верхним (40 кг/га) и нижним (5,8 кг/га) участками этого водохранилища. Различия в биомассе бентоса на этих участках менее существенны и они не столь устойчивы, как показатели уловов.

В пелагиали исследованных водохранилищ преобладают молодь и взрослые рыбы, основной пищей которым служат планктонные рачки (Поддубный и др., 1987). Изучение связей распределения рыб и их кормовых объектов в каждом отдельном водохранилище Волжского каскада не выявило достоверной корреляции между этими двумя показателями. Не отмечается связи между биомассой зоопланктона и характером цикличности распределения рыб на конкретных полигонах. В отдельных водохранилищах наиболее высокая биомасса зоопланктона была зарегистрирована в верховьях водохранилищ, в других — в нижних или в средних плесах. Исключением является Цимлянское водохранилище, где связь между плотностью пелагических рыб и зоопланктона обратная. По-видимому, огромный по численности вид — тюлька (средняя масса по нижнему плесу водохранилища 120 кг/га) оказывает заметное влияние на кормовую базу.

Выяснено, что количество молоди хищных рыб, в частности окуня и судака, в пелагиали водохранилищ зависит от количества молоди других видов, которые потенциально могут быть объектом их питания. Связь эта носит прямой характер, коэффициент корреляции достоверен с вероятностью 0,95 (Кияшко и др., 1985). Кроме того, количество судака в уловах положительно коррелирует с видовым разнообразием этих уловов ($r = + 0,52$).

Приведенные выше данные о влиянии зоопланктона на распределение пелагических рыб говорят о том, что связи между этими показателями трудно выявить на скоплениях с низкой плотностью (большинство полигонов Волжских водохранилищ). В то же время пример Цимлянского водохранилища, а также анализ связей между численностью хищных рыб и общей плотностью рыб показывают, что в нагульный период на распределение рыб кормовые условия оказывают непосредственное влияние. Это же подтверждается и данными исследований на скоплениях рыб в Рыбинском водохранилище (Пермитин, Половков, 1978) где показано, что наиболее плотные скопления снетка формируются в местах, наиболее богатых планктоном. Вполне естественно, что прямая связь между распределением рыб и их кормовых объектов не всегда может четко проявляться, так как пространственное распределение обычно зависит от воздействия множества различных показателей окружающей среды (наличие укрытий, присутствие хищника, гидрологические, химические факторы).

Распределение пелагических рыб и рельеф дна.

Исходя из многообразия воздействующих на распределение рыб факторов среды целесообразно выделить какого-то интегрального показателя, отражающего сумму факторов и дающего достаточно полное представление об окружающей среде. Для мелководных водоемов, например, верхневолжских водохранилищ таким показателем служит морфометрия дна, которая влияет на динамику водных масс, а через нее и на температурные поля, распределение грунтов, формирование различных станций и через них — на распределение планктонных и бентосных организмов. Иными словами, морфометрия дна в определенной степени влияет на процессы трансформации и аккумуляции биомасс в водоемах. В литературе уже отмечалось, что рыбопродуктивность мелководных водоемов в значительной степени зависит от их морфометрических показателей.

Мы попытались оценить пространственное распределение пелагических рыб относительно таких морфометрических показателей, как наличие русел, углублений, близость берега, характер склонов и особенностей рельефа дна затоплений пойм, т. е. характерных биотопов водоема (Поддубный и др., 1987).

Распределение рыб на русловых участках.

Биотоп «затопленные русла рек» по своим свойствам в различных частях неодинаков. В русловых плесах Рыбинского водохранилища и водохранилищ руслового типа — Ивановском и Углическом — условия обитания рыб остаются близкими к исходным условиям рек. В Главном плесе Рыбинского водохранилища, напротив условия обитания рыб резко отличаются от речных: замедляются скорости течения, водные массы представляют относительно устойчивую систему, большую роль играет волнение и ветровое перемещение (Малинин, 1971; Поддубный, 1971). Следовательно, и рассмотрение закономерностей распределения должно вестись отдельно.

Распределение рыб на биотопе «русло» для речных плесов и водохранилищ руслового типа.

Характеризуя в общем плане распределение рыб на этих биотопах можно сказать, что наибольшие плотности приходятся на нижние участки. В верхних участках водохранилищ или верховье плеса плотность пелагических рыб в 2—10 раз меньше.

Общая закономерность распределения рыб согласуется с данными планктонной съемки. Так, для Ивановского водохранилища характерно увеличение плотности планктона от верховий к плотине (Величко, 1984; Гурова и др., 1980). Сходная тенденция прослеживается и по грунтам, являющимся показателем — индикатором, харак-

теризующим распределение рыб на различных участках водохранилищ (Поддубный, 1971). Так, в нижних участках преобладает на русле богатый биогенами песчанисто-серый и серый ил, тогда как в верховьях — песок и илистый песок (Буторин и др., 1975).

Указанная закономерность распределения рыб в пелагиали относится только к тенденции, на которую накладываются особенности водоема. К одной из основных причин, вносящих дополнение к общей тенденции следует отнести вынос планктона из высокопродуктивных участков. Так в Ивановском водохранилище отмечается вынос планктона из высокопродуктивного Шошинского плеса, который прослеживается по данным планктонной съемки на 3—4 км по руслу Волги (Величко, 1984; Горобий, 1977). По данным грунтовой съемки вынос биогенов прослеживается на 6 км (Буторин и др., 1975). Анализ материалов показал, что вынос планктона из Шошинского плеса влиял на распределение рыб в пелагиали в 1982 г. на 1—1,5 км, а в 1983 г. даже на 3—4 км вниз по течению Волги от устья Шошинского плеса.

Отмечено увеличение плотности рыб на русле и в районах, близлежащих к заросшим островам (остров в 50—100 м от русла), что, очевидно связано с выносом планктона из заросшего мелководья. Известно, что плотность планктона в районе заросшего мелководья высока и превышает плотность планктона на русле (Горобий, 1977; Столбунова, 1976).

Кроме того, важной причиной повышения плотности рыб может быть влияние подогретых вод. Так, в Ивановском водохранилище от устья р. Сози до Кочервы прослеживается устойчивое влияние подогретых вод. Наиболее заметное влияние на распределение рыб наблюдается в зоне слабого подогрева в 6 км ниже устья р. Сози. По данным 1982 г. плотность рыб в этой зоне изменялась от 2 до 10 г/м² при средней плотности 4,3 г/м² и коэффициенте вариации $C = 53\%$, а по данным 1983 г. плотность рыб в этой зоне изменялась от 2 до 30 г/м² при средней 17 г/м² и коэффициенте вариации $C = 43\%$. Характерно, что в зоне слабого подогрева наблюдается увеличение средних размеров и средних навесок рыб по сравнению с другими участками.

Условия обитания для рыб неодинаковы не только вдоль русла, но и в поперечном плане. Достоверно большая плотность рыб отмечена над подошвой русла, чем над склоном. Указанные отличия характерны для сравнительно прямого русла. На излучине дело обстоит иначе. Так в Ивановском водохранилище на излучине в районе Конаковской ГРЭС наибольшие плотности отмечаются под противоположным от станции склоном русла. Характерно, что у ГРЭС, в зоне вогнутого берега отмечалась модель меньших линейных и весовых размеров.

Распределение пелагических рыб на русле в озерном плесе водохранилища.

Плотность пелагических рыб в районе русел рек в озерном (Главном) плесе Рыбинского водохранилища по данным 1982 г. варьировала в пределах 2—15 г/м²; наиболее массовые виды — снеток, синоп, судак и ряпушка. Оценка различий по критерию Стьюдента показала сходство в плотности рыб на руслах рек Мологи, Волги и Шексны (кроме нижнего участка) при уровне значимости $p = 0,1$. Средняя плотность оказалась равна 12 г/м² при коэффициенте вариации $C = 20\%$. Выделяются в отдельную группу русла рек Согожи и Ухра по более низкой плотности рыб (2—8 г/м²).

Условия обитания рыб на руслах рек Согожи и Ухры отличаются от условий на руслах крупных рек. Хотя характер грунта здесь такой же, но скорость илонакопления, а отсюда и высота богатых органикой илов в русле Согожи заметно выше, чем на руслах Волги, Мологи и Шексны (соответственно 0,75 см/год при высоте слоя 28,5 см на Согоже и 2,06—2,84 см/год при 77—108 см на руслах крупных рек).

Также, как и для русел рек речного плеса, в озерном плесе условия обитания для рыб различны над склоном русла и над подошвой. При уровне значимости $P = 0,1$ плотность рыб над подошвой больше, чем над склоном.

Распределение рыб на бывших пойменных озерах и старицах.

Бывшие пойменные озера и старицы имеют относительные большие глубины (до 15 м) и меньшую, чем на руслах проточность. В основном зона углублений дна на месте бывших пойменных озер используется рыбой для нагула. В уловах в массе встречается молодь судака, окуня и снеток. Плотность рыб в 1982 г. в этой зоне варьировала в пределах 3—9 г/м². Оценка различий по критерию Стьюдента показала сходство в плотности рыб на заливных озерах и старицах при уровне значимости $p = 0,1$. Средняя плотность рыб в этой зоне оказалась равной 5 г/м² при коэффициенте вариации $C = 50\%$.

Распределение пелагических рыб на плато озерного плеса.

В Рыбинском водохранилище плато озерного плеса занимает наибольшую площадь (54%). Глубины здесь изменяются от 4 до 9 м. Наиболее массовый вид рыбы — синоп. В отдельных частях его доля в уловах достигает 90%. Встречаются скопления ряпушки, снетка, окуня. Плотность рыбного населения (без разделения на виды) даже на смежных участках плато отличается в 5—10 раз и в среднем она значительно ниже, чем над бывшими руслами. Исключение составляют русла мелководных притоков (Согожи) и низовье Шексны, где наблюдается обратная картина.

Меньшая плотность рыб над плато отмечается и для Иваньковского водохранилища. При большом числе наблюдений для Рыбинского водохранилища по мере удаления от русла проявляется резкое уменьшение плотности рыб на плато, а затем ее стабилизация.

Существенным элементом сложности рельефа дна служит меандрированность русла. Оказалось, что при уровне значимости $p = 0,02$ плотность рыб на меандрированном плато достоверно больше, чем на плато с прямым руслом. Интересно, что отмечается тенденция уменьшения плотности рыб на меандрированном плато с увеличением радиуса закругления русла.

Аналогично бывшим руслам рек плотность рыб в местах затопленных озер больше, чем на прилегающих к нему плато. По мере удаления от затопленных озер плотность рыб на плато постепенно уменьшается и достигает минимума на расстоянии 1,5—2 км от углубления.

Плато, мало удаленное от заросшего побережья, имеет достоверно большую плотность скоплений рыб, чем отдельное плато.

Описанные выше закономерности касаются участков с относительно простым рельефом дна. Самые высокие плотности характерны для участков, где русла рек образуют множество излучин. Здесь отмечаются высокие плотности скоплений рыб как непосредственно на русле, так и на более мелководных пойменных участках между излучинами. Отличительной особенностью этих зон является резкая изменчивость глубин. Зоны излучин характеризуются высокой биомассой кормовых организмов, как бентосных, так и планктонных. Близость русла обеспечивает возможность быстрого ухода рыб в безопасные глубоководные участки при наступлении неблагоприятных погодных условий, усиления ветра, волнения. Все это говорит о важной роли участков с таким рельефом дна в обеспечении оптимальных условий нагула.

Стабильность распределения рыб на различных биотопах.

Для характеристики распределения рыб недостаточно анализировать средние величины (математическое ожидание). Важной характеристикой служит вариабильность или изменчивость этих средних. При этом наблюдается изменчивость характеристик как во временном, так и в пространственном аспекте. В первом случае изучается стабильность плотности скоплений и видовой структуры на одной и той же станции в течение нагула. Во втором случае изучается стабильность плотности на одном и том же биотопе в разных его частях, а также изучается периодичность повторения зон повышенных плотностей рыб.

Стабильность общей картины распределения рассматривалась на примере Рыбинского водохранилища. Сравнительный анализ данных

конца мая, июня, июля показал, что картина распределения во временном аспекте довольно стабильна, хотя наблюдаются некоторые отличия. Если судить по средним величинам, то в мае отмечаются меньшие плотности рыб, что очевидно, связано с уходом фитофильных рыб (синец, окунь, лещ) на прибрежные нерестилища. При этом рыбы распределяются наиболее равномерно (коэффициент вариации плотности рыб для всей выборки $CV=41\%$). Максимально неравномерно распределены рыбы в конце июля-августа (коэффициент вариации плотности рыб для всей выборки $CV=55\%$).

Сравнение стабильности распределения пелагических рыб в пространственном аспекте показало, что на различных русловых участках рек Волги, Мологи и Шексны нет больших вариаций ($CV=20\%$). Столь малые различия могут быть обусловлены сходством экологических условий на этих участках: относительно одинаковые глубины, мощные слои иловых отложений, постоянная смешиваемость вод по вертикали, высокие концентрации кормовых организмов. Немного больше вариабельность плотности рыб в зонах бывших пойменных озер ($CV=30\%$). Наибольшая вариабельность плотности рыб отмечается на плато озерного плеса ($CV=45\%$). Средние величины плотности скоплений рыб существенно меньше, чем на русле и озере. Мозаичность распределения рыб хорошо согласуется с разнообразием экологических условий: на ровных участках затопленной поймы расположены пески и илистые пески. В небольших углублениях они подчас сменяются песчанисто-серыми и серыми илами. Местами сохраняются размываемые почвы, торфянистый ил, остатки затопленных лесов. Определенное влияние на неоднородность распределения рыб оказывает и различная удаленность от бывших русел и залитых озер.

Таким образом, проведенный анализ данных эхометрических съемок на Рыбинском водохранилище показывает, что пространственная структура распределения рыб в пелагиали сравнительно мелководного водоема в период нагула имеет вполне определенные закономерности относительно морфометрических показателей водоема. В общем виде их можно представить следующим образом:

1. Минимальная плотность рыб в пелагиали характерна для участков затопленной поймы с ровным рельефом дна и удаленных более, чем на 1,5—2 км от прибрежных заросших мелководий и от естественных углублений (русел, затопленных озер, стариц).

2. По мере приближения к заросшим мелководьям и затопленным углублениям плотность рыб постепенно возрастает, достигая максимума непосредственно над затопленными руслами и озерами или в защищенных прибрежных мелководьях.

3. Наиболее плотные концентрации рыб отмечаются в зонах с крутыми и частыми поворотами русел, т. е. в зонах, характеризующихся множеством излучин, резкими изменениями глубин в пределах небольшой акватории.

ВЕРОЯТНОСТНОЕ ОПИСАНИЕ МИГРАЦИЙ РЫБ

4.1. СТАТИСТИЧЕСКАЯ ТРАКТОВКА ОРИЕНТАЦИИ РЫБ ПРИ МИГРАЦИЯХ

При построении математических моделей изменения плотности популяций рыб необходимо учитывать общие закономерности миграций. Например, для нерестовой миграции осетра основные из них заключаются в следующем.

Рыбы мигрируют по сложным траекториям, проходя путь, иногда значительно превышающий спрямленное расстояние между точками начала и конца движения. Анализ результатов мечения показал, что степень сложности трасс движения мигрантов зависит от морфометрии проходимого участка и направления потоков воды на нем.

Существенных различий в трассах движениях рыб на простых по условиям ориентации отрезках пути ночью и днем не обнаружено. Однако днем отдельные сложные участки осетры проходили по более спрямленному пути, чем в темное время суток. Оказывается, ориентационная способность в некоторой степени зависит от пола рыб. Например, самцы осетров быстрее и легче ориентируются в сложной обстановке, чем самки (Поддубный, 1971).

Кроме того, на спрямленных участках реки, где простой рельеф, дна, ламинарный поток, отсутствуют резкие температурные перепады траектории движения как проходных, так и туводных рыб удивительно однообразны. Так, для некоторых участков реки Волги среднее значение коэффициента корреляции между трассами движения осетров было равно 0,9. Траектории движения кубанской севрюги не столь однотипны, как у осетров и семги (средний коэффициент корреляции — 0,75). Наибольшее число расхождений в траекториях движения рыб отмечается в приплотинных участках гидротехнических сооружений, где имеются резкие перепады глубин, сложные и нестабильные гидрологические условия, а также обнаруживается большое количество неестественных для рыб помех.

При наличии связей между количественными показателями поведения рыб (направлением, скоростью движения) и характеристиками

внешней среды возникает задача описания этой связи. Однако, при этом большое значение имеет фаза жизненного цикла рыб. А. Г. Поддубный (1971) у осетра, например, выделяет 4 фазы:

1. Речной период жизни молоди и скат ее в море;
2. Период интенсивного роста и созревание в морских условиях высокой обеспеченности пищей;
3. Фаза возвращения созревших или близких к созреванию особей из моря в реку для размножения;
4. Фаза обратного посленерестового ската в море для восстановления энергетического потенциала и повторного созревания.

На первой фазе после выхода из икры и в процессе ската в море молодь осетра обладает в основном пассивным типом движения по течению, т. е. преобладающее значение из всех факторов внешней среды на направление миграции в данном случае оказывает течение.

На второй фазе жизненного цикла по мере роста и проявления потребности в активных перемещениях происходит развитие способности ориентации, дальнейший учет в выборе направления движения факторов внешней среды (течение, рельеф дна, электромагнитное поле, звуки и др.) и, прежде всего, способности к определению азимута по солнцу-компасу (Поддубный, 1971).

К третьей фазе жизненного цикла способность к ориентации можно считать достаточно сформированной. Для осетра, впрочем, как и для большинства видов рыб, наиболее общим и непротиворечивым является предположение о наличии у него ряда способов ориентации. Наличие в гидросфере различных информационных полей позволяет сделать вывод, что при ориентации рыба может одновременно использовать комплекс ориентиров. Изменением значимости факторов можно объяснить и противоречия в литературных данных, возникающих при попытках установить основные ориентиры.

В целом же анализ результатов телеметрических работ и литературных данных позволяет сделать вывод о наличии стохастичности в ориентации и движении мигрантов на фоне общих закономерностей. Эта точка зрения является обобщающей, так как она учитывает как общие тенденции в поведении мигрантов, так и отклонения от них. Используемая нами статистическая трактовка ориентации рыб при миграциях не противопоставляется «детерминистскому» подходу, а является его дополнением, позволяющим анализировать поведение рыб с учетом присущих ему элементов случайности. Местоположение рыбы в момент t определяется вектором:

$$\vec{R}(t) = \vec{i} X(t) + \vec{j} Y(t) + \vec{k} Z(t),$$

проведенным к ней в этот момент из начала координат. Здесь $\vec{i}, \vec{j}, \vec{k}$ — единичные вектора этой системы координат, а $X(t), Y(t), Z(t)$ — проекции вектора $\vec{R}(t)$ на оси OX, OY и OZ (рис. 23).

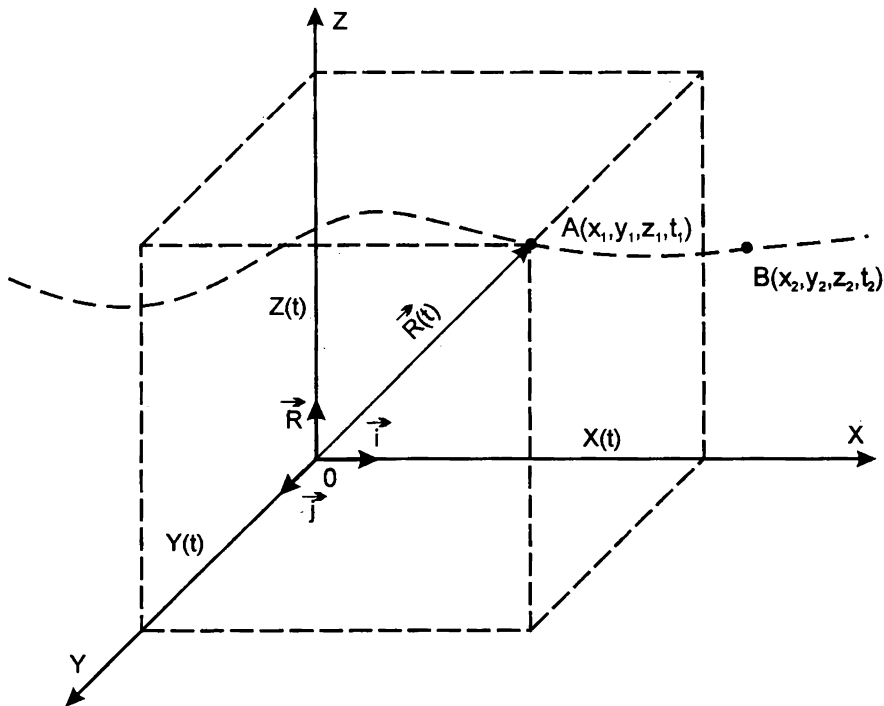


Рис. 23. Определение местоположения рыбы в прямоугольной системе координат (объяснения см. в тексте)

При наличии статистической устойчивости $A(t)$ удобно рассматривать как случайную вектор-функцию, которая выражается через одномерные случайные функции. Описание элементов двигательного поведения мигрирующих рыб сводится к описанию этих случайных функций и их производных — проекций скорости и ускорения (табл. 37).

Таблица 37

Основные кинематические показатели движения рыб

Показатель / Тип показателя	Координата	Скорость	Ускорение
Абсолютный	$\vec{R}(t)$	$\frac{\vec{R}_2 - \vec{R}_1}{\theta}$	$\frac{\vec{R}_1 - 2\vec{R}_2 + \vec{R}_3}{\theta^2}$
Относительный	-	$\frac{\vec{R}_2 - \vec{R}_1}{\theta \cdot l}$	$\frac{\vec{R}_1 - 2\vec{R}_2 + \vec{R}_3}{\theta^2 \cdot l}$

4.2. АНАЛИЗ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Одна из важнейших характеристик поведения рыб — распределение их двигательной активности на протяжении суток — так называемая суточная периодика двигательной активности.

Считается, что распределение периодов активности и покоя служит важной характеристикой состояния и возбуждения и торможения в центральной нервной системе, выражением уже выработанного на протяжении прошлого индивидуального опыта или врожденного жизненного цикла. При этом подчеркивается, что только двигательная активность животных в природе позволяет сопоставить ее с другими формами деятельности или с изменениями физиологического состояния. В связи с этим большой интерес представляет анализ двигательной активности рыб по данным дистанционных наблюдений (Поддубный, 1971).

Выявлено, что скорость движения рыб варьирует в больших пределах: у осетров и севрюги от 5 до 100 м/мин, у семги от 3 до 180 м/мин. За сутки даже в наиболее благоприятных для ориентации участков водоема рыба проходит относительно небольшое расстояние (осетр — 24—36 км, севрюга — 10—12 км; семга — до 60 км, лещ и щука — 5—8 км). Составляющая же скорости движения вдоль реки значительно ниже фактической скорости, так у осетров она равна 4,9 м/мин для самок и 6,3 м/мин для самцов, в среднем для вида 5,2 м/мин. Обращают на себя внимание различие непродуктивного пути у самок и самцов. Кроме того, самцы начинают прерванное движение быстрее самок и быстрее находят выход из сложных для ориентации условий. Скорости движения проходных рыб в 1,5—2 раза больше, чем туводных.

В течение суток двигательная активность мигрирующих производителей неодинакова. Обнаружено, что существует определенная суточная ритмичность, специфичная для каждого вида, которая претерпевает существенные изменения при прохождении рыбой участков с резко изменчивыми, нестандартно повторяющимися или ранее не встречавшимися сочетаниями элементов среды. В общем, ритмика двигательной активности исследованных нами рыб совпадает с ходом освещенности: максимальная активность приходится на утренние и вечерние перепады освещенности. Сезонные изменения суточного хода освещенности вызывают изменения ритмики активности.

С вероятностной точки зрения двигательную активность рыб также можно интерпретировать как стохастический, полиритмический процесс со скрытой периодичностью. При этом параметры периодичности имеют определенный экологический смысл.

4.3. ВЕРОЯТНОСТНЫЕ МОДЕЛИ МИГРАЦИЙ

Количественный анализ регистрируемых элементов поведения рыб имеет большое значение в связи с потребностью рыбного хозяйства в получении более объективной информации о миграциях рыб, а также способствует дальнейшему выяснению общих принципов ориентации и навигации животных. Разработка математических моделей, описывающих движение рыб, имеет не только теоретические значения для экологии рыб, но и громадное практическое, так как при наличии достаточно точных математических моделей может быть разработана и более рациональная и экономически эффективная система промысла. Для вероятностного описания движения рыб на определенной фазе их жизненного цикла нами использовался аппарат марковских процессов.

При этом предполагалось, что комплекс биотических и абиотических факторов на данной фазе жизненного цикла вероятностно определяет положение рыбы следующим образом: величина вероятности перемещения из зоны точки $A(x_1, y_1, z_1, t_1)$ в зону точки $B(x_2, y_2, z_2, t_2)$ определяется комплексом факторов зоны точки A (рис. 23). Этими факторами могут быть, например, наличие или отсутствие пищи, хищников, особей рыб того или иного вида, а также астро- и звукоориентиры, обонятельные стимулы, ориентиры электромагнитного характера, гравитационные поверхностные волны, характер течений, температура воды, рельеф дна и т. д.

Данное предположение ввиду вероятностного подхода к учету действия комплекса всевозможных факторов наиболее приемлемо при нерестовой миграции, когда способность рыб к ориентации можно считать достаточно сформированной (Поддубный, 1971).

Еще более глубокий подход к анализу миграций возможен при учете нескольких предшествующих точек, когда используется аппарат сложных марковских процессов. Для простых марковских процессов при рассмотрении проекции движения на ось Ox плотность вероятности $f(x, t)$ удовлетворяет интегральному уравнению:

$$f(x_0, x, t + t^1) = \int f(x_0, x^1, t) f(x^1, x, t) dx^1 \quad (4.3.1)$$

где интегрирование производится во всей доступной для рыбы области значений x^1 . Смысл уравнения (4.3.1) следующий: переход из положения x_0 в положение x за время t может быть осуществлен путем перехода сначала любому доступному x^1 за время t и затем к x за время t^1 . Из уравнения (4.3.1) можно получить параболическое дифференциальное уравнение Эйнштейна-Фоккера-Планка (Колмогоров, 1938):

$$\frac{\partial f}{\partial t} = - \frac{\partial (K_1 f)}{\partial x} + K_2 \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} \quad (4.3.2)$$

где K_1 имеет смысл проекции скорости упорядоченного движения по оси OX , а K_2 — так называемый коэффициент диффузии, характеризует подвижность неупорядоченного движения вдоль оси OX . Можно показать справедливость соотношений:

$$(x - x_0)^2 = K_1 t^2 + 2K_2 t \quad (4.3.3)$$

откуда при вычисленном K_1 легко находится K_2 .

Заметим, что величина коэффициентов K_1 и K_2 зависит как от особенности биологии вида, так и от экологической ситуации. Для рыб с близкими биологическими показателями они могут служить объективными числовыми критериями сложности экологической ситуации.

С помощью уравнения (4.3.2) описывается марковский процесс преимущественного движения с переменной в общем случае скоростью K_1 в направлении OX , на которые накладывается некоторое неупорядоченное движение, характеризуемое коэффициентом K_2 .

Анализ результатов экспериментов с одновременным выпуском группы из 30 меченых осетров за пределами приплотинного участка Волгоградского водохранилища (Поддубный, 1971) выявил соответствие решения (4.3.2) с результатами эксперимента. Ввиду трудностей решения аналогичных уравнений со сложными граничными условиями по OY и OZ для распределений по этим осям сделана статистическая оценка. Далее для 40 осетров, выпущенных из рыбохода в разное время суток, построены экспериментальные кривые распределения (под t здесь понимается время движения рыбы после ее выпуска из рыбохода). При вычисленных K_1 и K_2 для этого случая уравнение качественно верно и количественно достаточно точно описывает движение рыб вдоль реки.

Рассмотрим более общий случай движения рыб в трехмерном пространстве. Пусть рыба при миграции совершает последовательные перемещения $\vec{r}_1, \vec{r}_2, \dots, \vec{r}_i$, причем абсолютная величина и направление каждого перемещения независимы от предыдущих, но вероятность того, что перемещение лежит между \vec{r}_i и $\vec{r}_i d\vec{r}_i$ подчинена функции распределения $f(\vec{r}_i)$:

$$f(x_i, y_i, z_i) dx_i dy_i dz_i = f_i d\vec{r}_i \quad (i = 1, 2, \dots, N) \quad (4.3.4)$$

При этом положение рыбы после N перемещений определяется выражением $\vec{R} = \sum_{i=1}^N \vec{r}_i$.

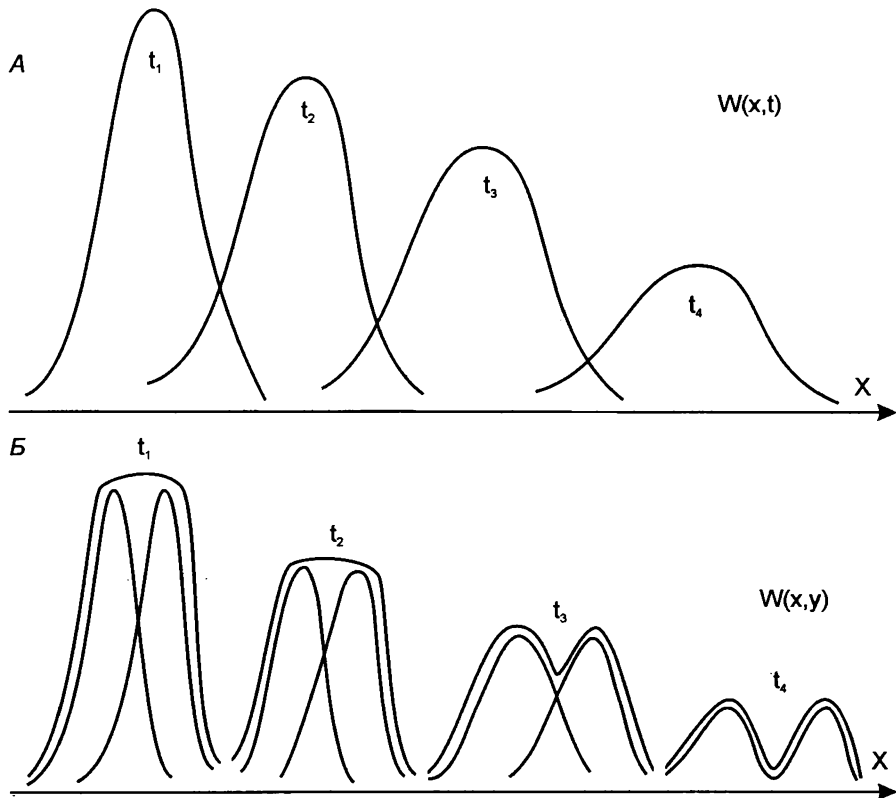


Рис. 24. Решение уравнения Эйнштейна — Фоккера — Планка; по оси ординат: $W(x, t)$ — плотность вероятности распределения рыб; по оси абсцисс: расстояние, км

Найдем вероятность того, что после N перемещений рыба находится в интервале между \vec{R} и $\vec{R} + d\vec{R}$, т. е. ищем

$$W_N(\vec{R}) d\vec{R}.$$

Для решения этой задачи воспользуемся методом А. А. Макарова. Пусть

$$\varphi_j = (\varphi_j^1, \varphi_j^2, \dots, \varphi_j^n) (j = 1, 2, \dots, N) \quad (4.3.5)$$

означают N векторов n измерений, компоненты каждого вектора являются функциями S координат:

$$\varphi_j^K = \varphi_j^K(q_j^1, q_j^2, \dots, q_j^S) (K = 1, 2, \dots, s) \quad (4.3.6)$$

Вероятность того, что q_j^i находится внутри области

$$q_j^1, q_j^1 + dq_j^1, q_j^2, q_j^2 + dq_j^2 \dots q_j^S, q_j^S + dq_j^S \quad (j=1, 2 \dots N) \quad (4.3.7)$$

дается выражением:

$$f_j(q_j^1 \dots q_j^S) dq_j^1 \dots dq_j^S = f_j(\bar{q}_j) d\bar{q}_j. \quad (4.3.8)$$

Пусть далее $\vec{\Phi} = (\Phi^1 \Phi^2 \dots \Phi^n)$.

Обозначая искомую вероятность через

$$W_N(\vec{\Phi}_0) d\vec{\Phi}_0$$

получим:

$$W_N(\vec{\Phi}_0) d\vec{\Phi}_0 = \iiint_{\Omega} \dots \prod_{j=1}^N \{f_j(\bar{q}_j) d\bar{q}_j\} \quad (4.3.9)$$

Преобразуя это выражение, получим для трехмерного случая:

$$W_N(\bar{R}) = \frac{1}{8\pi^3} \int_{-\infty}^{\infty} \int \int \exp(-i\bar{\rho}\bar{R}) A_N(\bar{\rho}) d\bar{\rho}, \quad (4.3.10)$$

где

$$A_N(\bar{\rho}) = \prod_{j=1}^N \int \int_{-\infty}^{+\infty} f_j(\bar{r}_j) \exp(i\bar{\rho}r_j) d\bar{r}_j \quad (4.3.11)$$

Для двухмерного случая:

$$W_N(\bar{R}) = \frac{1}{4\pi^2} \int \int_{-\infty}^{\infty} \exp(i\bar{\rho}\bar{R}) A_N(\bar{\rho}) d\bar{\rho} \quad (4.3.12)$$

Выражения (4.3.10), (4.3.12) представляют собой вероятность нахождения рыбы при перемещении. При этом большим преимуществом является независимость пределов интегрирования от переменного интегрирования.

Естественно, что определенная форма, которую принимает $W_N(\bar{R})$ зависит от предположений, делаемых относительно $f_j(\bar{r}_j)$. Рассмотрим некоторые частные случаи $f_j(\bar{r}_j)$.

А. Распределение Гаусса для перемещений \bar{r}_j .

Среди различных законов распределения особое место принадлежит нормальному закону т. к. он часто встречается при изучении природных явлений, кроме того существует много распределений,

с точностью до ошибок опыта или неполноты их оценки по малой выборке можно считать совпадающими с нормальным распределением.

Допустим, что

$$f_j = \left(\frac{a^2}{l_j^2 \pi} \right)^{3/2} \exp \left(- \frac{a^2 |\bar{r}_j|^2}{l_j^2} \right), \quad a^2 > 0. \quad (4.3.13)$$

При малых значениях N рассмотрим движение в трехмерном пространстве. В этом случае

$$W_N(\bar{R}) = \left(\frac{a^2}{\pi N l_{\text{cp}}^2} \right)^{3/2} \exp \left(- \frac{a^2 |\bar{R}|}{N l_{\text{cp}}^2} \right). \quad (4.3.14)$$

Если $N \gg 1$, то вертикальное перемещение рыб мало по сравнению с горизонтальным и миграции рыб можно описывать в двухмерном пространстве:

$$W_N(\bar{R}) = \frac{a^2}{\pi N l_{\text{cp}}^2} \exp \left(- \frac{a^2 |\bar{R}|^2}{N l_{\text{cp}}^2} \right). \quad (4.3.15)$$

Б. Каждое перемещение имеет постоянную длину, но случайное направление.

Пусть $l_j = l = \text{const}$.

Можно показать, что в этом случае:

$$W_N(\bar{\rho}) = \frac{1}{2\pi^2 |\bar{R}|} \int_0^\infty \sin \left(|\bar{\rho}| |\bar{R}| \left\{ \frac{\sin |\bar{\rho}| l}{|\bar{\rho}| l} \right\}^N \right) |\bar{\rho}| d|\bar{\rho}|. \quad (4.3.16)$$

При $N = 3$, например, имеем:

$$W_3(\bar{R}) = \begin{cases} \frac{1}{8\pi l^3} & (0 < |\bar{R}| < l) \\ \frac{1}{16\pi l^3 |\bar{R}|} & (3l - |\bar{R}|) (l < |\bar{R}| < 3l). \end{cases} \quad (4.3.17)$$

Если же $N \gg 1$, то для трехмерного пространства:

$$W(\bar{R}) = \frac{1}{(2\pi N l^{2/3})^{3/2}} \exp \left(-3 |\bar{R}|^2 / 2 N l^2 \right). \quad (4.3.18)$$

Рассматривая миграцию рыб в двухмерном пространстве, получим:

$$W(\bar{R}) = \frac{3}{2\pi Nl^2} \exp\left(-3|\bar{R}|^2 / 2Nl^2\right). \quad (4.3.19)$$

Проанализируем полученные результаты для случая $N \gg 1$, пользуясь сведениями о миграции лососей в море. При этом предполагается, что чувство обоняния мигрирующего лосося является надежным ориентиром, когда она находится вблизи родной реки. Считается, что лосось узнает направление движения к родной реке, если он попадает в результате миграции в море в полуокружность радиуса 100 миль с центром в устье реки.

Данные Международной Северо-Тихоокеанской рыбной комиссии, показывают, что миграция половозрелого лосося (горбуши) по направлению к острову Кадьяк из мест нагула заняла 175 суток. Такого же порядка время морских миграций и других видов лососей.

Зарегистрирована скорость движения лососей от 47 миль/сутки до 12 миль/сутки для кеты, а в среднем для лососей порядка 20 миль/сутки (Johnson, 1960; Neave, 1964). Таким образом, при миграции в море лосось проходит путь порядка 3500 миль при расстоянии 1200 миль от зоны кормления до устья реки.

Анализ результатов показывает, что для функции «а» и «б» вероятность возврата лососей к устью родной реки при $|\bar{R}| \approx 1000$ миль ничтожно, т. е. вряд ли функцию $f_j(\bar{r}_j)$ можно описывать такими функциями на всем пути миграции или некотором большом участке ее. Она может достигать наблюдающихся в опыте по мечению величин при меньшем $|\bar{R}|$ (порядка 200 миль) и учете влияния берега на возраст рыб (увеличение $\Delta\bar{R}$ за счет прибрежной зоны).

По видимому, на некотором участке миграции возможно описание навигации рыб, используя в качестве функции распределение перемещений несмещенную (по OX, OY) Гауссовскую кривую (рис. 24).

При расстояниях около 1 000 миль большую вероятность возврата можно получить, взяв более общий вид Гауссовской кривой:

$$W(\bar{R}) = \frac{a^2}{\pi Nl_{cp}^2} e^{-\frac{a^2}{Nl_{cp}^2}(y-y_0)^2} e^{-\frac{a^2}{Nl_{cp}^2}(x-x_0)^2}$$

Вероятность попадания рыбы в этом случае в прямоугольник $(\Delta\bar{R}) = \Delta X \Delta Y = 150 \times 100$ миль² (равновеликий полуокружности) при $|\bar{R}| = 1200$, $N = 3600$, $l = 1$, $y_0 = 1250$, $x_0 = 0$, при $a^2 = 1/2$ равна 0,46, при $a^2 = 3/2$ она равна уже 0,8. Таким образом при некотором a^2 ($\approx 0,5$)

результаты расчетов для этих условий сравнимы с известными данными по возврату лососей к устью родной реки, т. е. можно допустить, что некоторая форма случайного поиска, имеющая тенденцию генерального движения к зоне нереста, подобную этой, может достаточно хорошо описать ориентацию рыб при миграциях.

На основании пятилетних данных Нижне-Тулومского рыбохода нами (совместно с Л. К. Малининым) была сделана попытка выявить статистическим путем степень влияния работы Нижне-Тулумской ГЭС на заход семги. Эта задача в значительной степени осложняется тем, что подсчет рыб в рыбоходе производится не на входе, а при входе в верхний бьеф, т. е. производится подсчет рыбы, уже прошедшей рыбоход. Время прохождения рыб по нему, как показывают наблюдения, варьирует в весьма широких пределах — от нескольких часов до нескольких суток. По этому при изучении связи между количеством рыбы, зашедшей в течение суток в ловушку рыбохода (1-й ряд), и энергией, вырабатываемой отдельными агрегатами за сутки (2—5-й ряд), а также общесуточным сбросом воды через все агрегаты (6-й ряд) был сделан сдвиг на 0, 1, 2, 3 суток.

Вычислена взаимная корреляция между первыми и остальными рядами по формуле :

$$Kx_i y_i = \frac{\sum_{i=1}^{n-\tau} (x_i - m_x)(y_{i+\tau} - m_y)}{\sigma_x \sigma_y (n - \tau)},$$

где $Kx_i y_i$ — коэффициент корреляции между рядами x_i и y_i , n — число членов ряда (90—120), τ — сдвиг между рядами, равный 0, 1, 2, 3 суткам, m_x и m_y — математические ожидания анализируемых рядов, которые вычисляются следующим образом:

$$m_x = \frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} x_i; \quad m_y = \frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} y_{i+\tau}$$

σ_x, σ_y — среднеквадратические отклонения исследуемых рядов, равные соответственно:

$$\sigma_x = \sqrt{\frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} (x_i - m_x)^2}; \quad \sigma_y = \sqrt{\frac{1}{n - \tau} \sum_{i=1}^{n-\tau} (y_{i+\tau} - m_y)^2}.$$

В качестве примера представлены результаты вычисления взаимной корреляции между числом рыб, зашедших в ловушку, и су-

точными энергиями 4 агрегатов (K_{12} — K_{15}), а также общим сбросом воды (K_{16}).

Сдвиг	K_{12}	K_{13}	K_{14}	K_{15}	K_{16}
0	—0,40	—0,20	—0,24	—0,42	—0,42
1	—0,31	—0,22	—0,46	—0,41	—0,41
2	—0,33	—0,27	—0,16	—0,40	—0,46
3	—0,24	—0,34	—0,20	—0,45	—0,46

Видно, что в большинстве случаев имеется небольшая, но достаточно верная связь между количеством прошедшей рыбоход семги и работой отдельных агрегатов ГЭС, количеством рыбы и общесуточным объемом сброса воды ($P < 0,01$).

Все коэффициенты корреляции имеют отрицательный знак. В связи с этим при существующих режимах работы ГЭС увеличение объема сброса воды через любой из агрегатов вызывает в среднем уменьшение числа рыб, заходящих в рыбоход и наоборот.

Смысл этой связи, на наш взгляд, объясняется тем, что увеличение сброса воды через любой агрегат приводит к увеличению скорости потока, т. е. семге трудно сопротивляться встречному потоку, и поэтому большой ее процент скатывается вниз.

Особенно это заметно при одновременной работе всех аргументов. С уменьшением количества рыб, находящихся под плотиной, уменьшается и вероятность захода рыб в рыбоход, который находится непосредственно в приплотинной зоне. В выше приведенных вычислениях учитывались только абсолютные показатели захода рыб. Различий между влиянием работы отдельных агрегатов ГЭС на количество рыбы, заходящей в ловушку, не обнаруживается.

Далее сделана попытка проведения статистической обработки данных с учетом неравномерности подхода рыб под плотину, т. е. с выделением относительного показателя захода рыб. В распределении числа рыб, зашедших в ловушку $X(t)$, можно выделить 2 компоненты.

$$X_1(t) = X_1(t) + X_2(t).$$

Первая компонента — $X_1(t)$ — отражает общую тенденцию изменения количества заходов рыб в ловушку за время нерестовой миграции и вычисляется путем скользящего осреднения многолетних данных работы рыбохода. Безусловно, что величина $X_1(t)$ обусловлена численностью рыб, находящихся под плотиной, и в значительной степени отражает это распределение. Вторая компонента — $X_2(t)$ —

характеризует отклонение от общей тенденции и зависит от различных факторов, в том числе и от режима работы ГЭС. Она служит относительным показателем влияния этих факторов и не зависит от численности рыб, находящихся под плотиной. Для анализа статистической связи второй компоненты с режимом работы ГЭС рассчитывался множественный коэффициент корреляции по формуле:

$$R = \sqrt{1 - \frac{\omega}{\omega_{11}}},$$

где ω — определитель матрицы парных коэффициентов корреляции, ω_{11} — минор $n - 1$ порядка.

Величина множественного коэффициента всегда заключается между 0—1. Если исследуемая величина не находится в линейной корреляционной связи с учитываемыми факторами или эта связь мала, то значение R равно нулю или близко к нему. Если же эта величина находится в сильной корреляционной зависимости с учитываемыми факторами, то значение R близко к 1,

В нашем случае множественный коэффициент корреляции — мера тесноты связи нерегулярной компоненты числа рыб, зашедших в рыбоход, с режимом работы турбин, т. е. его значение определяет влияние режима ГЭС. В большинстве случаев он достаточно велик ($R > 0,77$). Это говорит о том, что режим работы ГЭС оказывает наиболее значительное влияние на заход рыб в рыбоход по сравнению с другими факторами, например с облачностью, температурой воды и т. д.

Таким образом, вероятностное описание миграций рыб позволяет описать наряду с основной тенденцией движения рыб и отклонения от нее, также оценить связь между элементами двигательного поведения и факторами среды.

СТАТИСТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ

5.1. ВЕРОЯТНОСТНОЕ ОПИСАНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Любая популяция организмов, в частности рыб, обменивается с окружающей средой веществом, энергией и информацией, т. е. представляет собой открытую систему, имеющую ряд параметров — численность, соотношение полов, число возрастных групп и т. д. Каждый из параметров изменяется во времени под воздействием комплекса факторов внешней и внутренней среды. Наряду с общими закономерностями, существенное свойство этих вариаций — разнообразие, возможность неоднозначного протекания исследуемых процессов. Однако в большинстве случаев есть основание считать, что изменениям параметров свойственна статистическая устойчивость. Поэтому популяция должна рассматриваться как сложная стохастическая система с учетом возможности многих состояний, каждое из которых может характеризоваться совокупностью параметров, выражающих основные свойства системы в фиксированный момент времени.

Важнейшее понятие общей системы — понятие структуры. В экологии оно, как правило, является многоплановым, характеризующим не одну, а несколько сторон явления или системы. При исследовании сообщества А. П. Левич (1980), например, выделяет видовую, трофическую, пространственную, возрастную, половую, социальную, размерную, надвидовую и информационную структуры.

Степень изученности состояния популяции зависит от полноты информации, вовлеченной в анализ, и репрезентативности избранных показателей. Представляет интерес обсуждение некоторых параметров с позиции их информативности о состоянии популяции. Бивертон и Холт (1969) описывали состояние популяции, опираясь на ее численность. Численность — важнейший признак, однако в ряде случаев она не дает достаточно полного представления о рассматриваемой системе.

В работе А. К. Прица (1974) предлагается для характеристики состояния популяции ввести энтропию

$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \log_2 P_i.$$

Здесь P_i выражает вклад каждой возрастной группы в общую численность. Максимальное значение энтропии достигает, когда все вероятности равны друг другу, т. е. $p_1 = p_2 = \dots = p_n = 1/n$. В этом случае численность всех возрастных групп одинакова. Энтропия равна нулю, если одно из значений $p_i = 1$, т. е. имеется только одна возрастная группа. Увеличение энтропии в каком-либо году по сравнению с предыдущим говорит о том, что либо в течение прошлых лет уменьшалось пополнение, либо некоторые из них были совершенно неурожайными. Уменьшение энтропии свидетельствует либо о возрастании пополнения в предыдущие годы, либо о наличии в прошлом достаточно урожайных лет.

При выделении состояний, в которых находятся группы особей популяции, можно использовать не один (возраст), а целый ряд признаков (пол, возраст, показатели роста — длина тела, масса рыбы и т. д.). Чем больше признаков принимается во внимание, тем полнее можно получить представление о состоянии системы. Однако с увеличением числа учитываемых показателей резко возрастает трудоемкость исследования. Кроме того, при относительно небольшом исходном узле разбиение на многочисленные группы может обусловить недостаточное число особей — нерепрезентативную выборку в отдельных группах. Разрешение этого противоречия заключается в оптимальном выборе биологических показателей.

Массовый биологический анализ рыб, проведенный нами, предполагает определение пола, длины, веса, жирности рыб наряду с другими показателями (содержимое кишечника, вес гонад и т. д.). Исходя из этих данных, в настоящее время наиболее приемлемо ограничение «дерева» возможных состояний популяции на уровне ростовых показателей (рис. 25). Указанные на этой части «дерева» (которые при наличии достаточно большой выборки можно расширить) параметры в обобщенной форме отражают многие сложные взаимоотношения между внешними и внутренними факторами популяции, дают возможность выделения относительно большого числа репрезентативных групп особей разного пола, возраста, длины для вычисления энтропии.

Учитывая сложность изучения всех типов структур сообщества, в дальнейшем мы в основном ограничимся анализом тех измерений, которые произошли в видовой и возрастной структурах популяции рыб.

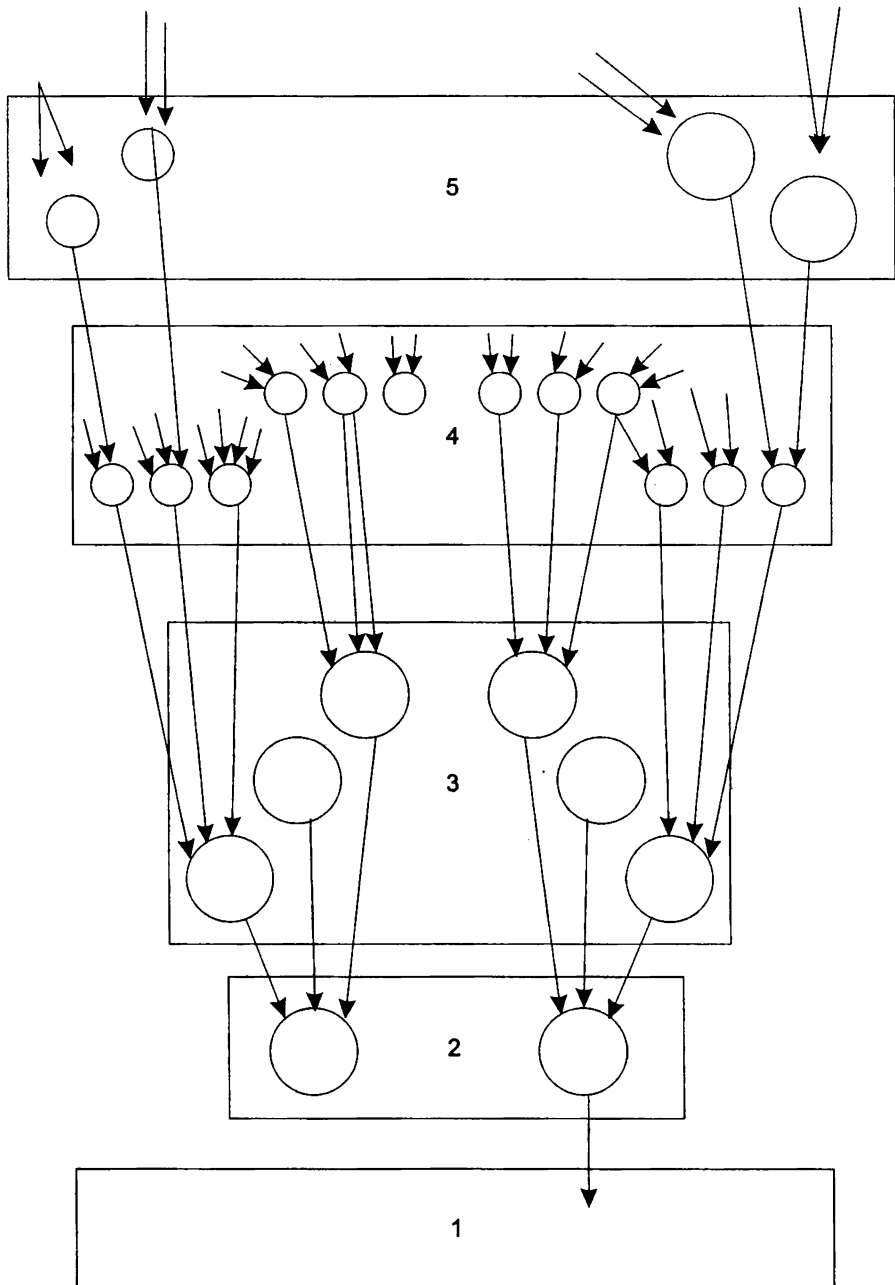


Рис. 25. «Дерево» связей параметров популяции рыб:

1 — улов, характеризующий популяцию; 2 — соотношение полов в улове; 3 — возрастная структура улова; 4 — линейная; 5 — весовая структура улова

5.2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНФОРМАЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПРИ АНАЛИЗЕ ДИНАМИКИ УЛОВОВ РЫБ В ФОРМИРУЮЩИХСЯ ЭКОСИСТЕМАХ

По мере усиления антропогенного воздействия на экосистемы многих водоемов в них наблюдается нарушения экологического равновесия, что приводит к резким изменениям соотношения численности отдельных видов рыб, вплоть до полного исчезновения одних и доминирования прежде малочисленных или акклиматизированных видов. Такие экосистемы относятся обычно к формирующимся. Это прежде всего водохранилища, а также изолированные озерные системы, в которые были вселены новые виды рыб.

Нами рассмотрены две экосистемы — Рыбинского водохранилища, где довольно детально изучен процесс формирования ихтиофауны (Поддубный, 1971; Исаев, Карпова, 1990), и оз. Балхаш, в котором проведен большой комплекс акклиматизированных работ, в результате чего видовой состав ихтиофауны этого водоема качественно изменился, а число видов увеличилось от 13 до 34. Большинство исследователей (Поддубный, 1971; Odum, 1994) отмечают в основном три периода в формировании ихтиофауны водоемов, подверженных антропогенному воздействию.

Первый (I) период характеризуется, как правило, постепенным наращиванием численности большинства видов; второй (II) — резким увеличением численности доминирующих форм, в целом же этому периоду свойственно сильное увеличение общих уловов. Для третьего (III) периода характерно снижение общих уловов с последующей их стабилизацией на более низком уровне. В течение второго и третьего периодов обычно становятся малочисленными виды, плохо адаптированные к новым условиям, которые сложились либо в результате зарегулирования рек, либо в процессе массовой акклиматизации новых видов, занявших доминирующее положение в рыбной части сообщества. Подобная периодичность довольно условна. В оз. Балхаш, например, первый период длился до 1905 г., т. е. до тех пор пока в нем не появился первый случайный вселенец — сазан *Scirpinus carpio* L. В Рыбинском водохранилище этот период начался в 1941 г., когда была построена Рыбинская ГЭС. Второй период — почти совпадает для того и другого водоемов: для Рыбинского водохранилища это 1955—1965 гг., для оз. Балхаш — 1960—1970 гг. Третий, современный период (1970—1980) характеризуется некоторой стабилизацией уловов на более низком уровне в том и другом водоеме.

Представляет определенный интерес анализ изменений, происходящих в фаунистических комплексах рыб формирующихся экосистем,

о чем в определенной степени можно судить по уловам. Так, например, ихтиофауна волжских водохранилищ формировалась в основном за счет видов четырех фаунистических комплексов: бореального равнинного, понтического, пресноводного, амфибореального пресноводного и арктического пресноводного. Причем основное значение в водоемах всего волжского каскада имели первые два (Ильина, Гордеев, 1970). Начальный период формирования Рыбинского водохранилища характеризовался наибольшим развитием бореального равнинного фаунистического комплекса, представленного щукой *Esox lucius* L., карасем *Carassius carassius*, окунем *Perca fluviatilis* L., плотвой *Rutilus rutilus* (L) и другими видами (рис. 26). Затем значение этих видов постепенно снизилось, и доминирующими стали представители понтического комплекса (табл. 38) — лещ *Abramis brama* L., синец *Abramis bjoerkna* (L) и др.

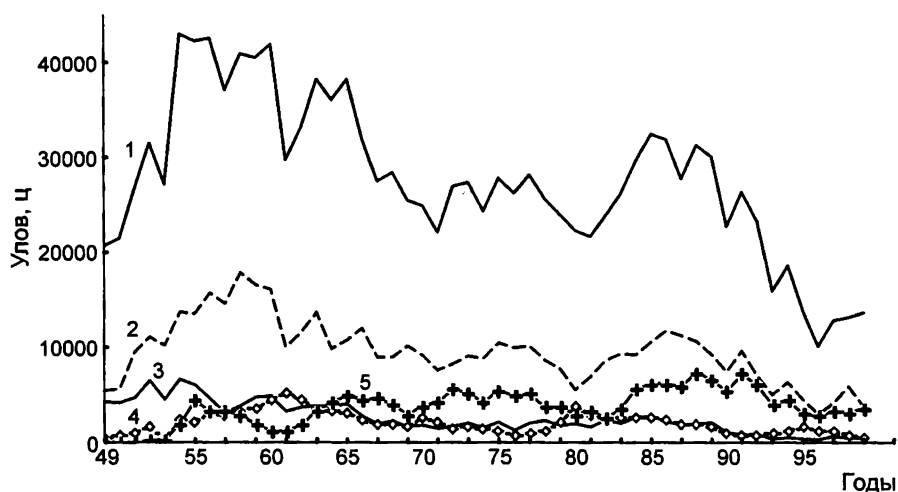


Рис. 26. Динамика промысловых уловов рыб в Рыбинском водохранилище:
1 — общий улов; 2 — лещ; 3 — щука; 4 — налим; 5 — синец

Фауна оз. Балхаш благодаря длительной изоляции формировалась в основном за счет представителей нагорно-азиатского фаунистического комплекса, в составе которого промысловое значение имели балхашский окунь *Perca schrenki* Kessler и балхашская маринка *Schizothorax argentatus* Kessler.

Виды амфибореального, понтического, бореального равнинного и китайского равнинного пресноводных фаунистических комплексов до случайной акклиматизации сазана в 1905 г. и интродукции серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch), леща и белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val) в Балхаше отсутствовали.

Состав промысловых уловов рыб разных фаунистических комплексов в Рыбинском водохранилище и оз. Балхаш, % к общему улову

Фаунистический комплекс	Водоем	Периоды формирования фауны		
		I	II	III
Бореальный равнинный	Рыбинское вод.	70,0	25,40	29,2
Понтический пресноводный	То же	20,8	56,80	58,10
Нагорно-азиатский	оз. Балхаш	100,0	20,50	0,24
Амфибореальный пресноводный	То же	Отсутствовал	78,30	37,20
Понтический пресноводный		То же	1,20	62,70
Китайский равнинный			0,01	0,02

Примечание. Данные по составу промысловых уловов в Рыбинском водохранилище заимствованы из статьи Н. А. Гордеева, Л. К. Ильиной (1970).

После проверки акклиматизационных работ, во время которых предпочтение было отдано представителям указанных выше фаунистических комплексов, в различные годы вселены судак, северокаспийская вобла *Rutilus rutilus caspicus* (Jak), шип *Acipenser nudi ventris* Lov., сом *Silurus glanis* L., жерех *Aspius aspius* (L), и другие виды. Формирование фауны водоема пошло по пути угнетения аборигенных видов нагорно-азиатского фаунистического комплекса (рис. 27).

На современном этапе развития фауны Балхаша (см. табл. 38) прослеживается процесс снижения численности первичных вселенцев, принадлежащих к амфибореальному пресноводному фаунистическому комплексу, особенно сазана, и доминирование в уловах представителей понтического пресноводного комплекса (согласно Г. В. Никольскому, 1974, судак отнесен к амфибореальному пресноводному фаунистическому комплексу).

Большой интерес представляет то обстоятельство, что в Рыбинском водохранилище и оз. Балхаш при совершенно различных условиях формирования ихтиофауны приблизительно за равный промежуток времени (1941—1978 гг.) и при наличии в том и другом водоеме представителей самых различных фаунистических групп преимущественное различие получили виды понтического пресноводного комплекса (табл. 38), что видимо, свидетельствует о более их высокой адаптивной способности и вариабельности.

Таким образом, изменения, происходящие в экосистемах, подверженных влиянию деятельности человека, носят длительный и сложный характер. Это, с одной стороны, представляет большой интерес для специалистов, занимающихся вопросами экологического прогнозирования.

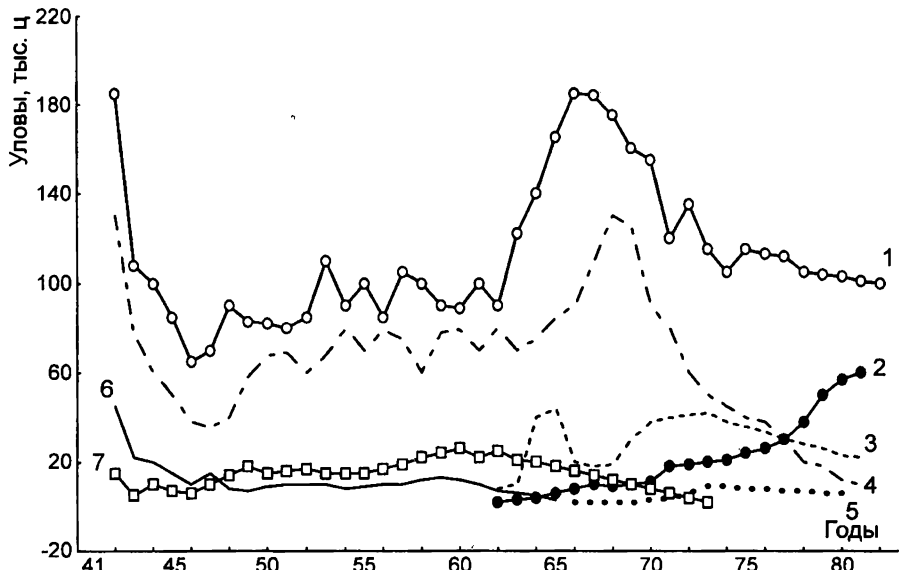


Рис. 27. Динамика уловов рыб в оз. Балхаш:

1 — общий улов; 2 — лещ; 3 — судак; 4 — сазан; 5 — сом; 6 — окунь; 7 — маринка

С другой стороны, изучение происходящих в сообществах рыб процессов вызывает необходимость применения при их анализе наряду с традиционным ихтиологическим описанием дополнительно математических методов и моделей.

Традиционный ихтиологический анализ динамики уловов предполагает оперирование списком видов с указанием доли каждого в общем улове. При большом числе видов это затруднительно, поскольку вызывает необходимость многофакторной оценки структуры уловов. Нами в качестве интегральных величин при изучении динамики промысловых уловов рыб в Рыбинском водохранилище и оз. Балхаш использованы информационные показатели (Шеннон, 1963; Гиляров, 1967; Шмальгаузен, 1968).

Важной характеристикой любой системы является ее сложность. Если система дискретна и принимает различные состояния, то количественной мерой ее сложности будет

$$H_m = \log_2 n. \quad (5.2.1)$$

Использование логарифма здесь связано, с одной стороны, с тем, что число состояний сложной системы может быть очень велико, с другой оно позволяет сделать количество вычисляемой информации более удобной аддитивной величиной (Хованов, 1972). При исследовании структуры сообщества рыб число состояний системы — это

число входящих в его состав видов, т. е. с увеличением сложности сообщества возрастает как логарифм этого числа.

Рассчитанные для уловов Рыбинского водохранилища непосредственно после зарегулирования Волги и для уловов оз. Балхаш до массовой акклиматизации показатели сложности ихтиоценоза равны соответственно 2,32 и 1,58 бит. Следовательно, уловы в Рыбинском водохранилище характеризуются большой сложностью. При этом если для Рыбинского водохранилища H_m за 7 лет возросла от 2,3 до 6,3 бит и далее стабилизировалась, то H_m уловов в оз. Балхаш за 18 лет изменилась от 1,6 до 2,8 бит. Отметим, что структура сообщества рыб определяется не только его элементами, но и связями между ними. Более глубокий уровень анализа основан на более точном учете всех видов, входящих в состав сообщества рыб, а также на оценки взаимодействия между особями отдельных видов (учет числа попарных, тройных и т. д. связей).

В процессе формирования сообщества рыб в нем могут происходить существенные перестройки, связанные с изменением вклада различных видов в общую ихтиомассу даже при одном и том же числе видов, при постоянной сложности. Такие изменения отражаются энтропией (Шеннон, 1963), характеризующей неупорядоченность сообщества рыб и вычисляемой по формуле

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i, \quad (5.2.2)$$

где H — энтропия, n — число видов в сообществе рыб, p_i — доля i -го вида в общей ихтиомассе. При этом энтропия минимальна и равна 0, если сообщество состоит из одного вида. Если численность всех видов рыб в водоеме одинакова, то энтропия максимальна и численно равна сложности системы.

Расчет энтропии уловов рыб в анализируемых водоемах показал, что для нее в обоих случаях характерна общая тенденция: для Рыбинского водохранилища от 1,9 до 2,9 бит, а для оз. Балхаш от 1,0 до 2,1 бит (рис. 28, а), а затем — снижения, причем эта тенденция соответствует во времени изменению общих уловов. Среднее и максимальное значения энтропии уловов рыб в Рыбинском водохранилище значительно превышает соответствующие показатели для оз. Балхаш, что свидетельствует о большом числе видов, охваченных промыслом в первом водоеме, и более равномерном вкладе отдельных видов в общий улов. Отмечается также наличие колебаний разного рода в изменении энтропии обоих водоемов, что говорит о вариации вклада отдельных видов в общую ихтиомассу в процессе формирования экосистемы.

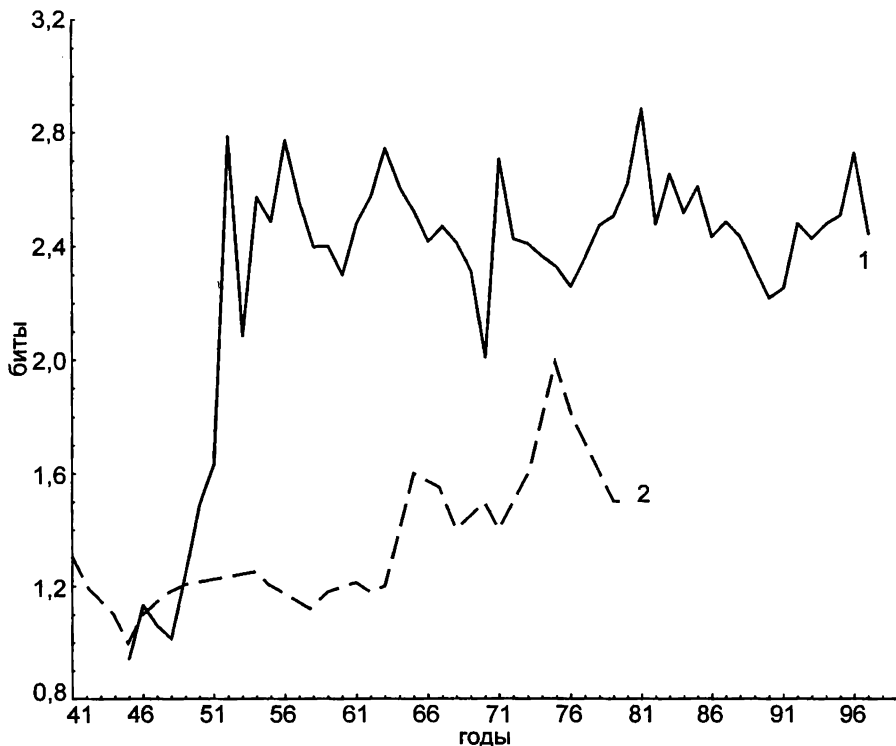


Рис. 28, а. Изменение индекса Шеннона показателей уловов рыб в Рыбинском водохранилище (1) и оз. Балхаш (2)

Таким образом, степень неравномерности вклада различных видов рыб в общую ихтиомассу характеризуется с помощью энтропии H , которая при равной доле всех видов равна H_m . Если же какое-то состояние системе предпочтительнее, т. е. численность отдельных видов рыб преобладает, то

$$H < H_m. \quad (5.2.3)$$

Мера уменьшения неопределенности в структуре сообщества и есть его организация:

$$\theta = H_m - H. \quad (5.2.4)$$

Энтропийная оценка уровня абсолютной организации сообщества вычислялась также по данным промысловых уловов. В общих случаях отмечается тенденция к увеличению абсолютной организации. Помимо этого, отмечаются колебания разного рода. Амплитуды колебаний θ для обоих водоемов (рис. 28, б) довольно велики (от 0,2 до 1,2 бит), что свидетельствует о резких изменениях вкладов отдельных видов рыб в общий улов.

Весьма примечательно, что показатель «абсолютная организация общего улова» зависит не только от того, какую долю в нем составляют различные водоемы, но и от числа видов, охваченных промыслом. В условиях, когда изменения в рыбной части сообщества затрагивают не только долю каждого вида, но и число видов в нем удобно использовать относительный показатель, который зависит только от вкладов различных видов в общий улов. Так, показатель, называемый относительной организацией системы, определяется по формуле (Ферстер, 1964).

$$R = 1 - H / H_m \quad (5.2.5)$$

Очевидно, что R изменяется от 0 до 1. Относительная организация равна 0, если все виды в равной степени представлены в улове. При увеличении доли какого-нибудь вида увеличивается и вероятность вылова именно этого вида рыб.

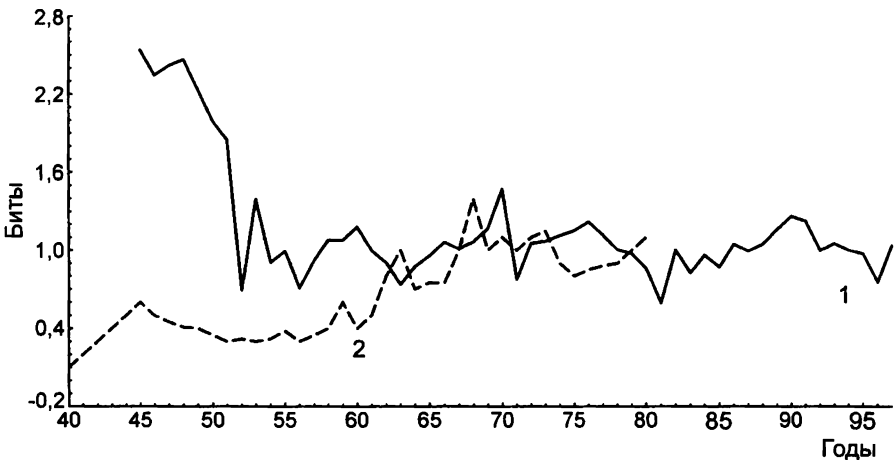


Рис. 28, б. Изменение относительной организации уловов рыб в Рыбинском водохранилище (1) и оз. Балхаш (2)

Амплитуда колебаний относительной организации уловов лежат примерно в одинаковых пределах — 0,15—0,45 (рис. 28, б), хотя в некоторые годы (с 1947 по 1951 г., с 1960 по 1973 г.) R уловов оз. Балхаш заметно больше, чем R уловов Рыбинского водохранилища, т. е. в эти годы в уловах рыб оз. Балхаш наблюдалось более сильное доминирование отдельных видов. Так, в 1967 г. R уловов оз. Балхаш составила 0,55, тогда как в этом же году R уловов Рыбинского водохранилища — только 0,27. Это объясняется тем, что в уловах оз. Балхаш резко преобладал один вид — сазан, доля которого достигала в этот год 75%. Доля леща, доминирующего в уловах Рыбинского водохранилища, составила 32%.

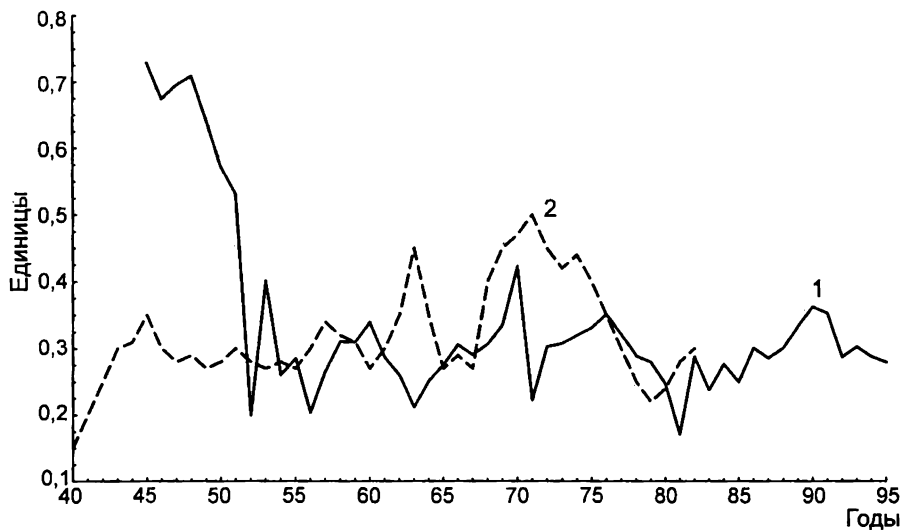


Рис. 28, в. Изменение относительной организации уловов рыб в Рыбинском водохранилище (1) и оз. Балхаш (2)

Интересно, что в годы резкого преобладания сазана в уловах оз. Балхаш колебания относительной организации уловов сазана очень схожи. Однако при слабовыраженном доминировании уловов отдельных видов эти кривые могут идти различным образом. В целом использование информационных показателей позволяет существенно дополнить традиционный ихтиологический анализ динамики уловов. Часто при сравнении долей отдельных видов в разных водоемах, особенно различающихся по видовому составу, возникают затруднения. Дополнительное использование информационных показателей позволило дать общую оценку степени неравномерности вклада отдельных видов в общий улов, количественно оценить структуру уловов Рыбинского водохранилища и оз. Балхаш, проанализировать их изменение в процессе формирования экосистем.

Естественно, что, используя только информационные показатели, не удастся описать многие аспекты формирования рыбной части сообщества. Например, важный вопрос при анализе экосистем — оценка их устойчивости. К настоящему времени широко распространено мнение, что чем сложнее, неоднороднее система, тем она устойчивее (см. обзор: Левич, 1976). Применительно к нашей задаче это представление означает, что чем большее число входит в состав их рыбной части сообщества, чем меньше различаются численности или биомассы этих видов, тем устойчивее, стабильнее рыбная часть сообщества.

Показано, однако, что положение в общем виде справедливо лишь для системы со слабым взаимодействием ее элементов (Grime, 1997). Если же элементы системы взаимодействуют, что, несомненно, наблюдается в рассматриваемых нами формирующихся экосистемах, то оценка устойчивости рыбной части сообщества с помощью информационных показателей может быть неудовлетворительной.

Следует также отметить, что, являясь усредненными характеристиками, информационные показатели не отражают некоторые черты рассматриваемых процессов. Поэтому при вероятностном описании изучаемых систем можно дополнительно использовать и другие методы статистического анализа.

5.3. ОЦЕНКА ТОЧНОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПЛОДОВИТОСТИ, УБЫЛИ И СМЕРТНОСТИ РЫБ

В настоящем параграфе на примере синца *Abramis ballerus* (L) Рыбинского водохранилища по материалам, любезно представленным старшим научным сотрудником ИБВВ РАН В. М. Володиным, нами произведена статистическая оценка точности определения плодовитости рыб. Материал по плодовитости собран в районе Борка. Его обработка производилась по общепринятой весовой методике (Анохина, 1969). Всего проанализировано 253 самки, в том числе в возрасте 6 лет — 40 экз., 7—19 экз., 8—30 экз., 9—85 экз., 10—63 экз., 11—5 экз., 12—5 экз., 13—6 экз. При биологическом анализе рыб измеряли длину по Смигу L , длину тела l , общий вес Q и вес порки q , необходимые для расчета различных показателей плодовитости.

Любой из способов выражения плодовитости можно рассматривать как функцию одной или нескольких переменных

$$Z = Z(y_1, y_2 \dots y_i \dots y_p). \quad (5.3.1)$$

Известны два метода оценки погрешности функций. Первый из них связан с вычислением функции по отдельным значениям аргументов, второй — с ее вычислением по усредненным значениям аргументов (Зайдель, 1974). По первому методу для определенной выборки определяется ряд значений Z_j ($j = 1 \div n$), находится его среднее значение Z , среднеквадратическое отклонение σ и возможная погрешность ΔZ с требуемой вероятностью. При распределении, близком к нормальному величина ΔZ определяется по формуле :

$$\Delta Z = t_{st} S_z = t_{st} \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad (5.3.2)$$

где S_z — ошибка репрезентативности, t_{st} — табличное значение коэффициента Стьюдента, определяемое для $n-1$ степеней свободы.

Используя критерий χ^2 К.Пирсона и λ А. Н. Колмогорова (Вентцель, 1998), находим, например, что при среднеквадратическом отклонении 7630 икринок, распределение абсолютной плодовитости у 63 самок синца в возрасте 10 лет с вероятностью не меньшей, чем 0,95 не отличается от нормального. Следовательно, ошибка репрезентативности среднего значения абсолютной плодовитости (36 650) рыб данного возраста составляет $S_z = \frac{\sigma_z}{\sqrt{n}} = 960$. Это означает, что истинная

величина плодовитости с вероятностью 0,68 находится в интервале от 35 690 до 37 610. Если необходимо найти границы доверительного интервала для большей вероятности, то как известно, величину ошибки репрезентативности следует умножить на соответствующий коэффициент Стьюдента. Для вероятности 0,95 величина абсолютной плодовитости рыб этой группы составит $36\,650 \pm 1\,920$ икринок.

При небольшом объеме выборки с повышением вероятности величина доверительного интервала увеличивается более резко. Так, для 5 самок синца в возрасте 11 лет абсолютная плодовитость с вероятностью 0,95 — 44350 ± 14050 , а с вероятностью 0,99 — 44350 ± 25460 икринок.

Вычисление статистических характеристик показателей плодовитости выявило, что для любого возраста наибольший коэффициент вариации имеет абсолютная плодовитость (табл. 39).

Вычисление погрешностей плодовитости позволяет использовать критерий Стьюдента для оценки достоверности их отличия и у разновозрастных особей. Например, абсолютная плодовитость самок синца в возрасте 5 и 6 лет различна с вероятностью не меньшей, чем 0,95, тогда как по имеющимся материалам разница в плодовитости самок в возрасте 11 и 12 лет не достоверна. Следует отметить, что для распределения, близкого к нормальному, при известной σ и задаваемой погрешности (Δ или δ) формула (5.3.2) в преобразованном виде:

$$n = \frac{t_{st}^2 \sigma^2}{\Delta^2} = \frac{t_{st}^2 \sigma^2}{\delta^2 z^2} \quad (5.3.3)$$

может быть использована для оценки необходимого объема выборки. Так, для определения абсолютной плодовитости r самок синца в возрасте 10 лет с погрешностью $\Delta \approx 3660$ (10%) с вероят-

ностью 0,95 для анализа необходимо взять $n = \frac{2^2 \cdot 7360^2}{3660^2} \approx 16$ а, с

$\Delta = 1830$ (5%) n должно составлять 65 самок. С уменьшением Δ или увеличением σ возрастает очень резко. Отметим, что увеличение среднеквадратического отклонения обычно наблюдается с возрастанием размеров рыб.

Определенные затруднения вызывает ситуация, когда заранее неизвестна степень однородности исследуемого материала. В таких случаях рекомендуется (Урбах, 1964) выполнить предварительное исследование для нахождения ориентировочного значения σ .

Иногда показатели плодovitости определяются не по индивидуальным параметрам отдельных особей, а по усредненным данным. В таком случае ΔZ может быть найдена по второму методу, как погрешность косвенных измерений. При некоррелированных ошибках аргументов для этой цели применяется формула:

$$\Delta Z = \left[\sum_{i=1}^n \left(\frac{\partial Z}{\partial y_i} \Delta y_i \right)^2 \right]^{1/2} \quad (5.3.4)$$

где Δy_i — погрешность исходной переменной y . Искомая ошибка находится после определения точности непосредственно у измеряемых величин. Например, рассматривая показатели популяционной относительной плодovitости (Иогензен, 1950), замечаем, что

$$\frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n Q_i} = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n r_i}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n Q_i} = \frac{\bar{r}}{\bar{Q}} \quad (5.3.5)$$

$$\frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n q_i} = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n r_i}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n q_i} = \frac{r}{q} \quad (5.3.6)$$

Применяя к (6.3.5), (6.3.6), формулу (6.3.4), получаем

$$\Delta \left(\frac{r}{Q} \right) = \frac{r}{Q} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q} \right)^2 \right]^{1/2} \quad (5.3.7)$$

$$\Delta \left(\frac{r}{q} \right) = \frac{r}{q} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{q} \right)^2 \right]^{1/2} \quad (5.3.8)$$

В частности для самок синца в возрасте 10 лет оба эти показателя с учетом ошибок их репрезентативности составляет $\frac{r}{Q} = 102,4 \pm 2,9$ икр./г, $\frac{r}{q} = 125,7 \pm 3,6$ икр./г. Аналогично, при известных ошибках аргументов можно получить косвенные погрешности и других показателей плодovitости (табл. 40). При небольших ошибках оба метода оценки, связанные с вычислением $Z(y_1, y_2, \dots, y_i, \dots, y_p)$ по отдельным или усредненным значениям аргументов, дают почти одинаковые результаты, и выбор метода в этом случае определяется практическими удобствами. Иногда вычисление по формуле косвенных ошибок бывает менее трудоемким. Кроме того, если результаты непосредственных измерений распределены по нормальному закону, то распределение показателей плодovitости в общем случае отличается от нормального, т. е. для определения доверительных интервалов при использовании первого метода часто необходима дополнительная операция нормализации, которую иногда можно избежать, пользуясь вторым способом.

Среди абсолютных и относительных показателей плодovitости можно предложить (с позиции кинематики) основные интервальные показатели изменения плодovitости (табл. 41). Аналогичный подход можно применить и к анализу изменения численности (табл. 42). При этом относительная скорость изменения численности поколения с точностью до знака совпадает с коэффициентом общей смертности (Баранов, 1918; Засосов, 1976). Абсолютное и относительное ускорение показывают как быстро происходит изменение, соответственно, абсолютной и относительной скорости изменения численности поколения.

Иногда под коэффициентом смертности понимается другая величина — $\varphi = \frac{n_1 - n_2}{n_1}$ (Тюрин, 1962, 1963), который Ф. И. Баранов, (1918) называл относительной годичной убылью. Можно показать, что с увеличением $\frac{n_1}{n_2}$ разность между этими коэффициентами возрастает (рис. 29), т. е. при использовании одного коэффициента вместо другого, систематическая погрешность может достигать значительных величин. Мы взяли на себя труд оценить, кроме того, среднеквадратические ошибки, позволяющие помимо средних значений указать и доверительные интервалы (табл. 43). Это дает возможность выявить переменные, обуславливающие основной вклад в общую погрешность, наметить пути уменьшения общих погрешностей, оценить достоверность различий между показателями в спорных случаях.

Величины плодovitости синца Рыбинского водохранилища (\bar{z}), их ошибки репрезентативности (m) и коэффициенты вариации ($v, \%$)

Способ Выражения плодovitости	Возраст, годы											
	6		7		8		9					
	$\bar{z} \pm m$	v	$\bar{z} \pm m$	v	$\bar{z} \pm m$	v	$\bar{z} \pm m$	v	$\bar{z} \pm m$	v	$\bar{z} \pm m$	v
r икринок	16940±900	33,7	21450±1270	25,8	2788±400	27,4	31570±690	20,2				
r/Q икринок/г	74±3,3	28,5	82,4±4	21,1	93,3±3,6	22,4	97,1±1,7	16,5				
r/q икринок/г	85,8±4,1	30,2	97,5±5,3	23,5	113,3±5,1	24,6	119,7±2,4	18,4				
r/IQ икринок/г, мм	0,297±0,013	27,9	0,323±0,015	20,6	0,348±0,014	22,3	0,353±0,006	15,9				
r/lq икринок/г, мм	0,345±0,016	29,5	0,381±0,02	23,2	0,422±0,018	24,4	0,453±0,008	17,8				
икринок	36650±960	20	44350±4390	22,1	42060±4240	22,6	52080±2230	10,65				
икринок/г	101,9±2,2	17,4	104,7±9,1	19,4	91,1±7,1	17,5	99,5±3,6	8,7				
икринок/г	125,7±3	19	131,7±12	20,4	112,2±9,9	19,8	124,2±4,1	8				
икринок/г, мм	0,358±0,008	17,1	0,353±0,031	19,7	0,298±0,024	18	0,312±0,012	9,8				
икринок	0,442±0,01	18,7	0,443±0,041	20,5	0,367±0,033	20,1	0,39±0,015	9,3				

**Статистические косвенные погрешности способов выражения
плодовитости рыб при классификации Б. Г. Иоганзена (1950, 1955)
и Л. Е. Анохиной (1969)**

Абсолютная (А) плодовитость	Погрешность абсолютной плодовитости
ИАП r (Левенгук, 1965)	Δr
ПАП $\sum_{i=1}^n r_i$ (Иоганзен, 1955)	$\sqrt{n} \Delta r$
ВАП rx (Мейснер, 1933)	$rx \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta x}{x}\right)^2}$
ИОП	
$\frac{r}{q}$ (Скориков, 1911)	$\frac{r}{q} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{q}\right)^2}$
$\frac{r}{Q-R}$ (Скориков, 1911)	$\frac{r}{(Q-R)^2} \sqrt{\frac{(Q-R)^2}{r^2} \Delta r^2 + \Delta Q^2 + \Delta R^2}$
$\frac{r}{Q}$ (Солдатов, 1915)	$\frac{r}{Q} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q}\right)^2}$
ПОП	
$\sum \frac{r}{Q}$ (Иоганзен, 1955)	$\sum \frac{r}{Q} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q}\right)^2}$
$\sum \frac{r}{q}$ (Иоганзен, 1955)	$\sum \frac{r}{q} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{q}\right)^2}$
ВОП	
$\frac{rx}{Q}$ (Иоганзен, 1950)	$\frac{rx}{Q} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta x}{x}\right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q}\right)^2}$
$\frac{rx}{q}$ (Иоганзен, 1950)	$\frac{rx}{q} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta x}{x}\right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{q}\right)^2}$

Показатель (П) плодовитости	Погрешность показателя плодовитости
ПИП	
$\frac{lQ}{r}$ (Бенинг, 1927)	$\frac{lQ}{r} \sqrt{\left(\frac{\Delta L}{L}\right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q}\right)^2 + \left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2}$
$\frac{(r-r_1)^2}{r} 100$ (Лукин, 1949)	$\frac{100}{r} \sqrt{\Delta r_1^2 + \left(\frac{r_1}{r} \Delta r\right)^2}$
$\frac{lQ}{r}$ (Иоганзен, 1950)	$\frac{lQ}{r} \sqrt{\left(\frac{\Delta l}{l}\right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q}\right)^2 + \left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2}$
$\frac{lq}{r}$ (Иоганзен, 1950)	$\frac{lq}{r} \sqrt{\left(\frac{\Delta l}{l}\right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{q}\right)^2 + \left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2}$
ППП	
$\frac{rs}{t}$ (Ивлев, 1953)	$\frac{rs}{t} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta s}{s}\right)^2 + \left(\frac{\Delta t}{t}\right)^2}$
$\frac{\sum r}{rx}$ (Иоганзен, 1955)	$\frac{\sum r}{rx} \sqrt{\left(\frac{\Delta \sum r}{\sum r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta x}{x}\right)^2}$
ПВП	
${}^{pj}\sqrt{1+r}$ (Северцев, 1941)	${}^{pj}\sqrt{1+r} \cdot \frac{\ln(1+r)}{pjs} \sqrt{\frac{\Delta r^2}{[(1+r)\ln(1+r)]^2} + (p\Delta p)^2 + (j\Delta j)^2 + (s\Delta s)^2}$
${}^{pj}\sqrt{rx}$ (Иоганзен, 1950)	$\frac{pj\sqrt{rx}}{pj} \sqrt{\left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2 + \left(\frac{\Delta x}{x}\right)^2 + (p\Delta p \ln rx)^2 + (j\Delta j \ln rx)^2}$

Примечание. J — возраст наступления половой зрелости, год; L — абсолютная длина рыбы, мм; l — длина тела, мм; P — продолжительность периода между двумя икрометаниями, год; Q — общий вес рыбы; q — вес тела без внутренностей, г; R — вес яичников, г; r — число зрелых икринок в рыбе; r_1 — число икринок в первой порции (самых крупных); S — отношение числа самок к числу самцов; x — число икрометаний самки за ее жизнь (Анохина, 1969).

Таблица 41

Основные показатели изменения плодовитости рыб

Показатель плодовитости / Тип показателя	Плодовитость	Скорость изменения плодовитости	Ускорение изменения плодовитости
Абсолютный	r	$\frac{r_2 - r_1}{\theta}$	$\frac{r_1 - 2r_2 + r_3}{\theta^2}$
Относительный	$\frac{r}{Q}$	$\frac{1}{\theta} \left(\frac{r_2}{Q_2} - \frac{r_1}{Q_1} \right)$	$\frac{1}{\theta^2} \left(\frac{r_3}{Q_3} - \frac{2r_2}{Q_2} + \frac{r_1}{Q_1} \right)$
	$\frac{r}{q}$	$\frac{1}{\theta} \left(\frac{r_2}{q_2} - \frac{r_1}{q_1} \right)$	$\frac{1}{\theta^2} \left(\frac{r_3}{q_3} - \frac{2r_2}{q_2} + \frac{r_1}{q_1} \right)$

Основные показатели изменения численности поколения

Показатель плодовитости Тип показателя	Численность поколения	Скорость изменения численности	Ускорение изменения численности
Абсолютный	N	$\frac{N_2 - N_1}{\theta}$	$\frac{N_1 - 2N_2 + N_3}{\theta^2}$
Относительный	$\ln N$	$\frac{\ln N_2 - \ln N_1}{\theta}$	$\frac{\ln \frac{N_1 N_3}{N_2^2}}{\theta^2}$

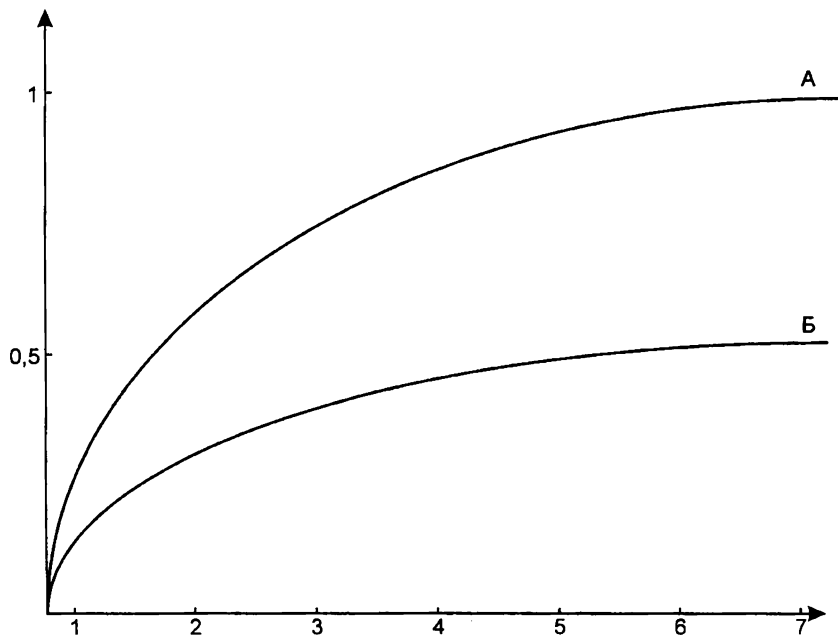


Рис. 29. Сопоставление коэффициентов смертности (А) и убыли (Б) рыб; по оси абсцисс: величина отношения N_1/N_2 ; по оси ординат: значения коэффициентов

5.4. ВЫЯВЛЕНИЕ И ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СТАТИСТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ КОЛЕБАНИЙ УЛОВОВ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

В предыдущих главах рассмотрены возможности и ограничения вероятностного подхода при анализе роста, распределения и миграций рыб. В настоящем параграфе этот подход распространяется

на изучение флуктуаций уловов промысловых рыб во внутренних водоемах. Нами проанализировано изменение уловов леща Рыбинского водохранилища $F(t)$ в течение 55 лет (1945—2000 гг.). До 1955 г. уловы возрастали от 2,1 до 17,8 тыс. ц, а в последние годы, наоборот, наблюдалось их снижение до 8,3 тыс. ц. При этом в динамике уловов как отдельных видов, так и общего улова присутствуют нерегулярные колебания с относительно большой амплитудой. Для стационарирования рядов уловов оказалось возможным применение аддитивной модели:

$$F(t) = f_1(t) + f_2(t) + f_3(t),$$

где $f_1(t)$ — тренд; $f_2(t)$ — общая циклическая компонента; $f_3(t)$ — случайная шумовая компонента.

По спектральной плотности исходного ряда $S(\omega)$, показывающей распределение дисперсии по частотам, обнаруживается наличие этих компонент: в области высоких частот — шумовой, в области средних частот — циклической и в долгопериодной части спектра — крупномасштабной составляющей.

Используя теорему В. А. Котельникова, можно показать, что интервал дискретности исходного ряда (год) позволяет анализировать колебания уловов не менее чем с 2-летним периодом. Поэтому для изучения его высокочастотной составляющей была использована информация об уловах леща с меньшим интервалом дискретности, равным 1 месяцу.

Спектрально-корреляционный анализ этой информации позволил выявить наличие 4—6 и 12-месячных циклическостей, которые по-видимому, вносят основной вклад в высокочастотную компоненту исходного ряда. Среди других причин, обуславливающих ее, можно указать ошибки измерений, вычислений и т. п. Выделение двух других составляющих многолетних изменений уловов леща (общей циклической и тренда) производилось методом скользящего осреднения с использованием соответственно полосового и низкочастотного фильтров (рис. 30).

Отметим, что структуре общей циклической составляющей свойственны 4 и 6-летние периодичности, что подтверждается спектрально-корреляционным анализом стационарной части ряда. Тренд же характеризует генеральное направление изменений уловов в многолетнем плане.

Определением характеристик указанных 3-х компонент вскрывается статистическая структура динамики уловов леща, но при этом остаются невыясненными факторные зависимости.

Несомненно, что изменения уловов леща обусловлены воздействием сложного комплекса природных и антропогенных факторов. Среди последних мы располагаем сведениями об изменении интенсивности промысла в течение исследуемого периода.

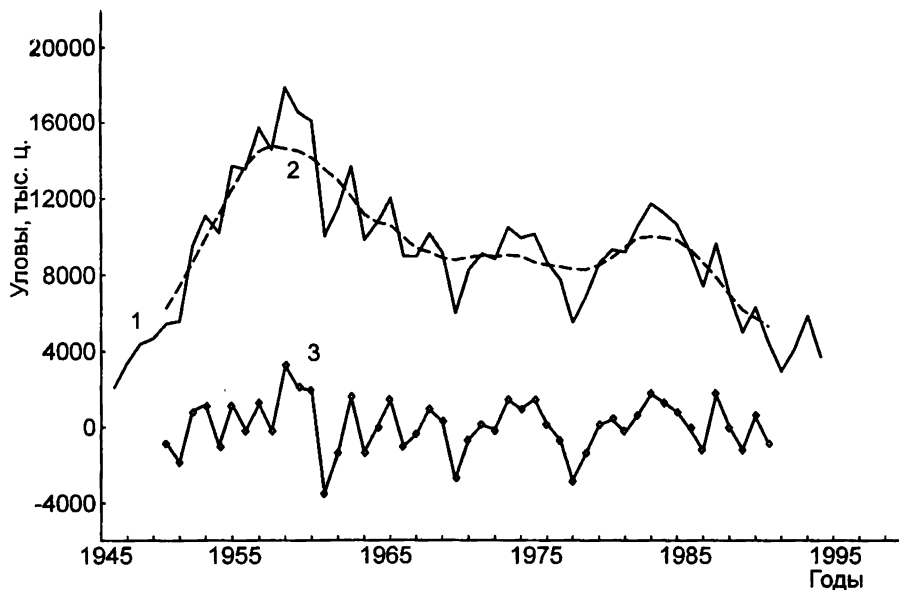


Рис. 30. Анализ промысловых уловов леща Рыбинского водохранилища: 1 — уловы; 2 — данные, сглаженные с помощью скользящего среднего, $n = 10$; 3 — циклическая составляющая ряда уловов

В частности, обнаружена положительная корреляция всего ряда уловов леща с числом рыбаков ($r = 0,58$) при критическом значении выборочного коэффициента корреляции $r_{0,1} = 0,15$. Выявленный коэффициент корреляции относительно мал, что объясняется наличием в отдельные периоды и обратной зависимости. Например, с 1955 по 1959 гг., несмотря на значительное снижение количества рыбаков (от 823 до 504 человек), уловы выросли с 13,5 до 17,5 тыс. ц. В этот период наблюдалась обратная достоверная корреляция между сопоставляемыми величинами ($r = -0,38$). В отдельные годы (1960, 1964, 1971) отмечалась другая картина: с увеличением числа рыбаков уловы снижались и, если подобная ситуация наблюдалась в течение длительного времени, то это указывает на возможный подрыв промысловых запасов.

В водохранилищах подобные изменения могут быть вызваны рядом причин, в частности, особенностями формирования экосистем (гидрологический режим, обеспеченность рыб пищей, условия воспроизводства и т. п.).

Иногда для анализа подобных явлений применения только методов математической статистики недостаточно в виду того, что не очень детально вскрывается механизм моделируемой системы. Более полное описание можно получить, применяя добавочно и другой,

довольно общий математический аппарат. Ниже рассматривается возможность использования теории колебаний на примере моделирования динамики уловов рыб.

Экосистема водоема находится под действием комплекса внешних и внутренних факторов — обобщенных сил. Вследствие их влияния в изменении многих параметров формирующихся систем наблюдаются общие черты: наличие колебаний разного рода, ограниченные вариацией «сверху» и «снизу». Среднее течение характеризуется последовательно резким увеличением, непродолжительной стабилизацией, снижением и относительной стабилизацией.

Считая, что обобщенная сила, возвращающая рассматриваемый показатель к положению равновесия, пропорциональна по величине отклонению от среднего значения x и обратна ему по знаку, получаем возможность использовать уравнение колебаний в линейной системе под действием внешней силы $f(t)$:

$$\ddot{x} + 2\delta \dot{x} + \omega_0^2 x = f(t), \quad (5.4.1)$$

где \dot{x} , \ddot{x} — соответственно первая и вторая производные по времени; δ — степень демпферности (буферности) системы; ω_0 — так называемая собственная циклическая частота системы.

Такая идеализация достаточно разумна, если в разложении в ряд Тейлора обобщенной силы, возвращающей x к положению равновесия, линейные члены сравнительно велики.

Рассматриваемые формирующиеся экосистемы в определенный момент t_0 испытывают резкое изменение условий (например, затопление водохранилища), а формированию их физико-химической и биологической среды свойственна динамичность (Поддубный, 1971). Поэтому обобщенную силу можно представить в виде функций (Хэвисайда которая при $t > t_0$ имеет значение A , а при $t < t_0$ равна 0) и совокупности гармонических сил

$$\sum_n F_n \cos(P_n t + \varphi_n),$$

где F_n, P_n, φ_n — соответственно амплитуда, частота и фаза n -й гармоники. Совокупность гармоник может включать в себя относительно строгие глобальные циклы изменения параметров внешней среды и случайные вариации.

Решение уравнения (5.4.1) записывается в виде суммы двух членов, $x(t) = y_1(t) + y_2(t)$, первый из которых представляет собой вынужденные, а второй — собственные колебания с частотой $\sqrt{\omega_0^2 - \delta^2}$. Вынужденные колебания происходят с частотой внешней силы. Их амплитуда определяется параметрами системы и амплитудой внешних сил. К ним относятся колебания, период которых совпадает с перио-

дами наиболее мощных вариаций факторов внешней среды, и случайные колебания, вызванные менее значительными вариациями. В рамках этой модели внешнему воздействию, представляющему совокупность гармонических колебаний с определенными частотами, соответствует реакция системы, представляющая помимо собственных сумму гармоник с теми же частотами, но, разумеется, с другими амплитудами и фазами (рис. 31).

Собственные колебания, описываемые, формулой

$$y_2(t) = a \left[1 - b e^{-\delta t} \sin \left(\sqrt{w_0^2 - \delta^2} t + \varphi \right) \right] \quad (5.4.2)$$

совпадают по форме с изменениями средних значений динамики уловов рыб в формирующихся водохранилищах (рис. 31). Подобрав определенным образом постоянные a , b , δ , φ в ряде случаев можно установить и количественное соответствие между $y_2(t)$ и указанными тенденциями.

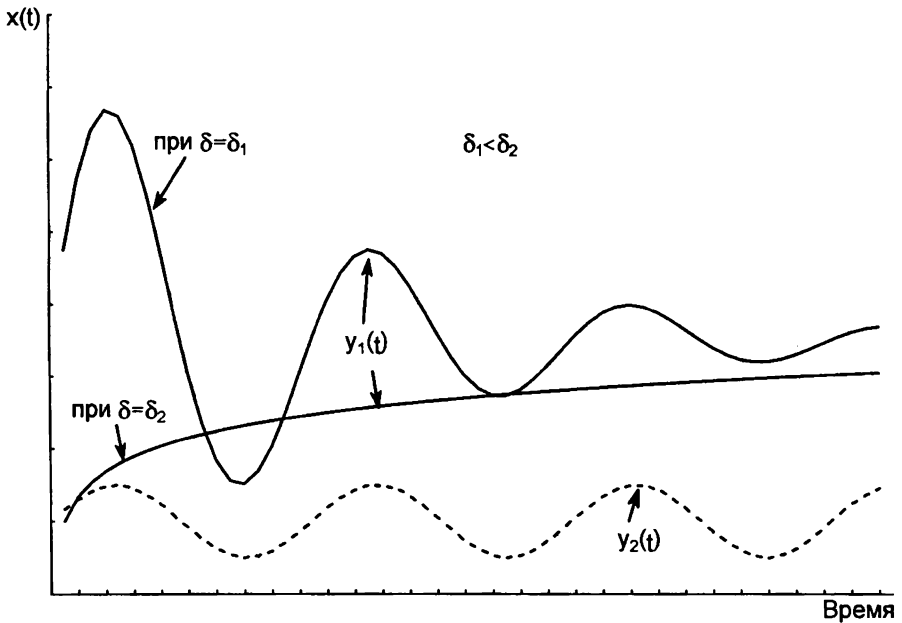


Рис. 31. Переходные процессы в экосистеме:
 $y_2(t)$ — собственные, $y_1(t)$ — вынужденные колебания

Частота собственных колебаний определяется параметрами самой системы, а амплитуда и фаза зависят от внешней силы и начальных условий. Относительно мощное начальное воздействие для этих формирующихся систем приводит к тому, что $y_2(t)$ некоторое время

существенно сказывается на $x(t)$, так как $y_2(t)$ может быть в несколько раз больше $y_1(t)$. Следовательно, даже линейное приближение показывает, что начальный период формирования рассматриваемых систем сильно искажен собственными колебаниями, частота которых может не совпадать с частотой вынуждающей обобщенной внешней силы. Но с течением времени эти переходные процессы затухают.

Наличие собственных колебаний нужно особенно учитывать при выявлении причинных зависимостей, в частности при определении степени значимости периодических обобщенных сил вариации температуры, уровня и т. д. на разных стадиях формирования систем.

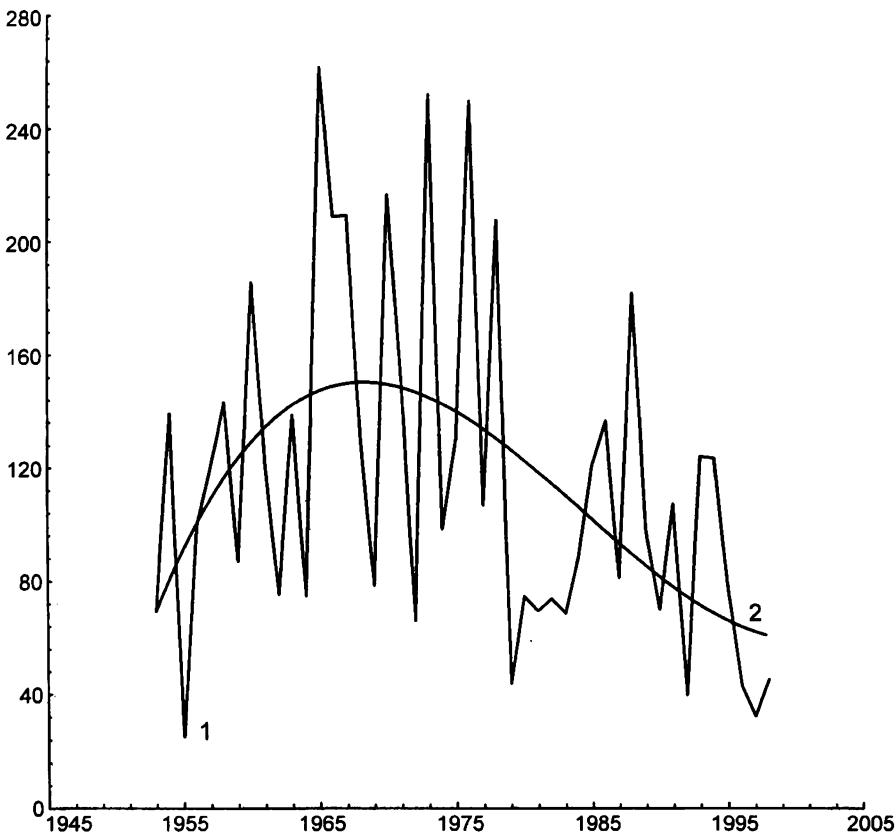


Рис. 32. Траловые уловы леща в Рыбинском водохранилище (1) и полиномиальный тренд (2); по оси ординат: улов на час траления, экз.; по оси абсцисс: годы

Рассмотренная модель характеризует качественную картину уловов в процессе формирования экосистемы водоема. Более полное количественное совпадение наблюдаемых значений с моделью можно получить, учитывая флюктуации параметров модели, в частности, w_0 ,

а также используя информацию о численности стада рыб. Одним из основных количественных показателей, наиболее широко используемым для оценки относительной численности, характеризующей состояние стада и биомассы промысловых рыб, считается улов на рыболовное усилие. Г. В. Никольский (1974) отмечает, что для того, чтобы улов на рыболовное усилие отражал действительные изменения, происходящие в численности и биомассе рыб, кроме достаточного количества наблюдений необходимо учитывать ряд моментов, связанных с состоянием и поведением рыб и техническими условиями лова.

Отмечается, например, высокая вариабельность экспериментальных траловых уловов леща в Рыбинском водохранилище в течение 30 лет (рис. 32).

При анализе этого рисунка следует учитывать, что использование эхолотов (с начала 70-х годов) могло изменить величину уловов на рыболовное усилие. Оценке точности абсолютной численности рыб во внутренних водоемах посвящен ряд работ (Поддубный и др., 1982), в которых учтена ошибка определения плотности скоплений рыб. В ряде ситуаций большое значение может иметь оценка точности облавливаемой площади, т. е. в общем виде общая ошибка будет несколько больше, чем без учета погрешности определения площади (рис. 33).

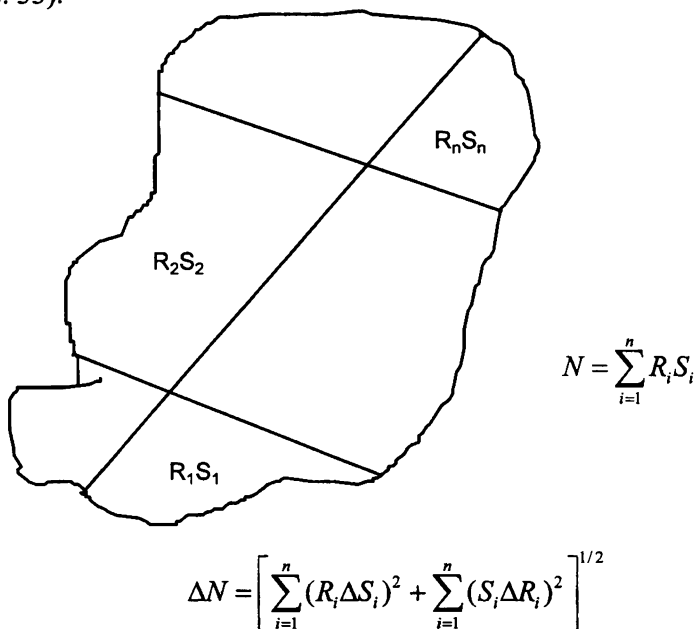


Рис. 33. Оценка точности метода площадей:

S_i — площадь i -го участка; R_i — плотность скопления рыб на i -ом участке

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе обобщен обширный фактический материал об изменении параметров водных экосистем, найден ряд аналитических зависимостей, описывающих эти изменения. Показано, что рост, миграции, изменение численности рыб представляют собой неравномерные процессы, обусловленные действием сложного комплекса взаимосвязанных факторов. При изучении таких процессов трудно утверждать с достоверностью, что они будут идти строго определенным образом, это затрудняет использование наиболее распространенного в настоящее время детерминистского подхода.

Наличие разного рода нерегулярных колебаний, неизбежно присутствующих в регистрациях изменений роста, распределения, скорости движения, численности рыб приводит к тому, что существующие детерминистские модели экосистем часто находятся в сильном противоречии с фактическим материалом. Вместе с тем, имеются и некоторые черты, общие для изменений параметров водных экосистем, что позволяет рассмотреть их с единой точки зрения при использовании аппарата стохастических процессов.

Изменение параметров популяций рыб можно рассматривать как реализации случайной функции и использовать статистический подход как наиболее адекватный исследуемому процессу. При этом подразумевается, что значения анализируемых параметров не строго детерминированы, а распределены в некоторой области. Описание сечений случайной функции дается с помощью статистических характеристик: математического ожидания, среднеквадратического отклонения, коэффициентов асимметрии и эксцесса.

В качестве интегральных характеристик функционирования водных систем подробно рассмотрены информационные показатели — энтропия, абсолютная и относительная организация, по величине которых можно судить о степени неупорядоченности, неопределенности распределения анализируемых переменных. Расчет показывает, что при относительно малом интервале дискретности и достаточно большой выборке система по классификации Ю. Г. Антонова (1977), как правило переходит в класс вероятностных. То есть разделение экологических процессов на детерминированные и стохастические в какой-то степени условно. Как правило, при повыше-

нии точности исследования, процесс, считавшийся ранее детерминированным, становится стохастическим, где вместо однозначной, жесткой детерминистской зависимости используется описание, не предполагающее такой однозначной связи. Необходимость рассмотрения стохастических моделей для анализируемых в этой книге параметров популяций и сообществ рыб объясняется стремлением учесть не только основные тенденции, но и отклонения от них. Следовательно, к использованию стохастических моделей привело желание дать более адекватное описание экологических процессов, чем это можно сделать с помощью детерминистских.

Подчеркнем еще раз, что в стохастических моделях рассматриваются не какие угодно неопределенные величины, а те, основным определяющим свойством которых является стохастическая устойчивость их относительных частот. То есть вероятностное описание экологических процессов предполагает наличие в них определенных статистических закономерностей.

Основной целью нашего исследования явилось дальнейшее развитие и применение статистических методов в экологии рыб. Для достижения этой цели нам казалось необходимым дать статистическую трактовку основных проблем экологии рыб, выполнить количественное описание процессов роста, миграций, динамики уловов рыб в водохранилищах с единой точки зрения, основанной на аппарате случайных функций. Необходимой представляется разработка алгоритмов для оценки погрешностей количественных показателей, используемых в экологии рыб, при этом особое место уделялось оценке точности и выявлению возможностей объективизации определения возраста рыб с помощью статистических методов. Наконец, нужно было разработать и апробировать вероятностные модели роста, распределения, миграций и динамики уловов рыб в водоемах разного типа.

Анализ экологических процессов показал, что они имеют сложную статистическую структуру. Исследование указанных изменений позволило выделить три основные составляющие: тренд, характеризующий общую тенденцию, циклическую компоненту, описывающую ритмичность процессов и оценить их параметры.

Выполнен критический анализ показателей, используемых в экологии рыб, выявлены оптимальные показатели, предложены новые индексы, характеризующие различные стороны проанализированных процессов, были выведены и впервые применены формулы для оценки косвенных предельных и среднеквадратических погрешностей экологических показателей.

Для уточнения методики определения возраста рыб, выявлены типы ошибок, возникающие при визуальном определении

возраста: систематические, статистические и грубые погрешности (промахи), оценены их возможные величины. Ограничения использования рассмотренных нами статистических методов разделения сигналов и помех связаны с тем, что как правило, параметры и сигнала и помехи известны не полностью. Более полное изучение экологических процессов достигается при анализе многомерной информации об изменении совокупностей параметров водной экосистемы.

В целом статистический подход позволил дополнить детерминированное описание процессов роста, миграций, изменения численности ценной информацией о различных сторонах этих процессов, существенно расширить наши представления об этих явлениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумов В. А. Методика изучения динамики весового и линейного прироста рыб// Тр. совещ. ихтиолог. комиссии АН СССР, вып. 13, М., 1961, с. 194—201.

Абакумов В. А. Некоторые вопросы, связанные с определением рациональной интенсивности промысла// Тр. ВНИРО, 1964, т. 50, с. 179—192.

Абчук В. А., Суздаль В. Г. Поиск объектов// М.: Сов. радио, 1977, с. 336.

Амосов Н. М. Некоторые вопросы применения математики в биологических науках// В кн.: Математические методы в биологии. Киев, 1977, с. 5—10.

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа// Вопр. ихтиол., 1977, т. 17, вып. 5 (106), с. 862—878.

Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., Наука, 1969, 294 с.

Антомонов Ю. Г. Моделирование биологических систем. Киев: Наукова думка, 1977, 260 с.

Ашмарин И. П., Воробьев А. А. Статистические методы в микробиологических исследованиях. Л., Гос. изд. мед. литер., 1962, 110 с.

Баканов А. И. О количественной оценке агрегированности бентоса// Количественные методы в экологии животных. Л., 1980, с. 16—18.

Баканов А. И., Кияшко В. И., Сметанин М. М., Стрельников А. С. Уровень развития кормовой базы и рост рыб// Вопр. ихтиол., т. 27, вып. 4, 1987, с. 609—617.

Баканов. Распределение макрозообентоса и количественный учет кормовой базы рыб-бентофагов. Автореф. дис.... канд. биол. наук., М., 1984, 24 с.

Баканов А. И., Сметанин М. М. Об использовании информационных показателей для оценки агрегированности организмом// Биол. основы рыбного хозяйства Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, Илим, 1981, с. 23—25.

Бакитанский Э. Л. Экология молоди горбуши и кеты в бассейнах Баренцова и Белого морей. Автореф. дис.... канд. биол. наук. Калининград, 1967. 24 с.

Баранникова И. А. О миграционном импульсе у осетровых// Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 4 (33), 1964, с. 12—17.

Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства// Извотдела рыбоводства и научно-прмысловых исследований. 1918, т. 1, вып. 1, с. 84—128.

Баранов С. А., Резников В. Ф. Основное уравнение роста рыб на вегетативной стадии развития// Докл. МОИП. Общ. биол. 1-е полугодие. 1979, с. 100—104.

Баранов С. А., Резников В. Ф., Стариков Е. А., Толчинский Г. И. Основные уравнения роста биологических объектов // Биол. ресурсы внутр. водоемов СССР. М., 1979, с. 156—168.

Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. М.: Наука, 1964, 36 с.

Бердичевский З. М. Цифровой интегратор для количественной оценки промысловых скоплений// Рыбн. х-во, 1984, № 3, с. 53—54.

Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., Наука, 1961, 165 с.

Бивен А. Д. Различие в характере чешуи кеты *Oncorhynchus keta* (Walb) Дальнего востока и Аляски// Вопр. Ихтиол., 1961, т. 1, вып. 1, с. 29—38.

Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М., Пищевая промышленность, 1969, 248 с.

Бир С. Кибернетика и управление производством. М.: ИЛ, 1963, 128 с.

Бисерова Н. М., Сметанин М. М. О точности определения поверхности тела *Acanthobothrium du Jardini* (Cestoda: Tetraphyllidea)// Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 156—161.

Блинов В. В. Потенциальная модель роста рыб// Вопр. ихтиол. 1975, т. 15, вып. 5 (94), с. 850—857.

Борисенков Е. П., Романов М. А. Алгоритмы и программы статистической обработки информации на ЭВМ. Л.: Гидрометеиздат, 1969, 364 с.

Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяций экологии паразитов. Л., 1972, 72 с.

Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова Думка, 1969, 188 с.

Брюзгин В. Л. О методах изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам // Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 2 (27), с. 342—365.

Бургин М. С., Драпацкий М. Я., Кизнер З. И., Локшина И. Е. Методические рекомендации. Применимость математических методов оценки запасов и возможного вылова рыб. М., ОНТИ ВНИРО, 1981, 56 с.

Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., Наука, 1969, 324 с.

Буторин Н. В., Зиминова Н. А., Курдин В. П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л., Наука, 1975, 159 с.

Буханевич И. Б., Бородин Н. Г., Драпацкий М. Я., Павлов М. А.

Основные методы оценки динамики численности объектов рыболовства. Обзорная информация // Рыбохозяйственное использование ресурсов мирового океана. 1974. Сер. 1, вып. 3, с. 1—12.

Ваганов Е. А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск: Наука, 1978, 137 с.

Ваганов Е. А., Терсков И. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977, 94 с.

Вальд А. Последовательный анализ. М.: Физматгиз, 1960, 210 с.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., Наука, 1969, 232 с.

Васильков В. П. Значение, характер и вероятные причины ритмичности в росте рыб // Вопр. ихтиол., 1979, т. 19, вып. 4. (117), с. 639—647.

Васильков В. П. Регистрационные свойства чешуи новозеландского джакаса *Choplodactylus macropterus* (Bloch et Shneider) и их использование для получения информации о ритмах роста // Вопр. ихтиол., 1977, т. 17, вып. 3 (104), с. 429—436.

Васильков В. П., Борец Л. А. Определение возраста кабан-рыбы спектральнофотометрическим методом анализа структуры чешуи // Биология моря, 1978, № 1, с. 79—88.

Васильков В. П., Левада Т. П. Опыт машинного определения возраста рыб Тихого океана // Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ, 1977, серия 1, вып. 7, с. 12—16.

Васильев А. И. Теория ветровой волны на водохранилищах // Тр. ГИИВТ, вып. 63, 1965, с. 11—17.

Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., 1953, с. 218—226.

Васнецов В. В. Опыт анализа роста рыб реки Амура // Тр. Амурской ихтиол. экспед., 1958, т. 4, с. 7—42.

Васнецов В. В. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., 1953, с. 218—226.

Величко А. И. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в условиях локального подогрева. Автореф. канд. дис...., М., 1984, 24 с.

Венецкий И. Г., Венецкая В. И. Основные математико-статистические понятия и формулы в экономическом анализе. М.: Статистика, 1974, 280 с.

Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М.: Наука, 1998, 576 с.

Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Усп. совр. биол., 1966, т. 61, вып. 2, с. 274—293.

Винберг Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. М., Наука. 1975, стр. 7—23.

Волькенштейн М. В. О современной биофизике. М.: Знание, 1977, 64 с.

- Волькенштейн М. В.* Общая биофизика. М.: Наука, 1978, 592 с.
- Гербельский Н. Л.* Биологическое значение и функция детерминированного миграционного поведения животных. Л., Наука, 1969, 247 с.
- Гиляров А. М.* Теория информации в экологии // Успехи современной биологии. 1967. Т. 64. Вып. 1 (4). С. 107—115.
- Гинзбург Л. Р.* О динамике популяции с учетом возрастного состава // Бюлл. научн.-техн. информ. по агрофизике, № 13, Л., Наука, 1969, с. 370—394.
- Гончаров А. И., Поддубный А. Г., Сметанин М. М.* Опыт вероятностного анализа роста рыб // Количественные аспекты роста организмов. М. Наука, 1975, с. 217—222.
- Гончаров А. И., Сметанин М. М.* Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе // Биол. внутр. вод, 1974, Инфрм. бюл. № 22, с. 63—67.
- Гончаров А. И., Сметанин М. М.* Комплекс аппаратуры для получения и анализа микрофотограмм чешуи рыб // Биол. внутр. вод, 1979, Инфрм. бюл. № 42, с. 40—43.
- Горобий А. Н.* О зоопланктоне Ивановского водохранилища и влиянии на него сбросных вод Конаковской ГРЭС // Биологический режим водоемов-охладителей и влияние температуры на гидробионтов. Л., Наука, 1977, с. 43—62.
- Гофман П. Б.* Количественные закономерности роста животных // Усп. совр. биол., 1938, т. 9, вып. 1, с. 39—67.
- Грудницкий В. А., Зотин А. И., Терентьева Н. В., Шагиморданов Н. Ш.* Уравнение роста, учитывающее взаимодействие роста и дифференцировки // Онтогенез, 1971, т. 2, вып. 5, с. 451—454.
- Дгебуадзе Ю. Ю.* Экологические закономерности изменчивости роста рыб. Автореф. докт. дисс. ..., М., МГУ, 1998, 54 с.
- Дементьева Т. Ф.* Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия // Труды ВНИРО, 1952, т. 21, с. 163—184.
- Державин А. Н.* Каспийско-куринские запасы севрюги // Очерки по биол. основам рыбного хоз-ва. М. — Л., Изд. АН СССР, 1961.
- Державин А. Н.* Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку. Изд. АН Азерб. ССР, 1947, 247 с.
- Дислер Н. Н.* Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М., АН СССР, 1969, 127 с.
- Дрягин П. А.* Основания к регулированию роста рыб // Бюл. рыбного хоз-ва Карело-финской ССР, 1948, № 3, с. 59—62.
- Дячук И. Е.* О показателях темпа роста рыб // Гидробиол. журнл., 1974, т. 10, вып. 2, с. 105—110.
- Евтюхова Б. К.* О влиянии различных факторов среды на темп роста в море, плодовитость и величину икры балтийского лосося // Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 2 (35), с. 371—373.
- Емельянов С. В.* Влияние различного состояния оболочек икры

(крейкие и обесклеенные) на ход эмбрионального развития осетра и севрюги// Труды ИЭМЖ АН СССР, 1961, вып. 37, с. 67—219.

Ермоличев В. А. Гидроакустический метод и устройство для оценки числа рыб в скоплениях различной концентрации и вертикальной протяженности // Тр. Полярн. н-и. и проектн. ин-та мор. рыбн. хоз-ва и океаногр., вып. 38, 1977, с. 90—105.

Жаков Л. А., Меншуткин В. В. Практические занятия по ихтиологии. Изд. ЯГУ, 1982, 113 с.

Желиговский В. А. Обработка численных данных при изучении природных явлений и процессов// Докл. с.-х. наук им. В. И. Ленина, вып. 8, 1949, с. 5—15.

Желиговский В. А. Применение принципа акад. В. П. Горячкина к изучению природных явлений// Докл. Моск. с.-х. ак. им. К. А. Тимирязева, 1946, вып. 1, с. 1—7.

Желтенкова М. В. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.)// Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 5, с. 858—871.

Живков М. Критический анализ некоторых относительных показателей интенсивности роста рыб// Изв. на зоолог. инст. с музей, 1972, кн. 36, с. 81—101.

Зайдель А. Н. Ошибки измерений физических величин// Л.: Наука, 1974, с. 108.

Замахаев Д. Ф. О компенсационном росте// Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 2, с. 303—325.

Засосов А. В. Динамика численности промысловых рыб. М., Пищевая промышленность, 1976, 312 с.

Засосов А. В. Теоретические основы рыболовства. М., Пищевая промышленность, 1970, 291 с.

Земская К. А. Рост и половое созревание северо-каспийского леща в связи с изменением его численности// Труды ВНИРО, 1958, т. 34, с. 63—86.

Зотин А. И. Термодинамическая теория развития и роста животных// Вопр. биофиз. и теорет. биол., 1969, вып. 2, с. 45—56.

Зотин А. И. Идентификация уравнения роста животных Берта-ланфи с функцией Гомпертца // Онтогенез, 1972, т. 3, № 6, с. 616—618.

Зотин А. И. Феноменологическая теория развития// Онтогенез, 1973, т. 4, вып. 1, с. 3—10.

Зотин А. И., Грудницкий В. А. Соотношение теплопродукции и дыхания во время роста животных // Онтогенез, 1970, т. 1, вып. 5, с. 437—444.

Зотин А. И., Зотина Р. С. Размерность потоков сил и других показателей в термодинамической теории развития // Теорет. эксп. биофизика, 1972, вып. 3, с. 95—101.

Зотин А. И., Зотина Р. С. Феноменологическая теория роста // Количественные аспекты роста организмов. М., Наука, 1975, с. 57—70.

Зотина Р. С., Зотин А. И. Количественные соотношения между весом, длиной, возрастом, размерами яиц и плодовитостью у животных // Журн. общ. биол., 1967, т. 28, вып. 1, с. 82—92.

Зотина Р. С., Зотин А. И. Объединенные уравнения роста // Журн. общ. биол., 1973, т. 34, вып. 4, с. 606—616.

Иванов Л. С. О закономерностях компенсационного роста на примере карпа (*Surginus carpio* (L.)) // Изв. Ин-та океанографии и рыбн. стоп., 1973, т. 12, с. 107—132.

Иванова М. Н. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыб., Горьк. и Куйб. в-щах. Автореф. докт. дисс. ..., М., ИМЖ, 1966, 17 с.

Иванова М. Н. Соотношение пищевых объектов в пище щуки и судака и интенсивность их нагула // Инф. Бюлл. ИБВВ АН СССР, 1977, № 34, с. 47—51.

Ивлев В. С. Принцип математического моделирования динамики промысловых популяций рыб // Тр. Совещания по динамике численности рыб. 1961. С. 185—193.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев. Наукова думка. 1977. 272 с.

Изюмова Н. А., Жарикова Т. И., Сметанин М. М. Фенетическая разнокачественность дактилогидрид // Тез. докл VIII Всесоюзн. совещ. по паразитам и болезням рыб. Астрахань, 1985, с. 56—57.

Изюмова Н. А., Жарикова Т. И., Сметанин М. М. К вопросу о морфометрии дактилогидрид леща // Инф. Бюлл. ИБВВ АН СССР, 1986, № 70, с. 50—53.

Ильина Л. К. О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи и сеголетков окуня // Вопр. ихтиол., 1970, т. 10, вып. 1 (60), с. 170—174.

Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Динамика условий размножения фитофильных видов рыб на разных этапах формирования Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии 1970, т. 10, вып. 3 (62).

Иоганзен Б. Г. Методы исследования динамики плодовитости рыб //

Иоганзен Б. Г. К изучению плодовитости рыб // Тр. Томск. Ун-та им. В. В. Куйбышева. 1955, т. 131, с. 139—162.

Ионас В. А., Блинов В. В. Обобщенная зависимость линейного роста промысловых рыб от их возраста // Рыбное хоз-во, 1976, № 9, с. 29—31.

Исаев А. И., Карпова Е. И., 1989. Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Агропромиздат, 255 с.

Казинец Л. С. Темпы роста и абсолютные приросты. М.: Статистика, 1975, 192 с.

Канеп С. В. Рост и продуктивность сиговых рыб (род *Coregonus salmonidae*) фауны СССР в пределах естественных ареалов и районов их акклимации // Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 11, с. 76—88.

Карзинкин Г. С., Шеханова И. А. Некоторые принципиально новые положения в проблеме удобрения водоемов // Тр. совещ. по рыбоводству. М., 1957, с. 25—31.

Кассандрова О. Н., Лебедев В. В. Обработка результатов наблюдений. М.: Наука, 1970, 104 с.

Китаев Н. Н. Групповые экспертные оценки. М.: Знание, 1975, 64 с.

Кияшко В. И., Малинин Л. К., Поддубный А. Г., Стрельников А. С. распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плесах водохранилищ Волги и Дона // Водные ресурсы, № 3, 1985, с. 92—101.

Клер В. О. К методике исследования периодики роста // Русск. зоол. журн., 1927, т. 7, вып. 4, с. 11—133.

Ковалевская Н. В. Материалы по размножению, развитию и распространению личинок и мальков летучих рыб (Eхосоетidae, Pisces) в Тихом и Индийском океанах // Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1977, т. 93, с. 42—69.

Кондрашихин В. Т. Теория ошибок и ее применение к задачам судовождения М.: Транспорт, 1969, 256 с.

Коноплев В. А., Зотин А. И. Нелинейное феноменологическое уравнение роста, основанное на стохастических представлениях // Количественные аспекты роста организмов, М., 1975, с. 233—235.

Корников В. В. Применение бетапуассоновского распределения при учете численности организмов на территории // Моделирование и прогнозирования в экологии. Рига, 1980, с. 74—78.

Коровин В. А., Мицкевич Н. П. Рост и химический состав тела молоди карпа *Sуrgrinus сarpiо* L. в зависимости от качества родителей и термики выростных водоемов // Вопр. ихт., 1973, т. 13, вып. 4 (81), с. 655—661.

Костяев В. Я., Разгулин С. М., Минеева Н. М., Сметанин М. М. Связь фиксации молекулярного азота с фотосинтезом фитопланктона и некоторыми экологическими факторами в Рыбинском водохранилище // Микробиология, т. 54, вып. 3, 1985, с. 484—489.

Котельников В. А. Теория потенциальной помехоустойчивости // М.: Госэнергоиздат, 1958, с. 151.

Криксунов Е. А. Динамика промыслового стада рыб в связи с закономерностями формирования пополнения. Автореф. д-ра биол. наук. М., МГУ, 1988, 48 с.

Криксунов Е. А. Теория динамики промыслового стада рыб. М., МГУ, 1991, 80 с.

Криксунов Е. А., Стасенков В. А., Наймарк Е. Б., Карпов А. К. Динамика численности беломорской наваги // Вопр. ихтиол. — 1992. Т. 32. № 3, с. 94—100.

Крогиус Ф. В. О различных типах чешуи красной в бассейне р. Камчатки и времени образования годового кольца // Изв. ТИНРО, 1970, вып. 74, с. 67—80.

Куликова Н. И. Структура чешуи и характер роста кеты различных стад// Изв. ТИНРО, 1970, вып. 74, с. 81—93.

Кучеров И. С. Ритмичность трофических процессов в организме человека и животных. Автореф. Дисс. ... док. биол. наук. Киев, 1971, 50 с.

Лившиц М. Е., Иванов-Муромский К. А., Заславский С. Я., Войтинский Е. Я., Лернер В. А., Ромм Б. И. М.: Наука, 1976, 128 с.

Литвинов А. С. Об определении средних скоростей течения в нижних бьефах электростанций// Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1975, № 25, с. 53—56.

Малинин Л. К. Домашние участки и фактический путь в речном плесе Рыбинского водохранилища// Биология и физиология пресноводных организмов. Л., Наука, 1971, с. 158—165.

Малинин Л. К. Миграции и ориентация рыб. М., Знание, 1981, 64 с.

Малинин Л. К., Линник В. Д. О возможности эхометрического определения коэффициента уловистости орудий лова// Информ. бюлл. «Биол. внутренних вод». № 50, с. 58—62.

Малинин Л. К., Терещенко В. Г. Некоторые особенности применения гидролокатора «Лещ» для поиска рыбы в мелководных водоемах// Информ. бюлл. «Биол. внутренних вод» 1981, № 50, с. 55—58.

Малинин Л. К., Поддубный А. Г., Сметанин М. М., Терещенко В. Г., Юданов К. И. Основные закономерности распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона// Фауна и биология пресноводных организмов. Вып. 54 (57). Л., Наука, 1987, с. 207—231.

Мантейфель Б. П., Якоби В. Э. Современные проблемы биотических исследований ориентации мигрирующих животных// Вопросы бионики. М., Наука, 1967, с. 468—475.

Мантейфель Б. П., Наумов Н. П., Якоби В. Э. Ориентация и навигация в мире животных // Бионика. М., Наука, 1965, с. 245—250.

Маркун М. И. Материалы по росту и систематике аральского леща// Изв. отд. прикл. ихтиол., научн.-произв. исслед. ГОИА, 1929 а, т. 9, вып. 1, с. 22—41.

Марти Ю. Ю. Роль мечения в ихтиологических исследованиях. Миграции животных. М., Изд. АН СССР, 1959, 267 с.

Матвеев Б. С. О задачах по изучению биологии развития осетровых рыб в условиях искусственного разведения// Труды ИМЖ АН СССР, 1951, вып. 5, с. 123—128.

Менишуткин В. В. Метод моделирования в динамике численности рыб. М., 1964, 60 с.

Менишуткин В. В. Математическое моделирование популяции и сообществ водных животных. М.: Наука, 1971, 196 с.

Мизес Р. Вероятность и статистика. М. — Л.: Наука, 1930, 151 с.

Мина М. В. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолитах рыб // Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 4 (37), с. 732—735.

Мина М. В. Отолит как регистрирующая структура (опыт исследования зависимости между характером строения отолита трески и особенностями экологии популяции). Автореф. Дисс. ...канд. биол. наук. М. ИЭМЭЖ, 1967, с. 13.

Мина М. В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) // Рост животных. Зоология позвоночных. Итоги науки и техники. М., 1973 а, с. 68—115.

Мина М. В. Способ объективизации и уточнения оценок возраста рыб, в частности микижи *Salmo Mykiss Walbaum* р. Камчатки // Вопр. ихтиол., 1973 б, т. 13, вып. 1 (78), с. 109—118.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи совр. биол., 1970, т. 70, вып. 3, с. 341—352.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных (анализ на уровне организма). М.: Наука, 1976, 291 с.

Мина М. В., Токарева Г. И. О структуре отолитов трески (*Cadus morhua callarias* Linne (L.)) юго-восточной части Балтийского моря // Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 2, с. 326—337.

Минкина А. Л. О влиянии различных концентраций железа на рост и газообмен у рыб // Тр. Моск. зоопарка, 1949, т. IV, с. 7—14.

Мионов А. Т. Электрический ток в море и действие тока на рыбу // Тр. Моск. Гидрофиз. Инст. т. 1., 1948, с. 17—21.

Мовчан В. А. Экологические основы интенсификации роста карпа (*Cyprinus carpio* L.). — Киев: Изд-во АН УССР, 1948, 351 с.

Моисеев Н. Н. Математические модели экономической науки. // М.: Знание, 1973, с. 64.

Монастырский Г. Н. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи // В кн.: Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск, 1926, с. 48—80.

Мордохай-Болтовской Ф. Д. Особенности процесса первоначального формирования бентоса в волжских водохранилищах // Тр. Всесоюзного совещания по биол. основам рыбоводств. Освоения водохранилищ. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1961, с. 123—127.

Никольский Г. В. О биологических основах математического моделирования динамики популяций рыб // Вопр. ихтиол. 1963, т. 2., вып. 4, с. 591—610.

Никольский Г. В. О причинах флуктуаций численности рыб // Вопр. ихтиол. 1969, т. 1., вып. 4, с. 659—665.

Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974, 357 с.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая промышленность, 1974, 448 с.

Никольский Г. В., Гелянина Т. Н. Об особенностях динамики стад некоторых форм атлантической сельди // Журн. общ. биол., 1959, т. 20, вып. 3, с. 161—173.

Остроумов А. А. О состоянии запасов рыб в Угличском и Ивановском водохранилищах // Тр. VI совещания по проблемам биол. внутр. вод, изд. АН СССР, 1959, с. 41—55.

Павлов Д. С. Отношение молоди рыб к потоку воды и ориентация в нем // Зоол. Журнал., т. 45, вып. 6, 1966, с. 891—896.

Павлов Д. С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 1970, 147 с.

Павлов Д. С. Биологические основы управлением поведения рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979, 319 с.

Павлов Д. С., Барекян А. Ш., Рипинский И. И., Нездолий В. К., Островский М. П., Большов А. М. Экологический способ защиты рыб на повороте струй открытого потока. М., Наука, 1982, 112 с.

Павлов Д. С., Нездолий В. К., Ходоревская Р. П., Островский М. П., Попова И. К. Покатная миграция молоди рыб в реках Волги и Или. М., Наука, 1981, 320 с.

Пермитин И. Е., Половков В. В. Особенности образования и динамики структуры скоплений пелагических рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., Наука, 1978, с. 78—106.

Петренко А. И. Автоматический ввод графиков в электронные вычислительные машины. М.: Энергия, 1968, 424 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск.: Наука, 1961, 364 с.

Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., Наука, 1971, 309 с.

Поддубный А. Г. некоторые результаты дистанционных наблюдений за поведением мигрирующих рыб // Бионика. М., Наука, 1965, с. 255—264.

Поддубный А. Г., Спектор Ю. И. Исследование миграционного поведения осетров в зоне плотин биотелеметрическим методом // Вопросы бионики, М., Наука, 1967, с. 491—496.

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 рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976, с. 38—45.

Поддубный А. Г. Направление и некоторые методические основы рыбохозяйственных исследований водохранилищ // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., Наука, 1977, с. 3—7.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб в пресноводных водоемах. М., Пищевая пром-ть, 1988.

Поддубный А. Г., Гончаров А. И., Сметанин М. М., Касьянов А. Н. К статистическому описанию роста рыб // Проблемы экологии Прибайкалья, ч. 3, Иркутск, 1979, с. 134—136.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Гайдук В. В., Сметанин М. М. Закономерности прохождения мигрирующими производителями типичных участков реки, нижнего бьефа плотин и водохранилищ // Биологические основы применения рыбозащитных и рыбопропускных сооружений. М., Наука, 1978, с. 209—217.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Терещенко В. Г. О точности оценки численности рыб во внутренних водоемах // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 83—102.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Сметанин М. М., Терещенко В. Г., Юданов К. И. Основные закономерности распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона // Фауна и биология пресноводных организмов. Вып. 54/57/. Л., 1987, с. 207—231.

Поддубный А. Г., Сметанин М. М., Терещенко В. Г. Внутривидовое поведение и прогнозирование миграционных путей рыб // Экологические факторы пространственного распределения и перемещений гидробионтов. С.-Петербург, Гидрометеиздат, 1993, с. 11—16.

Подлипалин Ю. Д. Способность некоторых рыб Черного моря ориентироваться на источник звука // Вопросы ихтиологии, т. 2, вып. 4, 1962, с. 721—724.

Поляков Г. Д. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа // Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 3, с. 403—414.

Поляков Г. Д. Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств рыб // Труды совещ. по динамике численности рыб, М., 1961, с. 158—172.

Поляков Г. Д. Приспособительная взаимосвязь и изменчивости популяции рыб с условиями питания // Труды ИМЖ, 1962, вып. 42, с. 5—63.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966, 376 с.

Приц А. К. Принцип стационарных состояний открытых систем и динамика популяций. Калининград., 1974, 123 с.

Протасов В. Р. Биоакустика рыб. М., Наука, 1965, 208 с.

Протасов В. Р. Зрение и ближняя ориентация рыб. М., Наука, 1968, 202 с.

Протасов В. Р., Подлипалин Ю. Д., Круминь В. М. Роль гравитационных волн в ориентации рыб // Вопросы бионики. М., Наука, 1967, с. 475—491.

Пуырников А. В. Сезонные изменения в питании и росте молоди щуки // Тр. ВНИРО, М., 1953, т. 24, с. 338—345.

Пырина И. Л., Сметанин М. М. Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 144—155.

Рабинерсон А. И. О применении метода Шмальгаузена определения константы роста к некоторым вопросам ихтиологии // Изв. отд. прикл. ихтиол., науч.-произв. исслед. ГОИА, 1929, т. 9, вып. 1, с. 4—46.

Рабинович С. Г. Погрешности измерений. Л.: Наука, 1978, 262 с.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М., Наука, 1980, 304 с.

Ривьер И. К., Баканов А. И. Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука 1984, с. 100—131.

Ривьер И. К., Лебедева И. М., Овчинников И. К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР, 1982 вып. 45, № 48. С. 69—877.

Рикер У. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979, 408 с.

Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелавивили Д. Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара. 1999, 396 с.

Ройс В. Ф. Введение в рыбохозяйственную науку. М., Пищевая промышленность, 1975, 272 с.

Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическое моделирование в биофизике. М., Наука, 1975, 343 с.

Рубан Г. И. Изменение степени вариабильности длины и веса тела рыб в связи с обеспеченностью их пищей в экспериментальных условиях. Автореф. дисс. ...канд.биол.наук. М., 1978, 20 с.

Румишский Л. З. Элементы теории вероятностей. М.: Наука, 1976, 240 с.

Рытов С. М. Введение в статистическую радиофизику // М.: Наука, 1966, с. 240.

Саруханян Э. И., Смирнов Н. П. Многолетние колебания стока Волги // Опыт геофизического анализа. Л.: Гидрометеиздат, 1971, 168 с.

Световидов А. Н. К вопросу о росте и возрасте окуня, плотвы и щуки оз. Круглого // Русск. зоол. журн., 1929, т. 9, вып. 3, с. 17—25.

Сергеев Г. А., Янущи Д. А. Статистические методы исследования природных объектов. Л.: Гидрометеиздат, 1973, 300 с.

Сиверцев А. П. Различия в росте карпов двухлетков, полученных от производителей разного возраста // Докл. ТСХА, 1963 а, вып. 95, с. 293—296.

Сиверцев А. П. Некоторые показатели роста карпов // Докл. ТСХА, 1963, вып. 90, с. 192—197.

Сипачев С. Г. Ритмичность роста животных. Тюмень.: Изд. Тюменского пединститута, 1970, 351 с.

Сметанин М. М. Алгоритм определения погрешностей показателей относительной скорости роста рыб // Рыбное хозяйство, 1979, № 3, с. 74—76.

Сметанин М. М. К математическому анализу изменений оптической плотности чешуи рыб // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1976, № 31, с. 66—69.

Сметанин М. М. Рост рыб как один из показателей состояния популяции // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 32 (35). Л., Наука, 1978, с. 43—54.

Сметанин М. М. Статистический подход к анализу роста рыб: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М.: ИЭМЖ АН СССР, 1983. 16 с.

Сметанин М. М. Количественные аспекты роста рыб. ИБВВ РАН им. И. Д. Папанина, Борок, 1987, 153 с. — деп. в ВИНТИ, № 8875—В 87.

Сметанин М. М., Баканов А. И. О статистической и систематической ошибках R/V коэффициента // Проблемы экологии Прибайкалья, ч. 1, Иркутск, 1979, с. 167—168.

Сметанин М. М., Баканов А. И. Об использовании среднего арифметического и среднего геометрического в гидробиологии и ихтиологии // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1980, № 48, с. 74.

Сметанин М. М., Гордеев Н. А. К оценке объема выборки при изучении роста рыб // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1977, № 34, с. 79—83.

Сметанин М. М., Касьянов А. Н. Об использовании метода накопления при анализе оптической плотности чешуи рыб // Биол. внутр. вод, Информ. бюл., 1979, № 41, с. 79—82.

Сметанин М. М., Касьянов А. Н. К применению метода главных компонент для анализа роста рыб // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980, с. 128—129.

Сметанин М. М., Касьянов А. Н. О фотометрии регистрирующих структур рыб // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1979 б, № 43, с. 4—6.

Сметанина Т. Л., Сметанин М. М., Гончаров А. И. К автоматизации обработки информации о склеритной структуре чешуи рыб // Биол. внутр. вод, Информ. бюл., 1975, № 28, с. 61—63.

Сметанин М. М. К оценке точности определения возраста рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 63—74.

Сметанин М. М. О количественных методах районирования водоемов // Экологическое районирование пресноводных водоемов. Рыбинск, 1990, с. 42—56.

Сметанин М. М. О статистической оценке точности показателей темпа роста рыб // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1979 а, № 41, с. 74—79.

Сметанин М. М. Погрешности количественных показателей роста рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 43—62.

Сметанин М. М. К моделированию некоторых параметров формирующихся биологических систем // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1978 б, № 38, с. 89—92.

Сметанин М. М. К оценке среднеквадратических погрешностей показателей роста рыб // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980, с. 126—128.

Сметанин М. М. О вероятностном подходе к анализу роста животных // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1980 б, № 48, с. 5—7.

Сметанин М. М. О сопоставлении показателей относительной скорости роста рыб // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1980 а, № 45, с. 38—41.

Сметанин М. М. О типах нестационарности склеритных рядов чешуи рыб // Тр. IV конф. молодых ученых, М., 1980, с. 151—154. (Рукопись деп. в ВИНТИ, № 68—80 деп).

Сметанин М. М. Пространственная структура гидробионтов // Экологические факторы пространственного распределения и перемещений гидробионтов. С.-Петербург, Гидрометеиздат, 1993, с. 11—16.

Сметанин М. М., Володин В. М. Об оценке погрешностей плодовитости рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 75—82.

Сметанин М. М., Касьянов А. Н. К применению метода главных компонент для анализа роста рыб // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980, с. 128—129.

Сметанин М. М., Касьянов А. Н. О фотометрии регистрирующих структур рыб // Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1979 б, № 43, с. 4—6.

Сметанин М. М. Об оценке неопределенности параметров роста рыб // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 1983. с. 15—17.

Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская А. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб // Тр. СевНИОРХ, 1972, т. 7, с. 168.

Смуров А. В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1975, т. 54, вып. 2, с. 283—289.

Смуров А. В., Романовский Ю. Э. Новое трехпараметрическое статистическое распределение и более общее выражение индекса агрегированности K_A , имеющего экологический смысл // Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 14—150.

Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971—1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 170—213.

Суслов И. П. Общая теория статистики. М.: Статистика, 1970, 304 с.

Суханов В. В. Стохастическая модель роста рыб // *Вопр. ихтиол.*, 1980, т. 20, вып. 4 (123). С. 615—624.

Суханов В. В., Тиллер И. В. 2000. Спектральный анализ колебаний уловов лососевых рыб Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 40. № 2. С. 11—21.

Терещенко К. К. Вобла, ее рост и плодовитость // *Тр. Астрах. ихтиол. лаб.*, 1913, т. 3, вып. 2, с. 127.

Терещенко К. К. Лещ (*Abramis brama* (L.)) Каспийско-Волжского района, его промысел и биология // *Тр. Астрах. ихтиол. лаб.*, т. 4, вып. 2, с. 159.

Терсков И. А., Ваганов Е. А. Закономерности роста чешуи и анализ особенностей возрастных и сезонных изменений линейного роста рыб // В кн.: *Анализ динамики роста биологических объектов*. М., 1978, с. 92—105.

Терскова М. И. Исследование параметров, характеризующих динамику развития куриного эмбриона // *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук*, 1970, т. 3, № 15, с. 108—118.

Терскова М. И. О применении параболического закона для описания параметров, характеризующих рост зародышей птиц // *Количественные аспекты роста организмов*. М., Наука, 1975, с. 70—82.

Терскова М. И. ступенчатое параболическое уравнение роста зародышей птиц // *Анализ динамики роста биологических объектов*. М., Наука, 1978, с. 5—15.

Тутубалин В. Н. Границы применимости (вероятностно-статистические методы и их возможности). М.: Знание, 1977, 64 с.

Тутубалин В. Н. Теория вероятностей. М.: МГУ, 1972, 231 с.

Тюрин П. В. Рыбохозяйственная классификация водохранилищ и методика определения их продуктивности // *Изв. ГОСНИОРХ*, 1961, т. 50, вып. 3, с. 1—24.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964, 323 с.

Федоров В. И. Ритмичность роста животных // *Тр. Чкаловского с.-х. ин-та им. А. А. Андреева*, 1947, вып. 3, с. 1—36.

Федоров В. И. Рост, развитие и продуктивность животных. М.: Колос, 1973, 271 с.

Ферстер Г. Самоорганизующиеся системы // *Самоорганизующиеся системы*, М., 1964, с. 70—77.

Харкевич А. А. Теория информации. Опознание образов // *Избранные труды*, Т. 3, М.: Наука, 1973, 524 с.

Хаслер А., Швассман Х. Ориентация у рыб по солнцу на различных широтах // *Биологические часы*. Мир, 1964, с. 630—647.

Хованов Г. М. 1972. О применении теории информации и методологии биологического исследования // *Математические методы в биологии*. М.: МГУ. С. 59—78.

Холодов Ю. А. образование условных рефлексов на магнитное поле у рыб// Тр. Совещания по физиологии рыб. 1958, с. 82—83.

Цветков Э. И. Нестационарные случайные процессы и их анализ. М.: Энергия, 1973, 129 с.

Чугунов Н. Л. Определение возраста и темпа роста рыб по костям// Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск, 1926, с. 1—16.

Чугунова Н. И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма// Труды ВНИРО, 1951, т. 18, с. 153—170.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб// М.: Изд-во АН СССР, 1959, 164 с.

Чугунова Н. И., Ассман А. В., Макарова Н. П. Рост и динамика жирности у рыб как приспособительные процессы (на основании экспериментального исследования сазана в дельте Волги)// Вопросы экологии рыб. 1961, М., Тр. ИМЭЖ, вып. 39, с. 96—182.

Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М., Наука, 1980, 284 с.

Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: ИЛ, 1963. 830 с.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных, М. — Л., 1935. С. 6—8.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. 1968, 221 с.

Шмальгаузен И. И. О закономерностях роста у животных. Природа, № 9, 1928, с. 815—838.

Шмидт П. Ю. Миграции рыб. Изд. АН СССР, 1947, 363 с.

Шульман Г. Е. Физико-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая промышленность, 1972, 367 с.

Шульман Г. Е., Коккоз Л. М. Особенности белкового роста и жиронакопления черноморских рыб // Биология моря. Киев, 1968, вып. 15. С. 30—42.

Юданов К. И., Калихман И. Л. Методы определения плотности рыбных скоплений// Вопросы промысловой гидроакустики. М., Знание., 1981, с. 31—48.

Яновский З. М. Земной магнетизм. М., Наука, 1958, 258 с.

Alle W. C., Finkel A. J., Hoskins W. H. The growth of goldfish in homotypically conditioned water: A population study in mass physiology.// J. Exper. Zool., 1940, v. 84, № 3, p. 417—443.

Alle W. C., Greenberg B., Rosenthal G. M., Frahk P. Dsome effects of social organization on growth in the green sunfish, *Lepomis cyanellus*.// J. Exper. Zool., 1948, v. 108

Alm G. Connection between maturity sire and age in fishes. // Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1959, Rept. № 40, p. 197.

Backman G. Das Wachstumsproblem. // *Ergebn. Physiol.*, 1931, № 33, s. 883—973.

Backman G. Wachstumsverlauf und Wachstumsfunktionen. // *Scand. arch. Physiol.*, 1932, № 64, s. 127—170.

Balon E. K. On relative indexes for comparison of the growth of fishes. // *Vestnik Cs.spol. Zool.*, 1964, № 28 (4).

Balon E. K. Age and growth of *Hydrocynus vittaruss* Castelnau, 1861 in Lake Kariba, Sinasongwe area. // *Fash. Res. Buii. Zambia*, 1971, v. 5, p. 89—115.

Balon E. K. Possible fish stock size assessment and available production survey as developed on Lake Kariba. // *Afr. J. Hydrobiol. Fish.*, 1972, v. 2, p. 45—73.

Balon E. K. The eels of Lake Kariba: distribution, taxonomic status, age, growth and density. // *J. Fish. Biol.*, 1975, v. 7, p. 797—815.

Bandy J. P., Cowan J., Wood A. J. Comparative growth in four races of black-tailed deers (*odocoileus hemionus*). // Part 1. Growth in body weight. - *Canad. J. Zool.*, 1970, v. 48, № 6, p. 1401—1410.

Bertalanffy L. von. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. I Allgemeine Grundlagen der Theorie; Mathematische und physiologische Gesetzmäßigkeit des Wachstums bei Wassertieren. // *Wilhelm Roux Arch.*, 1934, b. 131, № 4, s. 613—653.

Bertalanffy L. von. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws II.) // *Human Biol.*, 1938, p. 181—213.

Bertalanffy L. von. Quantitative Laws in metabolism and growth // *Quart. Rev. Biol.*, 1957, v. 32, № 3, p. 217—231.

Bewerton R. J. H., Holt S. J. On the dynamics of exploited fish populations // *Fishery Invest.*, 1957, ser. 2, v. 19, p. 533.

Bilton H. T., Jenkinson D. W. Comparison of the otolith and scale method for ageing sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum (*O. keta*) salmon // *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1968, v. 25, p. 1067—1069.

Brody S. Bioenergetics and growth. With special reference to the efficiency complex in domestic animals, 1945, N. Y., Yafner, p. 1023.

Brown M. E. The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). II. The growth of two-year-old trout at a constant temperature of 11,5 C // *J. Exper. Biol.*, 1946 b, v. 22, p. 130—144.

Brown M. E. Experimental studies on growth // In: *The physiology of fishes*, 1957, v. 1, N. Y., Acad. Press, p. 361—400.

Burkett R. D., Jackson W. B. The eye lens as an age indicator in freshwater drum // *Amer. Midland Natur*, 1971, v. 856, № 1, p. 222—225.

Carlin B. Taggins of salmon smolts in the river Langun // *Inst. Freshwater Res. Rept.*, № 36, 1955, p. 143—167.

Chervinski J. Study of the growth of *Tilapia galilaea* (Artemis) in various saline concentrations // *Bamidgeh Bull. Fish. Culture Israel*, 1961, v. 13, № 3, p. 71—74.

Ciepielewski W. Okreslania wieku wegwrra (*Anguilla anguilla* L.)// Rosz. nauk pol., 1975, № 2, p. 27—33.

Cloern J. E., Nichiols F. N. A von Bertalanffy Growth model vilth a seasonally varying coefficient// J. Fish. Res. board Can., 1978, v.35, № 11, p. 1479—1482.

Cole L. C. Some features of random population cycles// Journ. of Wildlife Management(Manasha, Wisconsin), 18, 1954, p. 131—190.

Daget G. Memoirs sur la biologie des poissons du Niger Moyen. I. Biologie et croissance des especes geure *Alestes*.// Bull. Unst. fr Afr. noire, 1952, v. 14, № 1, p. 191—225.

David F. N., More P. G. Notes of contagious distiributions in plant populations.— Ann. Botany, N. S., 1954, 18, p. 47—53.

Dahl K. The age and growth of salmon and trout in Norway as shown by their scales.// In: The salmon and Troud Association L., 1910, p. 141.

Eisler T. The influence of light on the early growth of Chinook salmon.// Growth, 1957, v. 21, p. 197—203.

Farbridge, K. J., and Leatherland, J. F. Lunar cycles of coho salmon (*Onchorhyncus kisutch*). I. Growth and feeding// J. Exp. Biol. 1987. Vol. 129. PP. 165—178.

Finkelstein S. L. Age and growth of scup in the waters of Eastern Long Island.// N. Y. Fish and Game J., 1969, v. 16, № 1, p. 84—110.

Frost E. E., Kipling C. The determination of the age and growth of pike (*Esox lucius* L.) from scales and operculas bones.// J. cons. perm. int. pour. l expolor de mer., 1959, v. 24, p. 314—341.

Gamito, S. Growth models and their use in ecological modelling: an application to a fish population // Ecological Modelling 1998 , Vol. 113, pp. 83—94.

Gemzoe K. J. Age and rate of growth of the eel.// Report Danish Biol. Sta., 1968, v. 14, p. 10—39.

Gerking S. D. Annual cycle, growth potetual, and growth compensation in the bluegill sunfish in Northern Indiana Lakes//J. Fish. Res. Bd. Can., 1966, v. 23, № 12, p. 1923—1956.

Girling, A. J. Periodograms and spectral estimates for rhythm data // Biol. Rhythm Res. 1995 vol . 26, pp. 149—172.

Graham M. Studies of age determination in fish. Par II. A survey of the literature// Fish. Invest. Ser. 2, L., 1929, v. 11, № 2, p. 50.

Grime J. P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens// Science. 1997. Vol. 277, № 5330, p. 1260—1261.

Grobe N. Optische und shemische Einflusse der Besiedlungsdichte auf das Wachstum von *Xiphophorus helleri guentheri*.// Zool. Jarb. Physuol., 1968, № 74, s. 233—245.

Gross W. L., Roelofs E. W., Fromm F. O. Influence of photoperiod on growth of green sunfish *Lepomis cyanellus*.// J. Fish. Res. Bd. Can., 1965, v. 22, № 6, p. 1379—1386.

Hoffbauer C. Die Alterbestimmung der Karpfen an seiner Schuppe.// Allgemeine Fischerei-Zeitung, 1898, № 19, s. 341—343.

Hoffbauer C. Die Alterbestimmung des Karpfen an seiner Schuppe.// Allgemeine Fischerei-Zeitung, 1900, v. 25, № 8, s. 135—139.

Hoffbauer C. Weitere Beiträge zur Bestimmung des Alters und Wachstumsverlaufs an der Struktur der Fisch-Schuppe.// In: Jahresbericht der teishwirtschaftliche versuch Station zu Trachenberg, 1901, s. 50.

Hoffbauer C. Zur Alters und Wachstumserkennung der Fische nach der Schuppe.// Allgemeine Fischerei-Zeitung Jahrgang, 1904, v. 29, s. 242—244.

Hoffbauer C. Weitere Beiträge zur Alters und Wachstumsbestimmung der Fische spez. der Karpfens.// Zeitschrift für Fischerei, 1905, Bd. 12, s. 111—142.

Hoffbauer C. Hatersuchungsergebnisse über Alters und Wachstumserkennung nach der Schuppe.// In Stenograph. protocoll über Verhandlungen des Intern. Fischeri. Kongress. Wien, 1906, s. 131—134.

Hosn W. A., Dutilleul, P., Boisclair, D. Use of spectral analysis to estimate short-term periodicities in growth rates of brook trout *Salvelinus fontinalis* //Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997, vol. 54; pp. 1532—1541.

Ichihara T. Photometric method for counting laminae earplug of baleen whale.// Sci. Rep. whales. Rest. Inst., Tokiyo, 1963, № 17, p. 37—48.

Jhingran A. G. Validity of scale as age indicator in *Setipinna phasa* (Hamilton) and interpretation of salmonoid bands and spawning marks.// Proc. Indian. Nat. Sci. Acad. B., v. 37, № 4, p. 234—262.

Johnston H. W. Scales of the Tay salmon as indicative of age, growth and spawning habit.// In: 23-d Ann. Rep., Fishery Board of Scotland. 1905, Part II, p. 63—64.

Johnston H. W. The scales of salmon.// In: 25-th Ann. Rep. Fish. Bd. of Scotland, 1907, Part II, p. 54—66.

Johnston H. W. The scales of salmon.// In: 26-th Ann. Rep. Fish. Bd. for Scotland, 1908, Part II, p. 62—64.

Johnston H. W. The scales of salmon.// In: 28-th Ann. Rep. Fish. Bd. for Scotland, 1910, Part II, p. 21—24.

Kamal M. Y. Studies on the age and growth of *Cirrhina mrigala* (Hamilton) from the River Yamuna at Allahabad.//Proc. Nat. Inst.India, B., v. 35, № 1, p. 72—92.

Kawashima R., Kyuushin K. On the analysis of chum salmon scale pattern by use of auto-correlation coefficient.//Bull. of Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 1964, v. 15, № 1, p. 25—33.

Kennedy M., Fitzmaurice P. Some aspects of the biology of gudgeon *Gobio gobio* (L) in Irish waters.//J. Fish. Biol., 1972, v. 4, № 3, p. 400—425.

Kinne O. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lilijo II. Über die Houtungsfrequenz ihre Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt, sowie über ihr Verhalten bei isoliert gehaltenen und amputierten Versuchtieren.// Zool. Abt. I, Bd. 64, s. 183—206.

Knight W. Asymptotic growth: an example of nonsense disguised as mathematics.//J. Fish. Res. Bd. Can., 1968, v. 25, № 6, p. 1303—1307.

Knight W. A formulation of the von Bertalanffy growth curve when the growth rate is roughly constant.//J. Fish. Res. Bd. Can., 1969, v. 26, № 11, p. 3069—3072.

Koo T. S. Y. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means.//In: Studies of Alaska red salmon, 1962, p. 49—121.

Kruger F. Das Asymptotische Wachstum der Fische in Nonsens?// Helgolander wiss. Meeresuntersuch., 1969, Bd. 19, № 2, s. 205—215.

Kruger F. Probleme der mathematischen Darstellung der Fischwachstums.//Ber. Dtsch. Kom. Meeresforsch. Bd. 21, 1970, № 1—4, s. 224—233.

Kutty M. K. Some modification in the Beverton and Holt model for estimating the yield exploited fish populations.// Proc. Nat. Inst. Sci. India, v. 34, № 6, p. 293—302.

Krizeneoka-Pubankova A. Studie o vztahu mezi delkou a vahou u okouna ricniho (*Perca fluviatilis* L.).//Vestnik Ceskoslovenske zoologické společnosti acta societatis zoologicae bohemo-slovenicae svacek, 1952, № XVI.

Lea E. On the method used in the herring investigations.// J. cons. perm. int. pour. l'explor. de la mer, 1910, № 53, p. 7—174.

Le Gren E. D. The determination of age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone.// J. Anim. Ecol., 1947, v. 16, p. 188—204.

Lee R. M. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales.//Fish. Investig. Ser., 1920, v. 4, № 2, p. 1—32.

Letcher Benjamin H., James A. Rice, Larry B. Crowder, Fred P. Binkowski Size- and species-dependent variability in consumption and growth rate of larvae and juveniles of three freshwater fishes //Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1997, Vol. 54, pp. 405—414 .

Linfild R. S. J. The errors likely in ageing roach *Rutilus rutilus* (L.) with special reference to stunted populations.// Ageing of Fish, Proc. Sympos. Reading, 1973, p. 167—172.

Lockwood S. J. The use of the Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish.// L. Conseil perman. internat. explorat. mer., v. 35, № 2, p. 175—179.

MacDowell E. C., Allen E., MacDowell C. G. The prenatal growth of the mouse.// J. Gen. Physiol., 1927, v. 11, № 1, p. 57—70.

Major R. L., Mosher K. H., Mason J. E. Identification of stocks of pacific salmon by means of scale features.// In: The stock concept in pacific salmon, Univ. Brit. Columbia, 1972, p. 209—231.

Mason J. E. A semi-automatic machine for counting and measuring circles on fish scales.// Ageing of Fish. Proc. Sympos. Reading. 1973, p. 87—103.

Mathews C. P., Willians W. P. Growth and annual check formation of dace, *Leuciscus leuciscus* (L) // *J. Fish. Biol.*, v. 4, № 3, 1972, p. 363—367.

McAllister C. D. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production// Symposium on marine food chains. Univ. of Aarhus Denmark, Co. 5, 1968, p.

Medawar P. B. Discussion of growth and new growth // *Proc. Poy. Soc. Med.*, 1942, v. 35, p. 500.

Medawar P. B. Site, shape and age // *Essays on Growth and Form.* Oxford Univ. Pres, 1945, p. 157—187.

Menon M. D. The use of baues , onher otoliths in determinating the age and growth. — rete of fishes.// *J. cons. perm. int. pour. K'explor de la mer.*, 1950, v. 16, № 3, p. 311—340.

Micha J. C. Densite de population age croissance du barbeau *Barbus* (L.) et de l ombre *Thymallus thymallus* (L.) dans l'Onthe // *Ann. Hydrobiol.*, 1971, v. 2, № 1, p. 47—68.

Miller R. B. Movements of cutthroat trout after . different periods of retention upstream and downstream from their homes// *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1954, v. 20, № 4, p. 457—470.

Mohr E. Uder Alterbestimmung und Wachstum beim Zander (*Lucioperca sandre* Cuv.)// *Zeitschrift Fischerei, neue Folge*, 1916, Bd. 2, s. 89—105.

Morisita M. Measuring og the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns.// *Mem. Fac. Sci .Kynshu Univ.*, 1959, ser. E, 2, № 4, p. 215—235.

Minot C. S. The problem of age, growth and deiath.// London: Murray, 1908, p. 280.

Murray H. A. Physiological ontogeny. A Chicken embryos. III. Weight and growth rate as function of age.// *J. Gen. Physiol.*, 1925, v. 9, № 1, p. 39—48.

Neave F. Notes of the seaward migration of the pink and chum salmon // *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1955, v. 12, № 4, p. 549—580.

Ottestad P. A mathematical method for the study of growth.//*Essay on Population.* Hvalrad., Skr., 1933, № 7, p. 30—54.

Parker R. R., Larkin P. A. A concert of growth in fishes.//*J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1959, v. 16, № 5, p. 721—745.

Petersen C. G. J. Eine Methode zur Bestimmung des Alters und Wuches. der Fische.-Mitt. Dtsch. Seefischerei- Vereins, 1895, Bd. 11, № 8.

Pitcher T. J., Macdonald P. D. M. Two models for seasonal growth in fishes// *J. Appl. Ecol.*, 1973, v. 10, № 2, p. 599—606.

Prigogine J., Wame J. M. Biologie et thermodynamique des phenomenes irreversibles// *Experientia*, 1946, v. 2, № 11, p. 451—453.

Ricker W. E. Further notes on fishing mortality and effort.// *Coreia*, 1944-, № 1, p. 23—44.

Rollefsen G. Observations on the cod and cod fisheries of Lofoten.//Rapp. et proces-verbaux reunions, 1954, v. 136, p. 40—48.

Sato et al. Variation in the scale characteristics of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on the Northern Pacific area// Internat. North. Pacific Fishery commis., 1958, № 214.

Sato R. The use of probability paper for the graphical analysis of percentage composition of chum salmon With different scale characteristics-Topoku J. Agricult. Res., 1959, v. 10, № 1, p. 75—87.

Schwassman H. O. Breamer W. The effect of experimentally changed photoperiod of the sun-orientation rhythm of fish // *Physiol. Zool.*, 1961, v. 34, № 3, p. 290—312.

Shaw G. The effect of biological conditioned Water upon rate of growth of fishes and amphibia // *Ecology*, 1932, v. 13, № 3, p. 263—278.

Sprent P. The mathematics of size and shape.// *Biometrics*, 1972, v. 28, № 1, p. 23—37.

Steinmetz B. Scale reading and back-calculation of bream *Abramis brama* (L.) and rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.) // *Ageing of Fish. Proc. Symp. Reading*, 1973, p. 148—157.

Stewart B. M. The growth of two population densities of preadult blue gourami. *Trichogaster trichopterus*, in reflecting and non-reflecting aquarium.// *Growth*, 1974, v. 38, № 2, p. 219—224.

Svedberg T. Ett bidrag till de statistiska metodernas användning inom vaxtbiologien // *Svensk bat. Tidskrift*, 1922, № 1, p. 1—8.

Sych R. Elements of the theory of age determination of fish according to scales. The problem of validity//European Hand Fisheries Advisory Commission, 70 sc, 1970, p. 1—3.

Tanaka S. The effect of reduction of fishing effort on yield // *Journ Fish. Res. Board. Canada*, 1962, vol. 19, № 4, p. 521—529.

Taylor L. R. Aggregation, variance and the mean.// *Nature, Lond.*, 1961, 189, № 4766, p.732—735.

Thompson H. Problems in haddock biology. With special reference to the validity and utilization of the scale theory.I. Preliminary report// *Fish. Bd. Scotland, Sci., Invest.*, 1923, № 5, 78 p.

Thorn Richard. Assessment of population abundance by hydroacoustics *Biol. Oceanogr.*, 1983, 2, № 2—4, p.253—262.

Tyler R. E., Kilambe R. V. Temperature-light effects on growth, food conversion efficiency and behaviour of blue catfish, *Ictalurus furcatus* (Le Sueur). *Proc. 26 th Annual Conf. Southeast Assoc. Game and Fish Commis., Knoxville*, 1972, Columbia, p. 553—565.

Wallace D. C. Age, growth, year class strength and survival rates of the white perch, *Norone americana* (Gmelin) in the Delaware River in the vicinity of Artificial Island// *Chesapeake Sci.*, 1972, v. 12, № 4, p. 204—218.

Walker T. I., Hasler A. D. Detection and discrimination of odors of

aguatic plants by the bluntnose minnow (*Hgdoorhynchus notatus* Raf.). *Physiol. Zool.*, v. 22, 1949, p. 150—165.

Walls G. The vertebrate eye and itese adaptive ratiation.-Grandbrook Inst. Sci., Bull. 19, 1942, p.

Watt K. E. F. The conceptual formulation and mathematical solution of practical problems in population input-output dynamics. In: The exploitation of the natural animal populations. 1962, Oxford, p. 270—301.

Waters W. E. A guantitative measure of agggregation in insects. — *J. Econ. Entomology*, 1959, 52, № 6, p. 1180—1184.

Weatherley A. H. Growth and ecology of fish populations.// *L.* — *N. Y.*, 1972, p. 293.

Winge O. On the value of the rings in the scales of the cod as a means of age determination. Illustrated by marking experiments.// *Medd. Komm. Havunders.*, 1915, v. 4, № 8, p. 1—21.

Wirtz P. The influence of the sight of a conspecifics on the growth of *Blennius pholis* (Pisces, Teleosted)// *J. Compar. Physiol.*, v. 91, № 2, p. 161—165.

Wirtz A., Acker W. A microprocessor bosed ecko integration sistem for fisheries resenreh.-*Oceans 80 Xnt*, Forum Ocean Eng., Scattle, Wash, 1980, New. York, 1979, p. 392—397.

Wood A. J., Cowan J. McT, Nordan H.C. Periodicity of growth in unqu lates as shaown by deer of qenus *odocoiles*// *Canad. J. Zool.*, 1962, v. 40, № 4, p. 593—603.

Yamanaka I. The effect of size restriction on yield // *Ann. Rept. Japan. sea Res. Lab.*, 1, 1954, p. 514—522.

Yamagishi H. Growth relation in some small experimetal populations of rainbow trout fry, *Salmo gairdeneri* Richardson with special reference to social relations amond individuals // *Jpan. J. Ecol.*, 1962, v. 12, № 2, p. 43—53.

Van Utrecht W. L., Schernkan E. Y. On the analysis of the periodity in the growth of scales, wertebate and other hard structures in a teleost.// *Aquacult.*, Amsterdam, 1972, v. 1, p. 293—316.

Yu M., Perlmutter A. Growth inhibiting factors in the zebrafish, *Brachydanio rerio* and the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* // *Growth*, 1970, v. 34, № 2, p. 153—157.

Zotin A. J., Zotina R. S. Thermodynamic aspects of developmental biology // *J. Theoret. Biol.*, 1967, v. 17, № 1, p. 57—75.

Zotina R. S., Zotin A. J. Towardz a phenomenological theory of growth.// *J. Theoret. Biol.*, 1972, v. 35, № 2, p. 213—225.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава I. Обзор количественных методов, применяемых в экологии рыб	7
1.1. Количественные аспекты роста рыб.....	7
1.2. Описание пространственного распределения рыб	20
1.3. Изучение миграций	22
1.4. Методы анализа динамики численности.....	32
Глава II. Применение статистических методов при анализе роста рыб	35
2.1. Стохастичность параметров роста.....	35
2.2. Анализ циклической природы роста.....	51
2.3. Статистическое описание показателей роста.....	59
2.4. Вероятностное описание связей между параметрами роста рыб...	79
2.5. Оценка точности и выявление возможностей объективизации определения возраста рыб.....	88
Глава III. Статистическое описание пространственного распределения рыб	108
3.1. Оценка ошибок репрезентативности индексов агрегированности.....	108
3.2. Основные закономерности пространственного распределения рыб в водохранилищах	115
3.3. Анализ статистической структуры изменений плотности пространственного распределения рыб во внутренних водоемах.....	122
3.4. Влияние факторов среды на пространственное распределение рыб.....	127
Глава IV. Вероятностное описание миграций рыб	135
4.1. Статистическая трактовка ориентации рыб при миграциях.....	135
4.2. Анализ двигательной активности	138
4.3. Вероятностные модели миграций	139
Глава V. Статистический подход к анализу динамики численности рыб	148
5.1. Вероятностное описание структуры популяций.....	148
5.2. Использование информационных показателей при анализе динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах.....	151
5.3. Оценка точности количественных показателей плодовитости: убыли и смертности рыб	159
5.4. Выявление и интерпретация статистической структуры колебаний уловов промысловых рыб во внутренних водоемах.....	166
Заключение.....	173
Список литературы.....	176

СМЕТАНИН М. М.

**СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ
В ЭКОЛОГИИ РЫБ**

Сдано в набор 2.11.02. Подписано в печать 15.01.03. Формат 60×84¹/₁₆.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. п. л. 12,5. Тираж 100 экз. Заказ 3824.

Отпечатано в ОАО «Рыбинский Дом печати»
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.