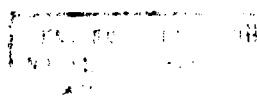


С6

ИБВВ

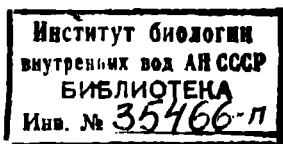
**ОЦЕНКА ПОГРЕШНОСТЕЙ
МЕТОДОВ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ
И ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ**

Труды, вып. 49(52)



ОЦЕНКА ПОГРЕШНОСТЕЙ
МЕТОДОВ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ
И ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ

Рыбинск — 1982



АННОТАЦИЯ

«Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований» (Труды Института биологии внутренних вод АН СССР), вып. 49(52), Рыбинск, 1982, 10 п. л.

Сборник содержит статьи, посвященные решению актуальных вопросов оценки точности и репрезентативности методов, применяемых в полевых и экспериментальных гидробиологических и ихтиологических исследованиях. Дана классификация погрешностей и разобраны основные источники их возникновения. Показано влияние ошибок в исходных данных на точность окончательных результатов. Приводятся новые методы оценки точности биоэнергетических расчетов, показателей роста рыб и их численности. Освещены вопросы влияния статистического распределения гидробионтов на точность их количественного учета.

Сборник рассчитан на широкий круг гидробиологов и ихтиологов, интересующихся вопросами использования современных количественных методов сбора и обработки биологических материалов.

ЗНАЧЕНИЕ РАБОТ ПО ОЦЕНКЕ ТОЧНОСТИ РЕЗУЛЬТАТОВ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Современная биология находится на сложном пути постепенного превращения из описательной науки в науку точную.

Этот процесс закономерно отражает ускорение общего хода развития биологических дисциплин в условиях научно-технической революции и характеризуется резким возрастанием требований к объективности выводов научной работы, так как временной интервал между сроками завершения исследования и внедрением его результатов в практику постоянно сокращается и любая допущенная исследователем ошибка может повлечь за собой серьезные негативные последствия для народного хозяйства.

Генеральной задачей экологии, как науки о взаимосвязях и взаимодействии сообществ растений и животных со средой, на ближайшее будущее является разработка теории создания измененной природы, т. е. теории сохранения и реконструкции существующих, создания новых экосистем, способных функционировать в преобразованных человеком условиях, и принципов управления составом и продуктивностью этих экосистем.

Постановка задачи в целом определяется потребностями развивающегося человеческого общества в продуктах питания и сохранении собственной удовлетворительной биологической среды.

Природоохранные и биопродукционные направления тесно взаимодействуют между собой и базируются на общем информационном материале, формируемом в рамках единой методологии системного анализа.

В формализованной и упрощенной схеме элементарной информационной ячейкой этого анализа выступают прямые и обратные связи: организм \rightleftharpoons фактор, а наиболее многокомпонентной — сообщество \rightleftharpoons среда.

В процессе изучения любой системы от организма до сообщества исследуются ее состав, структура и функции. Прежде всего определяются основные параметры жизнедеятельности организма (развитие, питание, рост, размножение, продолжительность жизни) и степень его эврибионтности (диапазон адаптационных возможностей к изменению среды).

Затем оценивается степень разнообразия организмов данного вида по изучаемым признакам (популяционный адаптационный потенциал) и выясняются половые, возрастные, трофиче-

ские и этологические внутривидовые связи (структурно-организационный стандарт популяции); на этой основе определяются основные биопродукционные индексы популяции: численность особей, их биомасса и баланс трансформации энергии.

На уровне сообщества (биоценоза) исследуются межвидовые связи (взаимовлияние разновидовых особей и их групп на адаптационный потенциал, структурно-организационный стандарт и биопродукционный индекс популяций), выражаемые в обобщенных показателях силы угнетающего или стимулирующего воздействия.

На уровне сообщества сообществ (биогеоценоза) и биосферы (сообщества биогеоценозов) определяются генеральные показатели устойчивости и надежности функционирования экосистем, а также ее социально-экономический потенциал.

Очевидно, что управляемой должна быть основная функция экосистемы — ее биопродуктивность, а само управление заключается в направленном изменении (реконструкции) среды, состава и продукционного качества элементов сообщества. Исходная информация для этого собирается на всех уровнях экологических исследований экосистем, но основной вклад в теорию и практику сегодня вносят обобщенные данные об адаптационном потенциале, структурно-организационном стандарте, биопродукционном индексе популяций видов, входящих в сообщество и показателях силы межвидового воздействия на эти величины.

Основные трудности, с которыми встречаются исследователи в процессе сбора и обработки экологической информации, заключается в том, что еще далеко не все применяемые в исследовательской практике понятия переведены в ранг количественных показателей, т. е. моделей, устанавливающих что и каким образом подлежит измерению и даст числовое выражение рассматриваемому явлению.

Известно, что переход от понятий к показателям это не формальный прием, а сложный процесс теоретического и эмпирического познания [8] и этому переходу поддаются, по мере накопления данных, все понятия.

По способу получения методы измерений показателя делят на прямые, косвенные и совместные [2].

При прямых измерениях определяемая величина сравнивается с единицей измерения непосредственно или с помощью прибора, т. е. искомое значение исходит прямо из опытных (полевых) данных.

При косвенных измерениях искомая величина вычисляется по результатам прямых измерений других величин, которые связаны с ней функциональной зависимостью.

При совместных измерениях находится зависимость между двумя или несколькими измеренными величинами разных признаков.

Эти три типа измерений применяются в исследовательской практике на всех уровнях познания закономерностей состава, структуры и функционирования экосистем. Обязательным элементом каждого измерения признака является оценка достоверности полученных величин. Недоучет этого, что часто имеет место в биологических исследованиях, во многом снижает их ценность и исключает возможность сравнительного анализа результатов, полученных разными авторами [1] в процессе весьма трудоемкой работы.

По степени надежности и точности расчеты, применяемые при экологических исследованиях, можно разделить на классы, аналогично тому, как это сделано [8] для анализа экономических систем (табл. 1—2).

Классы надежности расчетов

Таблица 1

Класс надежности	Степень надежности расчетов	Доверительная вероятность, %
А	Практически достоверные	99.7
В	С малым риском	95
С	Со средним риском	80
Д	С повышенным риском	60
Е	Азартные	50
Ж	Неопределенные	неизвестна

Классы точности расчетов (с вероятностью 0.95)

Таблица 2

Класс точности	Степень точности	Точность, %, если вариабельность измеряемой величины		
		большая	средняя	малая
I	Повышенная	до 5	до 3	до 1
II	Обыкновенная	5.1—15	3.1—10	1.1—5
III	Приближенная	15.1—25	10.1—20	5.1—10
IV	Ориентировочная	25.1—50	20.1—40	10.1—20
V	Прикидочная	50	40	20

Практически надежные результаты (классы А—С) получаются в настоящее время в процессе операций с легко измеряемыми признаками жизнедеятельности особи. Если при этом достаточно хорошо определен объем выборки, то достигается сравнительно высокая точность расчетов, лежащая по табл. 2 в пределах первых двух классов.

Обобщенные данные по популяционным признакам и показателям силы межпопуляционных воздействий не поднимаются пока по степени надежности выше класса С, а по точности — выше приближенной.

Изучение и оценка функций систем и взаимодействия структурных элементов в сообществах растений и животных, представляющих производные цепочек сложных связей или многомерных сетей этих связей, сейчас ведется путем сравнений с более простыми аналогами и процессами, иногда небиологического типа, или результатам дается только субъективная экспертная оценка. Надежность и точность количественных показателей, полученных на этом уровне анализа самые низкие и в лучшем случае как-то отражают лишь самую общую тенденцию хода процессов. В подобных ситуациях ошибки модели могут во много раз превышать ошибки репрезентативности и вычислять последние нет необходимости, однако масштабы возможной ошибки модели нужно обязательно оценить перед началом исследования (анализа), сопоставив полученную величину с заданной требованиями конечной цели данной работы, чтобы тем самым определить правомочность выводов и убедиться в целесообразности проведения исследования с использованием принятой модели.

Недоучет этого часто приводит к выполнению ненужной и даже вредной работы. Например, применением биопродукционной модели [3] в оценке использования рыбой кормовой базы водоемов [4, 5] с необходимой минимальной для этого типа рыбохозяйственных расчетов надежностью класса Д и точностью III—IV (табл. 1, 2) результат не достигается из-за накопления ошибок в определениях численности рыб и беспозвоночных и П/В коэффициентов, составляющих в сумме $\pm 126\%$, при вероятности 68% [7].

Выводы работ [4, 5] оказываются недостоверными, дают ошибочную оценку процесса и, будучи использованы в практике могут нанести прямой ущерб народному хозяйству.

К сожалению еще довольно часто высказывается мнение о ненужности оценки погрешностей многих биологических показателей, так как, дескать заранее известно, что они могут быть велики. Это в корне неверно. «Исследователь должен установить степень точности получаемых результатов и отметить это при их публикации, чтобы не вводить в заблуждение читателей» [1, стр. 206], «надо уметь смотреть правде в глаза... В каждой научной проблеме следует оценивать положение с той точностью, с которой это можно сделать» [7, стр. 205].

Установление большой ошибки результатов исследования нельзя рассматривать как негативный итог и неудачу работы, так как эта операция, выполняя важную методологическую роль, открывает путь к совершенствованию модели и способов анализа. В ряде случаев при большой ошибке измеряемого

признака весьма полезен многовариантный расчет по наименьшим, средним и наибольшим возможным значениям, на что указывал еще В. И. Ленин¹, говоря о хозяйственном планировании.

При прямых измерениях показателей экосистем ошибки могут определяться сравнительно легко и их величина в принципе может быть уменьшена до минимальных значений за счет разумного увеличения числа опытов (проб, измерений) и применения более точных средств измерения.

При косвенных измерениях может возникнуть такая ситуация, когда ошибка результирующего показателя, включающего в себя достаточно большое число исходных, может увеличиться до нежелательных величин, даже если ошибки отдельных исходных показателей не слишком велики. В значительной степени это происходит потому, что случайные ошибки, как это уже отмечено выше, обладают свойством накапливаться. Ошибки таких показателей могут быть уменьшены двумя путями.

1. Экстенсивным путем через увеличение числа повторностей измерений. Однако этот путь довольно быстро исчерпает свои возможности из-за значительного возрастания трудоемкости работ, так как известно, что для уменьшения ошибки в 2 раза количество повторностей должно быть увеличено примерно в 4 раза.

2. Переходом к оперированию блоками информации. Этот путь основан на совместных измерениях ряда параметров, в результате которого устанавливается зависимость между частными параметрами и искомым функциональным, измеряемым прямым методом. Например, установление зависимости между продукцией фитопланктона и концентрацией в воде хлорофилла или между первичной продукцией для данного типа водоема и его рыбопродукцией позволяет найти в дальнейшем ошибки этих интегральных показателей, пользуясь методиками выявления ошибок прямых и косвенных измерений. При этом интегральные показатели отдельных блоков сами выступают как исходные для вычисления величин более сложных связей, характеризующих функционирование всей экосистемы.

В предлагаемом вниманию читателей сборнике показаны способы и результаты оценок ошибок измерения ряда биологических признаков особи и популяции, выполненных в разных лабораториях Института биологии внутренних вод АН СССР самостоятельно и в содружестве со специалистами других учреждений и возможные пути уменьшения выявленных погрешностей.

¹ Ленин В. И. Доклад о замене разверстки натуральным налогом. ПСС, 1963, т. 43, с. 57—73.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов Ф. И. О точности вычислений. Избр. тр., М., 1971, т. 3, с. 205—213.
2. Дворяшин Б. В., Кузнецов Л. И. Радиотехнические измерения. М., 1978, 360 с.
3. Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968, 246 с.
4. Пидгайко М. Л. Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада. — В кн.: Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л., 1978, с. 112—114.
5. Пидгайко М. Л. Расчет дополнительной рыбопродукции Волжского каскада за счет резервов зоопланктона. — В кн.: Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л., 1978, с. 45—59.
6. Поддубный А. Г., Баканов А. И. О количественной оценке выедания бентоса рыбами. — Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 6, с. 888—896.
7. Серебрякова Г. И., Арцимович Л. А. Собр. соч., М., 1980, т. 6, с. 203—207.
8. Эдельгауз Г. Е. Достоверность статистических показателей. М., 1977, 277 с.

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ПОГРЕШНОСТЕЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Современный количественный подход к решению большинства экологических задач предполагает не только измерение изучаемых параметров, но и оценку точности исследования [7, 20, 21]. Экологический анализ проводят, как правило, выборочным методом. Из изучаемой совокупности объектов (обычно ее называют генеральной совокупностью) отбирают определенным образом некоторую часть и на основании этой части (выборки) делается заключение о генеральной совокупности. Это заключение производится с определенной вероятностью и имеет некоторую ошибку, которая может иметь несколько составляющих. Цель данной статьи — классификация ошибок, возникающих при экологических исследованиях, указание основных источников их возникновения и общих методов их оценки.

По одному из определений **измерение** — это нахождение значения величины опытным путем с помощью специальных технических средств [22]. Таким образом, количественное определение любой величины в гидробиологии и ихтиологии можно рассматривать как измерение этой величины.

В литературе довольно часто отождествляются слова «измерение» и «наблюдение», тогда как понятие «наблюдение» более широкое. Помимо измерений разных величин оно включает также созерцательное наблюдение, в процессе которого устанавливается факт каких-либо событий, подсчитывается их число, форма, цвет и другие характеристики, недоступные измерению [13]. Поэтому для количественных параметров в экологии, на наш взгляд, лучше применять термин «измерение».

Качество любого измерения характеризуется его погрешностью. Погрешностью измерения называется отклонение результата от истинного значения измеряемой величины [10, 12, 13, 22]. Истинное значение величины — то, которое идеальным образом отражает в качественном и количественном отношении изучаемое свойство объекта.

Например, для характеристики плотности организмов можно использовать число организмов, оказавшихся в ловушке. Однако, идеальным образом плотность организмов будет характеризовать их число на единичной площади или в единичном объеме.

Качество измерения характеризуется его точностью. Под точностью понимают качество измерения, отражающее близость

его результатов к истинному значению измеряемой величины [10, 12, 13, 22].

Точность и погрешность тесно связаны между собой. Чем больше точность, тем меньше погрешность. Оценка точности измерения есть часть любого исследования. Точность исследования принято оценивать через погрешность.

В иностранной англоязычной литературе часто используют два разных термина, переводимые одним словом «точность», «Precision» характеризует воспроизводимость метода, измеряемую повторными наблюдениями в той же выборке. Обычно она выражается через стандартную ошибку средней. «Assigasy» характеризует разницу между средним количеством, полученным при измерении объекта и количеством, имеющимся фактически [32].

Следует отметить некоторые отличия понятий «точность» и «погрешность» от понятий «репрезентативность», «достоверность» и «надежность». «Репрезентативность» — в статистике главное свойство выборочной совокупности, состоящее в близости ее характеристик к соответствующим характеристикам генеральной совокупности, из которой взята выборочная.

«Достоверность» — достаточная вероятность правомочного прогноза генеральных параметров [19].

«Надежность» — вероятность безошибочных прогнозов.

По форме погрешности разделяют на **абсолютные** и **относительные**.

Абсолютной погрешностью измерения называется погрешность, выраженная в единицах измеряемой величины. Если \bar{A} — истинное значение измеряемой величины, A — результат измерения, E — абсолютная погрешность измерения, то

$$E = \bar{A} - A \quad (1)$$

Относительная погрешность измерения — это погрешность, выраженная в долях истинного значения измеряемой величины:

$$e = \frac{\bar{A} - A}{\bar{A}} \quad (2)$$

Погрешности измерения вызываются разными причинами. Поэтому их принято разделять на систематические, случайные и промахи [10, 22].

Систематической называется та составляющая погрешности исследования, которая остается постоянной или закономерно изменяется при повторных измерениях. Источником систематической погрешности могут служить погрешности реальных средств и методов измерения, использование для вычислений недостаточно точных зависимостей или констант. Так, при трофологических расчетах в ихтиологии обычно принимается коэффициент усвоения пищи 0.8, тогда как в некоторых случаях он может

достоверно отличаться от этого значения. Обнаружение и устранение систематических погрешностей — нелегкое дело, требующее кропотливого и тщательного анализа метода измерений, проверки всех измерительных приборов и безусловного выполнения выработанных практикой правил ведения исследований. Если известна причина погрешностей, ее величина и направление, то она легко устраняется путем введения поправки. Однако, если величина поправки меньше 0.005 средней квадратической погрешности, то рекомендуется пренебрегать поправкой.

Бывает так, что известна причина, но неизвестна величина погрешности. В этом случае мы можем только оценить максимальную величину последней. Например, известно, что при изготовлении инструментов (к примеру линейек) обязательно при напесении делений возникает погрешность, ее величина и знак могут быть различными, но погрешность линейки не превысит половины цены деления.

Существуют систематические погрешности, связанные со свойствами объекта измерения. Такая погрешность может быть переведена в случайную, что иногда позволяет улучшить точность результата. Но для этого необходимо специальным образом организовать измерения. Для перевода систематической погрешности в случайную необходимо рандомизировать измерения по строго определенному правилу [5].

Например, изучается бентос на участке водоема, включающем два типа грунтов. Вначале оценивается средняя плотность организмов на каждом грунте, а затем для всего участка рассчитывается средневзвешенное значение. Если площади отдельных грунтов известны только приближенно, то при расчете средневзвешенной получается систематическая ошибка. В этом случае рекомендуется брать пробы по случайной сетке станций для всего исследуемого района. Это увеличит случайную ошибку, но избавит от систематической.

Случайной называется погрешность, которая изменяется случайным образом при повторных измерениях одной и той же величины.

Грубой ошибкой или промахом называется погрешность, существенно превышающая погрешность, оправдываемую условиями эксперимента, свойствами применяемых средств измерений, методом измерения. Например, оператор определил возраст рыбы как 13+, в журнал наблюдений записывает 3+, пропустив одну цифру.

В экономической литературе вводят понятие «тенденциозная ошибка» — приписки, сокрытия, заведомо ложная информация [26]. Формально она также относится к промахам.

Погрешность измерения, найденная тем или иным способом устраняется внесением соответствующих поправок. Очень часто погрешность точно найти нельзя, а можно только оценить ее значение. Задача оценивания погрешности результата измере-

ния и состоит в том, чтобы характеризовать степень неопределенности полученного результата. В связи с этим различают **доверительные и предельные** погрешности.

Если границы погрешности находят как отвечающие некоторой вероятности, то их называют доверительными границами погрешности результатов измерения или доверительной погрешностью.

Если при оценке границы погрешности есть основания утверждать, что погрешность, выходящую за эти границы встретить нельзя, то ее называют предельной погрешностью измерения, причем при асимметричном распределении вариантов максимальные погрешности со знаком «+» и «-» различны по величине. Например, по литературным данным модальное значение числа позвонков у леща *Abramis brama* (L) составляет 44, а возможный разброс от 37 до 47 [29]. Следовательно, можно принять что ошибка — $(\frac{+3}{-7})$ будет в этом случае предельной.

Поскольку погрешность измерения определяет лишь зону недостоверного результата измерения, то эти границы знать очень точно не требуется.

Возможные ошибки измерений еще делятся в зависимости от источника их возникновения на: ошибки объекта, приборные или инструментальные, методические, от внешних источников и личные [13].

Все ошибки, кроме методических, могут быть как систематическими, так и случайными.

Ошибки объекта обусловлены расхождением между реальным объектом измерения и его математической моделью. Дело в том, что любой объект явно или завуалированно заменяют некоторой математической моделью. Например, занимаясь морфометрией, измеряют расстояния между точками и линиями; между тем, реальные формы и границы объекта имеют более сложную конфигурацию.

Приборные или инструментальные ошибки обусловлены погрешностями средств измерения. Например, при учете бентоса на мягких илистых грунтах дночерпатель Петерсена (основное орудие сбора бентоса у отечественных гидробиологов) может занижать плотность организмов в 2 и более раз. Его модификация — дночерпатель. «Океан» при сборе морского бентоса может занижать данные в 10—400 раз [17].

Методические ошибки (теоретические) обусловлены неточностями применяемого метода измерения или обработки результатов. Например, при оценке плотности рыб при помощи контрольного орудия лова (трал или сети) может произойти насыщение орудия, вследствие чего исказится прямая зависимость между числом рыб в зоне облова и числом пойманных рыб.

Личные ошибки возникают из-за ограниченных возможностей органов чувств наблюдателя. Они очень сильно зависят от

внешних условий и опытности наблюдателя. Например, при измерении длин, если показания находятся посреди делений, то даже опытный наблюдатель будет всегда их либо завышать, либо занижать.

Деление ошибок в зависимости от источников их возникновения не всегда обладает полной определенностью: ошибки объекта иногда неотделимы от методических, а влияние среды часто проявляется через инструментальные ошибки. Например, в грунтах различной плотности уловистость одного и того же дночерпателя сильно варьирует, что обуславливает ошибки разной величины. Вместе с тем, такая классификация позволяет легче выделить основные источники ошибок, полнее их исследовать и оценивать.

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ОШИБКИ

Деление погрешностей на систематические и случайные закономерно и связано с различными методами их оценки. Для оценки случайной погрешности необходимо иметь несколько повторностей измерений величины, проведенных при неизменных условиях. Далее с применением методов статистики [10, 13, 16, 18, 19, 22]. находят среднеквадратическое отклонение и коэффициент вариации. При неизменности условий эксперимента коэффициент вариации будет ничем иным, как относительной погрешностью для вероятности 0.68 (при нормальном законе распределения результатов измерения). В данном случае оцениваются погрешности прямых измерений при непосредственном нахождении искомого параметра.

В гидробиологии и ихтиологии часто погрешности обусловлены применением неадекватных методов статистической обработки исходных данных. Существует ряд ограничений и условий которые должны выполняться, чтобы рассчитываемый статистический показатель отражал изучаемый объект с определенной точностью, на что часто не обращают внимания. Так, общепринятые статистические методы исходят из того, что обрабатываемые ряды данных стационарны, то есть статистические характеристики отдельных участков существенно не различаются. Но известно, что это условие в природных ситуациях выполняется не всегда. Например, некоторые ряды данных по бентосу оказываются нестационарными по математическому ожиданию, по дисперсии и по корреляционной функции [21]. В этом случае необходима предварительная стационаризация исходных данных соответствующими методами [6].

Далее, эти методы вычисления статистических показателей обычно исходят из нормального закона распределения исходных данных, тогда как наиболее характерным для полевого экологического материала является отрицательно биномиальный за-

кон распределения. В этом случае прибегают к нормализации, причем наиболее часто применяется преобразование вида:

$$y = \log x; \quad y = \log(x - a); \quad y = \sqrt{x}; \quad y = \sqrt[4]{x}, \quad (3)$$

где X — исходная переменная, y — трансформированная переменная, a — константа.

Вместо преобразования в некоторых случаях можно пользоваться статистическими методами, независимыми от вида распределения исходных данных [1, 8, 11, 30, 33]. Например, для оценки доверительных интервалов показателей можно использовать неравенство Чебышева [6].

Наконец, расчет доверительных интервалов для средней при отрицательно-биномиальном или логнормальном распределении рекомендуют проводить по методу Эллиота [28]. Вначале рассчитывают среднюю арифметическую из логарифмов и ее ошибку. Потенцируя величину этой ошибки, получают доверительный интервал. Попутно отметим, что в последнее время в ряде гидробиологических работ, когда распределение данных не нормально, для оценки численности и биомассы организмов вместо средней арифметической стала использоваться средняя геометрическая. Это совершенно неверно, и для оценки математического ожидания независимо от вида распределения нужно применять только среднюю арифметическую [25].

По отношению к измеряемой величине все измерения подразделяются на два вида: прямые и косвенные.

Прямые измерения величины получают непосредственным сравнением величины с единицей измерения. Методы оценки случайной ошибки при прямых измерениях и были показаны выше.

Косвенные измерения рассчитываются как функция одной или нескольких прямо измеряемых величин. Например, измерение длины тела или его частей у гидробионтов относится к прямым измерениям, а оценка его упитанности — уже к косвенным.

Большинство анализируемых в гидробиологии и ихтиологии показателей представляют собой сравнительно простые функции нескольких переменных:

$$y = f(x_1, x_2, \dots, x_n), \quad (4)$$

т.е. возникает ситуация, когда нужно оценить точность параметра, являющегося функцией, ошибки аргументов которой определяются предварительно. Для нахождения предельной абсолютной ошибки функции « y » в этом смысле иногда [9, 14] рекомендуют соотношение

$$\Delta y = \sum_{j=1}^n \left| \frac{\partial f}{\partial x_j} \Delta x_j \right|, \quad (5)$$

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 одинаковый знак.

Таким образом, если функция непрерывна относительно аргументов и имеет производные, то применяя к ней соотношение (5), находим формулы средних квадратических погрешностей показателей. Однако применение этих формул приводит к завышению результирующей ошибки.

Часто искомый биологический параметр линейно зависит от измеряемых величин, т. е. имеется зависимость

$$y = \sum_{j=1}^n a_j x_j + b, \quad (6)$$

где y — искомый биологический параметр, x — измеряемые величины, a и b — константы.

Например, из показателей роста [23, 24, 27, 31] линейно зависит от своих аргументов абсолютный прирост длины и веса тела.

$$y_n = l_{i+1} - l_i, \quad (7)$$

где y — абсолютный прирост, l_i — длина тела в i — тый момент, l_{i+1} — длина тела в момент времени $i+1$.

В ряде работ [6, 13] показано, что в этом случае стандартная ошибка функции y выражается через стандартные ошибки измерений при коэффициентах корреляции между ними r_{ij} равенством

$$\Delta y = \sqrt{\sum_{j=1}^p a_j^2 \Delta x_j^2 + 2 \sum_{i < j} a_i a_j \Delta x_i \Delta x_j r_{ij}}. \quad (8)$$

В том случае, если ошибки измерений независимы или некоррелированы, т. е. $r_{ij}=0$, формула (8) упрощается:

$$\Delta y = \sqrt{\sum_{j=1}^p a_j^2 \Delta x_j^2}. \quad (9)$$

Для абсолютного прироста при независимости ошибок Δl_i и Δl_{i+1} получаем:

$$\Delta y = \sqrt{(\Delta l_{i+1})^2 + (\Delta l_i)^2} \quad (10)$$

Операцию, выражаемую формулой (10), 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+1} и Δl_i , получаем величину Δy как длину гипотенузы прямоугольного треугольника. Квадратическое сложение по формуле (10) характерно тем, что преимущественное влияние на итоговую величину оказывают наибольшие слагаемые. Например, если $\Delta l_{i+1}=0.5$ см, а $\Delta l_i=0.2$ см, то $\Delta y=0.54$ см, т. е. мень-

шая ошибка в данном случае играет очень небольшую роль; следовательно, если необходимо повысить точность, то в первую очередь нужно уменьшить ту ошибку, которая больше. Пусть в результате увеличения объема выборки

$$\Delta l_{i+1} = 0.2 \text{ см и } \Delta l_i = 0.2 \text{ см, тогда } \Delta y = 0.28 \text{ см.}$$

Таким образом, если искомый гидробиологический или ихтиологический параметр линейно зависит от измеряемых величин, то его погрешность определяется по формуле (8). Однако далеко не всегда выполняется соотношение (6). В этих случаях погрешность определения искомого параметра находят следующим образом. Если функцию $y = f(x_1, x_2, \dots, x_n)$ с достаточной степенью точности можно считать линейной, то ее стандартная ошибка Δy выражается через стандартные ошибки измерений и коэффициенты корреляции между ними следующим приближенным равенством:

$$\Delta y = \sqrt{\sum_{j=1}^n \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right)^2 \Delta x_j^2 + 2 \sum_{i < j} \left(\frac{\partial f}{\partial x_i} \right) \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right) \Delta x_i \Delta x_j r_{ij}} \quad (11)$$

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

$$\Delta y = \sqrt{\sum_{j=1}^n \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right)^2 \Delta x_j^2} \quad (12)$$

В некоторых задачах зависимость параметра от измеряемых величин не может быть линеаризована с достаточной степенью точности. В этом случае, полагая, что величины x_1, x_2, \dots, x_p не только не коррелированы, но и независимы, Е. С. Вентцель [6] показала, что погрешность вычисляется по формуле:

$$\begin{aligned} (\Delta y)^2 = & \sum_{j=1}^p \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right)^2 \Delta x_j^2 + \frac{1}{4} \sum_{j=1}^p (\mu_4 [x_j] - \Delta(x_j^2)) + \\ & + \sum_{i < j} \left(\frac{\partial^2 f}{\partial x_i \partial x_j} \right)^2 \Delta x_i \Delta x_j + \sum_{j=1}^p \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right) \left(\frac{\partial^2 f}{\partial x_j^2} \right) \mu_3 [x_j], \end{aligned} \quad (13)$$

где μ_3 и μ_4 — соответственно, третий и четвертый центральные моменты распределения.

Причем, для величин, распределенных по нормальному закону или близкому к нему, это выражение упрощается:

$$(\Delta y)^2 = \sum_{j=1}^p \left(\frac{\partial f}{\partial x_j} \right) (\Delta x_j^2) + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^p \left(\frac{\partial^2 f}{\partial x_j^2} \right)^2 \Delta(x_j^2). \quad (14)$$

Два последних члена в выражении (13) можно рассматривать как «поправку на нелинейность функции» и использовать их для оценки точности линеаризации. Исходя из особенностей материала каждый эколог может выбрать из указанной совокупности

методов наиболее адекватный для оценки случайных ошибок своего исследования. Так, при линейной зависимости экологического параметра от измеряемых величин используется формула (8) или (9), а при нелинейной зависимости — (13) или (14).

Нужно сказать, что если случайную ошибку многие исследователи в последнее время уже приводят в своих работах, то систематическую погрешность по инерции считают много меньшей, чем случайную, что приводит к неоправданному завышению наших представлений о точности исследования. Например, опыты показывают, что для дночерпателя Петерсена систематическая погрешность может достигать 100% и более [2, 17], превышая случайную в несколько раз.

Деление погрешностей на систематические и случайные очень важно, поскольку они по-разному себя ведут. Характерной чертой систематической погрешности является то, что при увеличении числа измерений она не изменяется, тогда как случайная уменьшается и для нормального распределения равна

$$s = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

Обнаружение систематических погрешностей представляет довольно трудную задачу. Устранение этих погрешностей осуществляется не путем математической обработки экспериментальных данных, а применением специальной постановки измерения. Бывает так, что в силу каких-либо причин нельзя все время применять специальную схему измерения, тогда ее можно использовать не для устранения погрешности, а для ее оценки. Это достигается в частности методами замещения, противопоставления, компенсации и рандомизации.

Метод замещения дает наиболее полное решение задачи. Он заключается в том, что измерение осуществляется путем замены измеряемой величины известной и так, что при этом в состоянии и действии всех используемых средств измерений не происходит никаких изменений. Классический пример этого метода — взвешивание на разноплечих весах (способ Борда): уравновешивание веса и замена его гирями [22].

Метод противопоставления, при котором измерение выполняется с двумя наблюдениями, проводимыми так, чтобы величины погрешности оказывали разные, но известные по закономерности воздействия на результаты измерения. Примером может служить взвешивание на неравноплечих весах по методу Гаусса: гирями уравновешивается груз, лежащий сначала на левой, а затем на правой чашке. Легко показать, что истинный вес в этом случае, равный среднему геометрическому, будет лишен систематической погрешности.

Метод компенсации погрешности по закону, отражающему динамику явления (например, по линейному, квадратичному, экспоненциальному и т. д.) предусматривает измерение с двумя

повторностями, выполненными так, чтобы постоянная систематическая погрешность в результате каждого из них входила с разными значениями. Если погрешность изменяется по линейному закону, то имея два измерения одной и той же величины, уже можно определить величину погрешности для последующих измерений.

Например, при определении численности рыб по уловам из-за вылова будет уменьшаться количество рыб на биотопе, т. е. налицо прогрессирующая систематическая погрешность. Так, на одной из станций при повторяющихся через 2 ч 30-минутных тралениях было поймано 109,39 и 3 леща.

Далее, если закономерность настолько сложна, что ее выявление или нецелесообразно или не удастся, то представляется возможным свести систематические погрешности к квазислучайным. Для этого нужно выполнить ряд наблюдений, располагая их так, чтобы погрешности наблюдений были самыми разнообразными и похожими на случайные. Этот прием называется **рандомизацией**; однако, он менее эффективен, чем выявление погрешности и ее прямое устранение. Так, часто гидробиологам неизвестно с достаточной точностью соотношение площадей различных биотопов в водоеме. В этом случае для оценки ошибки средней используется случайный (рандомизированный) отбор проб [5].

Если систематические погрешности вызваны известными причинами, то их можно оценить и учесть с достаточной для практики точностью. Например, при фиксации формалином вес хирономид обычно увеличивается в среднем на 10%, а у олигохет — уменьшается на такую же величину. Следовательно, при изучении питания рыб нужно ввести известную поправку к весу отдельных компонент содержимого пищеварительного тракта.

Часто может быть известна причина систематической погрешности, но неизвестна ее величина, или известны только максимальные значения. Так, для многих приборов, от линейки до сложной измерительной техники погрешность можно найти, зная класс точности прибора. Если класс точности прибора 0.5 то измеряемая величина, равная h делений определяется с точностью $\pm 0.5\%$. Для точных приборов цена деления согласована с классом точности, поэтому не следует стараться на глаз оценить доли наименьшего деления шкалы.

При определении систематических погрешностей решаются две задачи: нахождение поправок и оценивание границ систематических погрешностей. Поправки имеют определенный знак и их суммирование не вызывает затруднений. Оценка же производится более сложным способом, поскольку при измерениях одной и той же величины одинаковыми методами, но разными исследователями, с использованием других средств измерения, других приборов (хотя и того же типа), составляющие систематической погрешности примут другие значения. Например, при

оценке численности рыб на биотопе гидроакустическим методом систематическая ошибка гидролокатора «Лещ», как правило, меньше, чем у эхолота «Язь» вследствие различной разрешающей способности этих приборов (угол эффективного действия «Язя» в 2 раза больше, чем у «Леща»).

Если иметь в виду множество возможных измерений данной величины, то элементарные систематические погрешности нужно рассматривать, как реализацию случайных величин, и суммировать их методами, разработанными в теории вероятности и математической статистике [6, 13, 22]. Так если измеряется сложный показатель, являющийся функцией нескольких переменных, систематические погрешности которых известны, то результирующая погрешность будет находиться по формулам (5), (7), (8), (12), (13).

УСТРАНЕНИЕ ПРОМАХОВ

Все определения количественных показателей должны производиться так, чтобы исключить возможные промахи. Наличие их даже в небольшом количестве сильно искажает среднее значение измеряемого параметра.

Прежде всего еще на стадии подготовки необходимо тщательно проанализировать весь ход измерений, чтобы максимально уменьшить вероятность промаха. Например, при тралении несколько раз на одной и той же станции возможно из-за вылова уменьшение улова. В этом случае будет промахом, если просто усреднять все данные траления. Промех возможен и при проведении самого исследования. Так, при изучении питания в выборку лещей может случайно попасть внешне похожая на них густера.

При анализе количественного материала промах может быть обнаружен с помощью статистических методов. Например, для нормального распределения значение считается промахом, если оно отклоняется от среднего более чем на 3σ . Например, средняя биомасса бентоса на биотопе равна 20 г/м^2 , $\sigma = 5 \text{ г/м}^2$. В одной из проб биомасса оказалась 60 г/м^2 , по правилу трех сигм (20 ± 15) нужно исключить эту пробу из расчетов, так как вероятность появления такой биомассы на данном биотопе чрезвычайно мала, и она не характеризует законы, обуславливающие развитие здесь бентоса.

ОЦЕНКА ОБЩЕЙ ПОГРЕШНОСТИ

Общая погрешность состоит из двух частей, каждая из которых, в свою очередь, может иметь несколько составляющих. Наиболее простая оценка общей погрешности — это сумма всех ее составляющих:

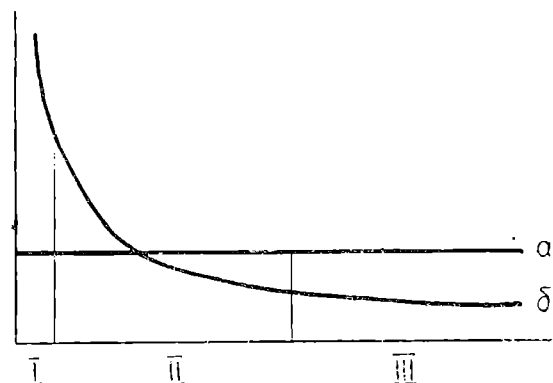
$$E = \sum_{i=1}^k G_i + \sum_{j=1}^n S_j, \quad (15)$$

где E — общая погрешность, G_i — систематическая погрешность, S_j — случайная погрешность. В данном случае предполагается наихудшая ситуация, когда все ошибки имеют одинаковые знаки. Обычно при точном оценивании погрешности выделяют сравнительно много составляющих. Это позволяет считать, что их сумма имеет нормальное распределение, а на этой основе вычислять суммарную погрешность по формуле:

$$E = z \cdot \sqrt{\frac{1}{3} \sum_{i=1}^k G_i^2 + \sum_{j=1}^n S_j^2} \quad (16)$$

где Z — табличное значение критерия Стьюдента, отвечающее вероятности α [22].

Принципиально возможны три случая соотношения систематической и случайной погрешностей: случайная ошибка значительно больше систематической, они одного порядка, система-



Соотношение систематической (а) и случайной (б) ошибок.

По оси ординат — ошибка, по абсцисс — число опытов.

тическая погрешность значительно больше случайной (см. рисунок). В первом случае общую ошибку можно заменить случайной, во втором нужно учитывать как систематическую, так и случайную, а в третьем — общую ошибку можно заменить систематической. Например, при измерении длины тела рыб в полевых условиях, как правило систематическая погрешность составляет 0.5 см. Тогда при среднеквадратическом отклонении 1 см получаем первую зону — до 60 измерений, вторую — от 60 до 250, а третью — больше 250.

Имея данные о соотношении систематической и случайной ошибок можно обоснованно подходить к выбору оборудования для исследования. Например, при малой выборке (10—15 особей), когда ошибка средней составляет несколько десятков грамм, нерационально пользоваться точными аналитическими

веса. С другой стороны, при больших выборках (несколько сотен одновозрастных рыб), если случайная ошибка измеряется граммами, нельзя употреблять весы с ценой деления 10 грамм.

Следует отметить, что при большой случайной ошибке неважно переходить на более точное оборудование, нужно увеличить число опытов и даже перейти на более грубое оборудование, если это ускорит работу. Так, при измерении длины тела живой рыбы разумнее пользоваться измерительной линейкой, а не штанген-циркулем.

Если случайная ошибка меньше систематической, то в этом случае можно было бы провести меньше опытов, тем более если эти опыты трудоемки. Например, проводя массовые промеры длины рыб, исследователь использует линейку с ценой деления 1 см. Распределение длин тел рыб нормальное, обработано 10 тыс. экз. и среднеквадратическое отклонение длины тела одной рыбы 20 см. Тогда ошибка средней для всей выборки будет равна

$$S = \frac{\Delta}{\sqrt{n}} = \frac{20 \text{ см}}{\sqrt{10000}} = 0.2 \text{ см}$$

Погрешность линейки с ценой деления 1 см будет 0.5 см, что больше, чем в 2 раза больше ошибки средней. А это значит, что по крайней мере, измерений можно было провести в 4 раза меньше (2.5 тыс.) без ущерба для точности исследования.

Таким образом, перед началом исследований нужно, исходя из поставленной задачи решить, какая максимальная величина ошибки может быть допустима в результирующих численных показателях, чтобы по ним можно сделать определенные выводы, отвечающие на поставленный вопрос. Необходимо решить, к каким классам относятся результаты исследований (к точным, оценочным или прикидочным), а отсюда получить максимальную ошибку, которая допустима в результирующих исследованиях. Например, если стоит задача выявления изменений плотности популяции, находящихся в пределах 30—40%, то применение методов оценки плотности дающие погрешность 50% и более, лишено смысла.

Далее нужно оценить ожидаемый вклад каждого изучаемого параметра в ошибку конечных показателей. Исходя из допустимых ошибок, выбрать метод, учитывающий все исходные величины, объем изучаемого материала и т. п. При этом в первую очередь обратить внимание на параметры вносящие наибольший вклад в суммарную ошибку. После проведения исследований необходимо исключить промахи, по возможности учесть систематические погрешности и с помощью поправок оценить случайные ошибки. Если суммарная ошибка очень велика, то в первую очередь необходимо обратить внимание на ее составляющую, дающую большую ошибку.

Помимо указания зоны неопределенности получаемых результатов, знание погрешности может быть использовано для

сравнения данных, полученных разными авторами, на различных водоемах и в разное время. Кроме того это позволяет более эффективно планировать последующие работы — объем выборки [3, 4, 12, 16, 19]; временной и пространственный интервалы дискретности взятия проб [15].

Как показано выше, можно выделить три области с различным соотношением величин случайных и статистических погрешностей: систематическая ошибка (G) много меньше статистической (S); G и S одного порядка; G значительно больше S . При этом систематическая ошибка не зависит от числа измерений, а случайная уменьшается с увеличением их числа. Уменьшение S целесообразно только до тех пор, пока общая погрешность измерений не будет почти полностью определяться систематической ошибкой, т. е. практически, когда

$$E \leq \frac{\Delta}{3} \div \frac{\Delta}{2}$$

При этом предельное число измерений можно установить, исходя из уравнения

$$S = \frac{t \cdot \Delta}{\sqrt{n}} \leq \frac{E}{2} \quad \text{откуда} \quad \sqrt{n} \geq \frac{2t \cdot \Delta}{E}$$

и окончательно $n \geq \frac{4t^2 \Delta^2}{E^2}$

где t — коэффициент Стьюдента для избранной вероятности, Δ — среднеквадратическое отклонение.

Например, при измерении длины тела одновозрастных особей леща в судовых условиях систематическая ошибка измерения $E = 0.5$ см, среднеквадратическое отклонение равно $\Delta = 1$ см, $t = 2.0$, тогда

$$n \geq \frac{4 \cdot 4 \cdot 1}{0.25} = 64$$

Если же $\Delta = 2$ см, то

$$n \geq \frac{4 \cdot 4 \cdot 4}{0.25} = 256$$

т. е. делать больше 64 измерений в первом случае и 256 — во втором не имеет смысла, так как общая ошибка будет определяться главным образом систематической ошибкой и дальнейшее уменьшение величины случайной ошибки нецелесообразно.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аксютин З. М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М., 1968, 288 с.
2. Баканов А. И. Сравнительная оценка эффективности работы дочер-пателей разных систем. — Гидробиол. ж., 1977, т. 13, вып. 2, с. 97—103.
3. Баканов А. И. Номограмма для оценки необходимого количества проб бентоса. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1978, № 39, с. 86—89.
4. Баканов А. И. Номограмма для оценки количества проб гидробионтов в случае их статистического распределения по закону Пуассона. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 41, с. 69—71.

5. Баканов А. И. О планировании бентосных съемок. Рукопись депон. в ВИНИТИ, 1979, № 1596-79 ДЕН, 16 с.
6. Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М., 1964, 576 с.
7. Вииберг Г. Г., Мешуткин В. В. Значение математического моделирования для разработки научных основ рационального использования биологических ресурсов пресных вод. — В кн.: Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Зоология, Л., 1974, вып. 1, с. 25-41.
8. Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л., 1973, 141 с.
9. Гутер Р. С., Овчинский Б. В., Резниковский П. Т. Программирование и вычислительная математика. М., 1965, 448 с.
10. Зайдель А. Н. Ошибки измерений физических величин. Л., 1974, 108 с.
11. Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976, 598 с.
12. Кассандрова О. Н., Лебедев В. В. Обработка результатов наблюдений. М., 1970, 104 с.
13. Кондрашихин В. Т. Теория ошибок и ее применение к задачам судовождения. М., 1969, 256 с.
14. Копченова Н. В., Марон И. В. Вычислительная математика в примерах и задачах. М., 1972, 368 с.
15. Котельников В. А. Теория потенциальной помехоустойчивости. М., 1956, 210 с.
16. Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1968, 286 с.
17. Нейман А. А. Количественное распределение бентоса на шельфе Западной Камчатки и некоторые вопросы методики его исследований. — Океанология, 1965, т. 5, № 6, с. 1052-1059.
18. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961, 364 с.
19. Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1967, 81 с.
20. Поддубный А. Г., Баканов А. И. О количественной оценке выедания бентоса рыбами. — Вopr. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 6, с. 888-896.
21. Поддубный А. Г., Баканов А. И., Сметанин М. М., Терещенко В. Г. О точности оценки некоторых параметров водных экосистем. — В кн.: IV съезд Всес. гидробиол. об-ва. Ч. 3, Киев, 1981, с. 147-148.
22. Рабинович С. Г. Погрешности измерений. Л., 1978, 262 с.
23. Сметанин М. М. Алгоритм определения погрешностей показателей относительной скорости роста рыб. — Рыбное хоз-во, 1979, № 3, с. 74-76.
24. Сметанин М. М. О сопоставлении показателей относительной скорости роста рыб. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1980, № 45, с. 38-41.
25. Сметанин М. М., Баканов А. И. Об использовании средней арифметической и средней геометрической в гидробиологии и ихтиологии. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1980, № 48, с. 74-78.
26. Эдельгауз Г. Е. Достоверность статистических показателей. М., 1977, 280 с.
27. Brody S. Bioenergetics and growth. With special reference to the efficiency complex in domestic animals. N.-Y., 1945, 1023 p.
28. Elliott J. M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater biological association. Scientific publ., 1977, N 25, 156 p.
29. Gasowska M. The biometric comparison of the bream *Abramis brama* (L.) (Teleostei, Cyprinidae) from Polish Water with the bream from other European countries. — Věstník Československé společnosti zoologické, 1968, v. 32, s. 319-336.
30. Lehmann E. L. Nonparametrics: statistical methods based on ranks. N.-Y., 1975, 457 p.
31. Minot C. S. The problem of age, growth and death. L., 1908, 280 p.
32. Sutcliffe D. W. Some notes to authors on the presentation of accurate and precise measurements in quantitative studies. Freshwater Biol., 1979, v. 9, N 5, p. 397-402.
33. Tate M. W., Clelland R. C. Nonparametric and short-cut statistics. Danville, 1957, 171 p.

ОЦЕНКА ТОЧНОСТИ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ПИЩЕВЫХ ПОТРЕБНОСТЕЙ РЫБ РАСЧЕТНЫМ МЕТОДОМ

В настоящее время оценка пищевых потребностей рыб все чаще ведется расчетным способом [3, 23]. Для этой цели применяются различные схемы, в основе которых лежит закон сохранения энергии, выраженный балансовым равенством [5, 6, 12; 21; 31; 50; 51; 56].

Показатели, вычисленные по этим формулам, могут носить только вероятностный характер, так как в расчетах используются стохастические зависимости [37], а при сборе исходной информации применяются методы выборочного исследования. Поэтому среднее значение показателя без учета изменчивости будет неполной его характеристикой.

Оценка изменчивости и, как частный случай, определение точности величин необходимо для корректных сравнений их между собой, что в полной мере относится к косвенным оценкам пищевых потребностей животных [7]. Игнорирование этого очевидного положения иногда приводит к парадоксальным выводам, как например при определении степени выедания рыбами пищевых организмов [27].

Величины, получаемые в результате биоэнергетических расчетов, отягощены систематическими и случайными погрешностями. Ошибки возникают вследствие естественной вариабельности величин и методических неточностей. В этом отношении наиболее полно изучены погрешности, возникающие при расчете стандартного обмена животного по его зависимости от массы тела.

Уравнение зависимости обмена от массы тела служит моделью, которая, как всякая другая, оправданно упрощает явление [38]. Упрощение влечет за собой возникновение систематических погрешностей. Некоторые из них известны, предложены методы их устранения [5, 29, 45, 52; 53].

В экспериментальных исследованиях величины стандартного обмена в respirometre возможными источниками ошибок могут быть метод измерения кислорода, подвижность рыб, стресс и другие погрешности опытов [5, 17, 18 и др.].

Случайные ошибки расчетной величины стандартного обмена определяются как погрешности оценки по регрессии [37].

Г. Г. Винберг [5—8] неоднократно останавливался на возможных систематических погрешностях косвенных оценок пищевых потребностей рыб. Известны методы оценки случайных

ошибок показателей скорости роста рыб, которые используются в этих расчетах [34]. Тем не менее, в литературе не обсуждался вопрос о методах вычисления и величинах случайных погрешностей показателей интенсивности и эффективности питания рыб, определенных расчетным методом. Поскольку подобные оценки неизвестны, ограничимся рассмотрением ошибок определения величин рациона и коэффициентов эффективности питания. (K_1 и K_2) рыб в общем случае.

При определении погрешностей средних величин перечисленных показателей применялся метод оценки точности косвенных измерений [9, 28, 39, 46 и др.].

Величина относительной погрешности среднего значения показателя, полученного в результате косвенных измерений, представляется в следующем виде:

$$\varepsilon_A \approx \left(\sum_{i=1}^n u_i^2 \varepsilon_i^2 + 2 \sum_{i \neq j}^n u_i u_j r_{ij} \varepsilon_i \varepsilon_j \right)^{1/2} \quad (1)$$

где ε_A — относительная погрешность показателя, ε_i — относительная погрешность i -го аргумента, u_i — коэффициент влияния i -го аргумента, r_{ij} — коэффициент корреляции между погрешностями i -го и j -го аргументов. Если число наблюдений, выполненных при измерении всех аргументов, превышает 25—30, то доверительная погрешность средней величины показателя

$$\delta_A(\alpha) \approx \frac{z_{1-\alpha}}{2} \varepsilon_A \quad (2)$$

где δ_A — доверительная погрешность, z — квантиль нормального распределения, соответствующая доверительной вероятности α .

Погрешности аргументов вычислялись с учетом закона их распределения. Если наши знания ограничивались только граничными значениями ошибки, то ее распределение считалось равномерным. В случае вычисления погрешности какого-либо аргумента по отдельным измерениям вероятная ошибка его среднего значения оценивалась как среднеквадратическое отклонение среднего арифметического. Когда исходными данными служили средние величины, вероятная погрешность оценивалась по формуле квадратического отклонения отдельных измерений [10].

Схема расчета рациона и коэффициента эффективности питания рыб, предложенная Г. Г. Винбергом [5], наиболее широко применяется в прикладных исследованиях (табл. 1). Рассмотрен случай роста с постоянной относительной скоростью, что, обычно, допускается при непродолжительном периоде наблюдений (не более 15 дней) и низкой его интенсивности [31]. Приведены значения коэффициентов влияния аргументов, используя которые, после подстановки в уравнения (1) и (2), можно вычислить соответствующие погрешности показателей.

Косвенные оценки пищевых потребностей рыб часто применяют, когда известны только изменения средней массы и температуры воды в пределах рассматриваемого отрезка времени. Значения остальных аргументов берутся из литературных источников. Несомненно, расчет погрешностей в этом случае будет приближительным и представляется возможным оценить только их порядок. Для примера вычислим погрешности C , K_1 и K_2 (табл. 1) для этих условий.

Таблица 1

Коэффициенты влияния в формуле (1) для вычисления погрешностей энергетического, пластического обменов и показателей интенсивности и эффективности питания

Показатель	Формула вычисления показателя	Единицы измерения	Значение коэффициентов влияния в формуле (1)	Формулы
Энергетический обмен	$R' = \frac{24d_0b}{q} Q_1 \bar{w}^k$	$\frac{\text{кал.}}{\text{особь. сут.}}$	$u_{d_0} = u_b = u_{Q_1} = 1; u_q = -1;$ $u_{w_1} = \frac{k w_1}{2\bar{w}}; u_{w_2} = \frac{k w_2}{2\bar{w}};$ $u_k = k \ln \bar{w}.$	3
	$R'' = \frac{24d_0b}{q d_p w} Q \bar{w}^k \cdot 100$	$\frac{\%}{\text{сут.}}$	$u_{d_0} = u_b = u_{Q_1} = 1; u_q = u_{d_p} =$ $= -1; u_{w_1} = \frac{w_1(k-1)}{2\bar{w}};$ $u_k = k \ln \bar{w}$ $u_{w_2} = \frac{w_2(k-1)}{2\bar{w}}.$	
Пластический обмен	$P' = d_p \bar{c} \bar{w}$	$\frac{\text{кал.}}{\text{особь. сут.}}$	$u_{d_p} = 1; u_{w_1} = \frac{w_1}{2\bar{w}} - \frac{1}{(t_2 - t_1)c};$ $u_{w_2} = \frac{w_2}{2\bar{w}} + \frac{1}{(t_2 - t_1)c}.$	4
	$P'' = c \cdot 100$	$\frac{\%}{\text{сут.}}$	$u_{w_1} = -\frac{1}{(t_3 - t_1)c};$ $u_{w_2} = \frac{1}{(t_2 - t_1)c}.$	
Рацион	$C'' = \frac{1}{a} (R' + P')$	$\frac{\text{кал.}}{\text{особь. сут.}}$	$u_a = -1; u_{d_0} = u_b = u_{Q_1} = \frac{R'}{aC'};$ $u_{d_p} = \frac{P'}{aC'}; u_{q_1} = -\frac{R'}{aC'};$ $u_k = \frac{R'}{aC'} k \ln \bar{w};$	

Таблица 1 (продолжение)

Показатель	Формула вычисления показателя	Единицы измерения	Значение коэффициентов влияния в формуле (1)	Формулы
Коэффициент использования ассимилированной части пищи	$K_2 = \frac{P}{aC} 100$	%	$u_{d_0} = u_b = u_{Q_1} = -\frac{R}{aC};$ $u_{d_p} = u_q = \frac{R}{aC}; u_{w_1} =$ $\frac{R}{aC} \left[\frac{w_1(1-k)}{2\bar{w}} - \frac{1}{(t_2-t_1)c} \right];$ $u_{w_2} = \frac{R}{aC} \left[\frac{w_2(1-k)}{2\bar{w}} + \frac{1}{(t_2-t_1)c} \right]; u_k = -\frac{R}{aC} k \ln \bar{w}.$	7

Примечание: R' , R'' — энергетический обмен P' , P'' — пластический обмен C' , C'' — рацион, K_1 — коэффициент использования валового количества пищи; K_2 — коэффициент использования ассимилированной части пищи; 24 — количество часов в сутках; d_0 — оксикалорийный коэффициент, кал/мл O_2 ; d_p — калорийность рыбы, кал/г рыбы; b — коэффициент, учитывающий превышение активного обмена в естественных условиях по сравнению со стандартными; q — температурная поправка; a — коэффициент усвоения пищи; w_1 — средняя масса в выборке рыб в момент времени t_1 , г; w_2 — средняя масса в выборке рыб в момент времени t_2 , г; $\bar{w} = \frac{w_1 + w_2}{2}$ — средняя масса за период роста, г; $t_2 - t_1$ — интервал времени, сут.; c — удельная скорость роста, сут.⁻¹; Q_1 , k — коэффициенты уравнения обмена от массы тела $u_i = \frac{\partial A}{\partial X_i}$ — коэффициент, который вычисляется, как частная производная функции показателя (A) по i -ому аргументу, см. (1).

При регрессионном анализе зависимости стандартного обмена от массы тела определяются $\lg Q_1 \pm s_{\lg Q_1}$ и $k \pm s_k$. Где Q_1 и k коэффициенты этой зависимости (табл. 1), $s_{\lg Q_1}$ и s_k — соответствующие абсолютные погрешности. С достаточной точностью среднее значение Q_1 и ее относительную ошибку можно вычислить по формулам:

$$Q_1 = \text{antilg} (\lg Q_1); \varepsilon_{Q_1} \approx \ln 10 S_{\lg Q_1} \quad \text{Для } K, \varepsilon_k = \frac{1}{K} S_k$$

Ошибки параметров Q_1 и k уравнений стандартного обмена для карпа и всех пресноводных карповых рассчитана по этим формулам (табл. 2). Статистические характеристики этих уравнений заимствованы из работы Г. Г. Винберга [5]. Автор не приводит величины $s_{\lg Q_1}$. Но известно, что они рассчитывались согласно

общепринятой методике [10]. Необходимые для вычисления значения среднего логарифма массы тела и суммы квадратов отклонений логарифмов массы от среднего значения вычислялись по исходным данным, взятым из той же работы [5, табл. 4; 8].

Таблица 2

Ошибки коэффициентов уравнения обмена от массы тела

Название рыб	n	$S_{lqQ} \cdot l_{qw}$	Q_1	$\varepsilon_{Q_1}, \%$	k	$\varepsilon_k, \%$
Карпы	35	0,087	0,343	4,7	0,850	1,4
Пресноводные «карповые» без золотых рыбок, карпов и линей	50	0,223	0,336	15,5	0,809	5,5

Примечание. n — число рыб в опыте, $S_{lqQ} \cdot l_{qw}$ — среднее стандартное отклонение эмпирических точек от линии регрессии (ошибка аппроксимации). Остальные обозначения см. в тексте.

При расчетах за среднее значение оксикалорийного коэффициента d_0 (табл. 1) принимают 3.38 кал/мг O_2 или 4.83 кал/мл O_2 [12]. В зависимости от того, какие вещества подвергаются окислению, отдельные величины коэффициента не могут отличаться от среднего значения более, чем на 3.5%. При обычных величинах дыхательных коэффициентов эта погрешность около 1.5% [5]. Можно принять, что вероятная погрешность оксикалорийного коэффициента равна $\pm 1.5\%$.

Значение коэффициента b (табл. 1), учитывающего повышение энергетических трат рыбы в природных условиях по сравнению со стандартным обменом, определяется экспертным методом [48]. Поэтому оценка этой величины может быть приближительной. Биологический смысл коэффициента заключается в том, что он учитывает дополнительные затраты рыбы в естественных условиях на поиск, потребление и биохимическое преобразование (СДА) пищи, что вытекает из балансового уравнения, предложенного Керром [51].

Г. Г. Винберг [5], сопоставляя косвенные оценки трат на обмен с непосредственными наблюдениями в естественных условиях, пришел к выводу, что значение коэффициента b близко к 2, а для ранних стадий развития рыб эта величина приближается к 1.

Позднее на основании гидродинамических расчетов было показано, что при оптимальном режиме плавания рыбы будут затрачивать энергию на передвижение тела, равную стандартному обмену [19, 42, 58].

Отношение трат на плавание к стандартному обмену зависит от вида и возраста рыбы и скорости ее движения [42—44]. Энер-

гозатраты, связанные с СДА, также меняются в зависимости от вида корма и размера рациона [57]. Поэтому значение поправочного коэффициента (b) не может быть постоянным.

Для молоди рыб обычно принимают значение b равное 1.5 [22]. Такое же значение поправочного коэффициента или меньше ($b=1.4$), рекомендуется использовать при расчетах энергетических трат в естественных условиях у малоподвижных рыб [1, 32].

Сравнение интенсивности метаболизма при различном уровне питания в экспериментальных условиях с величинами обмена, рассчитанными по его зависимости от массы тела, показали, что у форели, щуки и окуни энергозатраты при потреблении поддерживающего рациона равны стандартному обмену, при ограниченном питании — превышают в 1.5 раза расчетную величину, а при неограниченном — в 2 раза [54]. Авторы считают, что в естественной обстановке кормовые условия соответствуют ограниченному питанию в эксперименте, т. е. $b=1.5$.

Уэйер [55] специально проанализировал вопрос о возможных колебаниях значений «поправки Винберга», т. е. коэффициента b . Основываясь на данных о росте, питании и дыхании уклейки, автор пришел к выводу, что значения поправки будут лежать в интервале 2—3, при благоприятной обеспеченности пищей — 2.0—2.5.

Таким образом, по данным различных авторов, поправочный коэффициент (b) может принимать значения от 1.5 до 2, от 2 до 3 или по всем оценкам от 1.5 до 3. Если допустить, что коэффициент b имеет равномерное распределение, то для указанных интервалов его относительная ошибка составит 16, 23 и 43% соответственно.

Температурная поправка q (табл. 1) обычно вычисляется по средней температуре за период наблюдений и по кривой Крога. Следовательно, погрешность этой величины будет определяться с одной стороны качеством аппроксимации реальной зависимости обмена от температуры «нормальной кривой» Крога, с другой — точностью определения средней температуры воды за период.

Сравнение многочисленных литературных данных позволило Г. Г. Винбергу [5] утверждать, что «нормальная кривая» достаточно хорошо передает общую закономерность, выражающую зависимость интенсивности обмена от температуры. К такому же выводу приходят и другие авторы [47]. Однако вопрос о приложимости «нормальной кривой» к естественным условиям окончательно не решен [8].

Кривая Крога с достаточной точностью передается степенным уравнением [45]. В дальнейшем будем считать, что «нормальная кривая» является несмещенной оценкой зависимости интенсивности обмена от температуры, и что эта зависимость линеаризуются в логарифмических шкалах.

Погрешность температурной поправки (q), вызванная применением «нормальной кривой» ($\epsilon_{q(Q_{10})}$), оценивалась по литературным данным о дыхании карпа, леща, судака; окуня; щуки; гамбузии и других рыб [4, табл. 1, 2, 4—7; 9; 11; 13; 15; 12, рис. 12; 35; табл. 1—4; 49, fig 2]. Были вычислены значения $q = \frac{Q_{20}}{Q_T}$, где Q_T и Q_{20} — скорость потребления кислорода рыбами при данной температуре и при 20° соответственно. Если в серии измерений отсутствовали величины потребления кислорода при 20° , за интенсивность дыхания при этой температуре принималось среднее из величин потребления кислорода, измеренных при ближайших к 20° температурах. Среднее квадратическое отклонение ($S_{lgq \cdot lgT}$) отдельных значений поправки (lgq) от их теоретического значения, вычисленного по «нормальной кривой» (lgq), определялось по формуле

$$S_{lgq \cdot lgT} = \left(\frac{\sum_{i=1}^n (lgq_i - lg\hat{q})^2}{n-2} \right)^{\frac{1}{2}},$$

где n — число измерений скорости потребления кислорода. В интервале температуры $5-30^\circ$ ошибка аппроксимации $S_{lgq \cdot lgT}$ равна 0.195 ($n=149$).

Вероятная ошибка среднего логарифма температурной поправки $S_{lgq \cdot Q_{10}} \equiv \frac{S_{lgq \cdot lgT}}{n^{\frac{1}{2}}}$, что справедливо для больших выборок (более 50 измерений) [20]. Согласно уравнению (1).

$$\epsilon_{q(Q_{10})} = \frac{1}{q} q \ln OS_{lgq}(Q_{10}) = \ln OS_{lgq}(Q_{10})$$

Для анализируемых данных $\epsilon_{q(Q_{10})} = 3.7\%$.

Погрешность температурной поправки, связанную с применением кривой Крюга, можно вычислить иным способом. Так как $q = Q_{10} \frac{T_0 - T}{10}$ [5], то из уравнения (1) следует, что $\epsilon_{q(Q_{10})} \approx \frac{T_0 - T}{10} \epsilon_{Q_{10}}$, где Q_{10} — коэффициент Вант-Гоффа, T_0 — температура, относительно которой вычисляется поправка, T — наблюдаемая температура.

И. В. Ивлева [14, табл. 5] приводит ошибки Q_{10} для некоторых беспозвоночных. Причем измерения интенсивности обмена животных выполнены с учетом акклимации к температуре [13—15]. Пользуясь этими данными и приведенной формулой были рассчитаны ошибки температурной поправки. При $T_0 - T = 5^\circ$ в диапазоне $5-25^\circ$ относительная вероятная погрешность составила 1.5—1.8%. Таким образом, величины ошибок температурной поправки, вычисленные разными методами на основании различных экспериментальных данных, оказались одного порядка. Последнее свидетельствует об удовлетворительной точности вычисленных оценок.

Среднюю температуру воды за период времени t_2-t_1 обычно вычисляют или по результатам непрерывной (ежедневной) ее регистрации, или исходят из значений температуры в начале и конце рассматриваемого отрезка времени.

При нахождении среднесуточной температуры, как правило, ее измеряют два раза — утром и вечером. За случайную ошибку средней температуры, вычисленной таким образом, принималось среднее квадратическое отклонение от средней из 12 измерений температуры в течение суток, принятое за точное значение (табл. 3). При нахождении аналогичной погрешности за период времени более суток, за «точное» значение принималась средняя из ежедневных измерений среднесуточной температуры. Расчеты основаны на результатах непрерывной регистрации температуры с помощью недельного термографа, имеющего точность $\Theta_{\text{инстр}}$ равную 0.5° , помещенного в воду в герметическом боксе. Измерения проводились в прудах опытной базы ИБВВ АН СССР и рыбхозах Горьковской области (собственные данные).

Согласно этим данным (табл. 3), погрешность среднесуточной температуры по двум измерениям не превышает 0.4° . Проверка характера распределения этой погрешности показала, что ошибка распределена по нормальному закону ($P > 95\%$, $n=50$, со средним 0.0). Такое значение средней погрешности рассматривалось как генеральное и использовалось при расчете среднеквадратических отклонений s_T (табл. 3).

Таблица 3

Ошибки средней температуры воды

t_2-t_1 , сут.	Средняя температура воды, $^\circ\text{C}$	n	Δ_T , $^\circ\text{C}$	s_T , $^\circ\text{C}$
I	12—22	50	$-0.4—+0.4$	0,33
9—12	15—20	6	$-0.3—+2.7$	1,50
20—31	17—21	4	$-1.2—+0.9$	1,00

Примечание: t_2-t_1 — продолжительность периода времени, для которого определяется средняя температура, n — количество реализаций; Δ_T — максимальное отклонение оценки средней температуры, s_T — среднее квадратическое отклонение оценки (см. в тексте.)

При осреднении за более продолжительный период времени ошибки могут составлять $1.2—2.7^\circ$ (табл. 3). Различия между погрешностями средней температуры за период 9—12 и 20—31 сут. носят, по всей видимости, случайный характер и связаны с небольшим количеством реализаций. Поэтому целесообразно

* Данные взяты в архиве ИБВВ АН СССР.

рассматривать среднюю погрешность средней температуры за период времени более суток $s_T = 1.3^\circ$.

Допуская равномерное распределение инструментальной ошибки ($Q_{\text{инстр.}}$), при нормальном распределении s_T полная погрешность средней температуры за сутки $\zeta_T (\text{сут.}) = (\frac{1}{3} \Theta_{\text{инстр.}}^2 + s_{T(\text{сут.})}^2)^{1/2} = (1/3 \cdot 0.5^2 + 0.33^2)^{1/2} = 0.4^\circ$. Для интервала времени более суток

$$\zeta_T (t_2 - t_1) = \left[\frac{1}{3} \Theta_{\text{инстр.}}^2 + s_{T(\text{сут.})}^2 + s_{T(t_2 - t_1)}^2 \right]^{1/2} = 1.4^\circ$$

Ошибка ζ_T вычислялась для 12—22⁰ (табл. 3). Ограничимся рассмотрением влияния этой погрешности на точность определения температурной поправки q в этом интервале температуры. Расчеты показали, что при условии вычисления средней на основании ежедневной регистрации температуры в течение рассматриваемого периода с двухразовым измерением в течение суток, т. е. при $\zeta_T = 0.4^\circ$, погрешность температурной поправки $\epsilon_{q(T)}$ составит 3.3—4.2%. Если исходить из значений температуры в начале и конце периода, т. е. при $\zeta_T = 1.4^\circ$, $\epsilon_{q(T)} = 11.6—14.9\%$. Полная ошибка температурной поправки $\epsilon_q = [\epsilon_{q(Q_{10})}^2 + \epsilon_{q(T)}^2]^{1/2}$. Для вышеперечисленных ситуаций она составит 4.9—5.6% и 12.2—15.3% соответственно.

Значения коэффициента усвоения пищи (a , табл. 1) обладают определенной устойчивостью [36]. Так, по экспериментальным данным Е. А. Яблонской [41, табл. 3] и Г. С. Карзинкина [16, табл. 16, 18, 19, 22; 25; 26] усвоения по азоту у рыб колеблется от 57.1 до 97.8% его общего количества. Причем эти данные охватывают довольно широкий спектр животной пищи: олигохеты, планктонные ракообразные, моллюски и перифитонные организмы. По этим данным среднее значение коэффициента составит 87% (68 реализаций) при среднем квадратическом отклонении 7.7%. Эта оценка несколько выше известных в литературе: от 2 до 5—6% [12, 16]. Так как авторы не указывают методы нахождения вышеуказанных погрешностей ассимиляционного коэффициента, то в дальнейшем будем использовать ее среднюю квадратическую оценку. В относительной форме она составит 8.8%.

Если допустить, что с мочей выделяется постоянное количество органического вещества, то значение $a = 0.8$, обычно используемое при биоэнергетических расчетах, будет иметь относительную ошибку 9.8%.

Возможная погрешность средней калорийности рыбы (d_p , табл. 1) оценивалась по материалам В. В. Шерстюка [40, табл. 5]. Эти данные отражают сезонные изменения калорийности у 15 видов рыб. Средняя калорийность составила 920 кал/г сырого вещества (72 реализации).

Среднее квадратическое отклонение $s_p=190$ кал/г сырого вещества, что составляет 20.2% от средней величины.

Результаты анализа изменчивости средних значений аргументов уравнений (3)—(7) сведены в табл. 2 и 4.

Таблица 4

Погрешности некоторых аргументов уравнений (3)—(7)

Статистические характеристики	Аргументы				
	d_0	d_p	b	q	a
\bar{X}	4.8	920	1.75—2.25	—	0.8
ϵ_x	1.5	20	16—43	5—15	10

Примечание. \bar{X} — среднее значение; ϵ_x — вероятная ошибка. Остальные обозначения в табл. 1.

Для расчета погрешностей показателей, помимо погрешностей аргументов, необходимо располагать данными о корреляции между ними (уравнение 1). Известно, что ошибки коэффициентов линейной регрессии двух величин связаны обратной зависимостью [39]. Показатель степени в уравнении, связывающем обмен с массой тела, имеет малую ошибку (табл. 2). Поэтому, в первом приближении, можно считать, что коэффициент корреляции между погрешностями Q_1 и k , уравнение (3), равен —1. Относительно корреляции между остальными аргументами трудно сделать какое-либо предположение, располагая только литературными данными. Поэтому ограничимся рассмотрением предельных случаев: коэффициенты корреляции между аргументами, кроме коэффициентов Q_1 и k , равны 0, +1 и —1.

Используя уравнения (1) — (7), были рассчитаны значения показателей интенсивности и эффективности питания сеголетков карпа в различные периоды выращивания в одном из рыбоводов Горьковской области (табл. 5). Средние величины показателей и ошибки рассчитывались дважды — при минимальных и максимальных значениях b , q и их погрешностей (табл. 5).

На величину ошибки расчета величины рациона влияет направление и сила связи между ошибками аргументов (табл. 5). При значении корреляции +1 ошибка меньше, чем при —1. Однако порядок величин ошибки рациона сохраняется независимо от взаимосвязи аргументов. Обычно принято выбирать из возможных погрешностей наибольшую, тем самым уменьшая вероятность неправильных статистических выводов [28]. Если знания об ошибках аргументов ограничиваются только средними величинами и неизвестно, как они связаны между собой, то при расчетах случайных погрешностей показателей целесообразно принимать, что корреляция между ними равна —1.

Погрешности рациона и коэффициентов эффективности питания сеголетков карпа (1978 г.)

Дата	Температура, °С	Показатели	А	ε, %	δ, %
Личиночный период					
14.07	19,9		0.3	10	—
20.07			0.8	7	—
		С	150 ¹ —164 ²	20 ³ (15,24)—26 ⁴ (11,35)	39(29,47)—51(21,69)
		K ₁	48—53	14(10,17)—23(6,32)	27(20,30)—45(12,63)
		K ₂	60—66	10(2,14)—21(5,29)	20(4,27)—41(10,57)
Мальковый период					
27.07	16,4		3.2	9	—
17.08			4.2	14	—
		С	248—303	25(18,30)—42(32,50)	49(35,59)—82(63,98)
		K ₁	14—18	53(27,70)—66(16,92)	104(54,137)—129(31,180)
		K ₂	18—22	52(15,72)—65(4,92)	102(29,141)—127(18,180)

Примечание. А — среднее значение показателя; ε — вероятная погрешность показателя; δ — доверительная погрешность показателя при P=95%. ¹ и ² — среднее значение показателя при b=1.75 и 2.25 соответственно; ³ и ⁴ — погрешности средних величин, вычисленных при минимальных и максимальных ошибках b и q (табл. 4), для случая некоррелированных погрешностей аргументов уравнение (1). В скобках указаны значения ошибок, рассчитанные при коэффициентах корреляции +1 и —1 соответственно.

Остальные обозначения в табл. 1.

Согласно данным (табл. 5), величины абсолютного рациона имеют вероятную ошибку не более 50%. В 95% случаев относительная погрешность не превышает 100%.

Ошибки коэффициентов эффективности питания (K₁ и K₂) могут быть значительно больше — доверительная (P=0.95) достигает 200% (табл. 5). Отмеченные различия величин погрешностей показателей становятся объяснимыми, если сравнить роль тех или иных аргументов в формировании ошибки определения рациона и коэффициентов K₁ и K₂.

На точность рациона сеголетков карпа (табл. 5) наибольшее влияние оказывали ошибки аргументов b и a (рис. 1). Случайные ошибки оксикалорийного коэффициента и коэффициентов Q₁ и k не играли заметной роли. Влияние ошибок средней массы в выборках (w₁ и w₂), как правило, незначительно, особенно при больших погрешностях других аргументов. Ошибка калорийности тела играла роль только при оценке точности рациона личинок карпа, а погрешность показателя интенсивности питания

мальков в малой степени зависела от этого аргумента (рис. 1). Такое изменение вклада ошибки калорийности тела рыбы в суммарную для показателя закономерно. Ее значение определяется долей пластического обмена в общем метаболизме, которая у мальков меньше, чем у личинок карпа (табл. 1, уравнение 5).

Иная структура погрешностей наблюдается у коэффициентов K_1 и K_2 (рис. 1). Из уравнений коэффициентов u_{w1} и u_{w2} , входящих в формулы расчета точности показателей эффективности роста (табл. 1, уравнения 6 и 7), следует, что роль ошибок

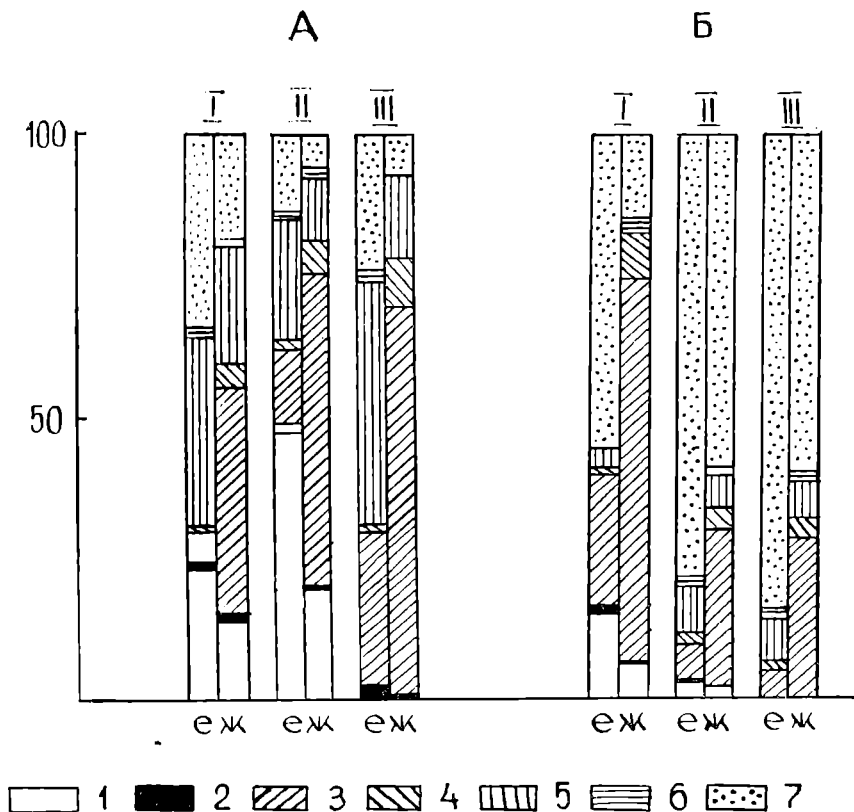


Рис. 1. Влияние погрешностей аргументов на суммарные ошибки показателей интенсивности и эффективности питания сеголетков карпа (табл. 5).

Период развития: А — личиночный, Б — мальковый, 1 — полный рацион, II — K_1 , III — K_2 ; 1 — а, 2 — d_0 , 3 — b, 4 — q, 5 — d_p , 6 — Q_1 и k; 7 — w. (табл. 1).

По оси ординат — относительная доля погрешностей аргументов, %; по оси абсцисс: е, ж — структура погрешностей показателей, вычисленных при минимальных и максимальных средних значениях аргументов и их ошибок.

средней массы в выборках (ε_{w_1} и ε_{w_2}) будет сильно зависеть от величины прироста массы тела за исследуемый период времени. Чем меньше прирост, тем сильнее будут влиять эти погрешности. Так, у личинок карпа относительный прирост за 6 дней составил 0,882, а у мальков за 21 день всего 0,272. Если у личинок ошибки средней массы незначительно влияли на случайные погрешности показателей K_1 и K_2 , то у мальков они играли главенствующую роль (рис. 1).

Доля пластического обмена, как правило, закономерно снижается по мере роста рыб. Поэтому при прочих равных условиях снижению скорости роста будет сопутствовать увеличение влияния ошибок средней массы рыб в выборках на точность показателей эффективности питания. В связи с этим интересно определить, при каких объемах выборок у рыб старших возрастных классов влияние этой погрешности будет мало.

При расчете показателей интенсивности и эффективности питания леща (рис. 2) значения коэффициентов Q_1 и k взяты из уравнения зависимости стандартного обмена от массы тела для всех карповых рыб (табл. 2). Погрешности показателей рассчитывались при $\varepsilon_b = 16\%$ и $\varepsilon_d = 15\%$ (табл. 5). При этом допускалось, что ошибки аргументов независимы и $\varepsilon_{w_1} = \varepsilon_{w_2} = 0$. Температурная поправка вычислялась по данным о сезонных изменениях среднемесячной температуры у дна Рыбинского водохранилища в среднем по всем плесам [30].

Зная эти погрешности, можно приблизительно найти объем выборки рыб, при котором суммарная ошибка показателя уве-

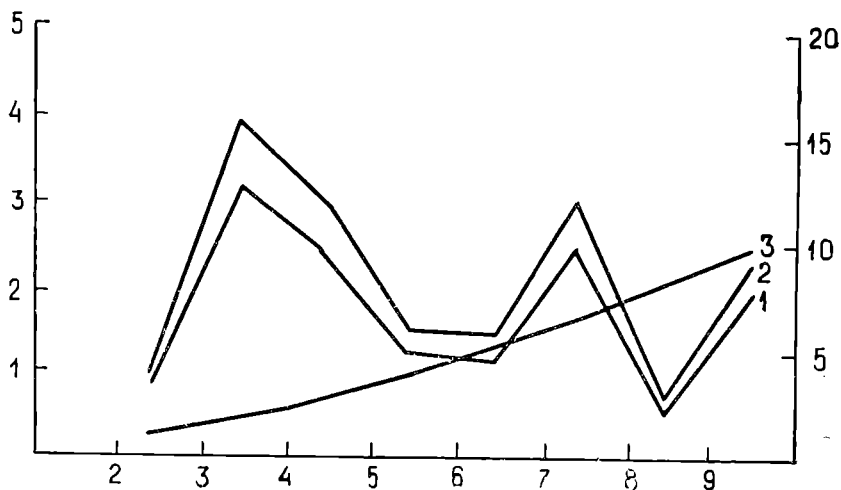


Рис. 2. Изменение интенсивности и эффективности питания у леща. Рассчитано по данным А. А. Остроумова [25, табл. 7, октябрь]. 1 — K_1 , %; 2 — K_2 , %; 3 — полный рацион, ккал/особь сут. По оси ординат: слева — %, справа ккал/особь сут.; по оси абсцисс — возраст, годы.

личится на величину v под влиянием погрешностей средней массы в выборках, по формуле

$$n = \frac{(CV)^2 u_w^2}{\epsilon_1 v + \frac{v^2}{2}} \quad (8)$$

где n — необходимый объем выборки. CV — коэффициент вариации массы тела, u_w — коэффициент влияния ошибки средней величины массы в выборке, ϵ_1 — относительная погрешность величины i -го показателя при $\epsilon_w=0$. Аналогичным образом можно построить формулы для любого аргумента (табл. 1).

Вероятные погрешности показателей, при условии точно известной массы тела, изменились в следующих пределах $\epsilon_c = 31-37\%$, $\epsilon_{K1} = 30-34\%$ и $\epsilon_{K2} = 29-33\%$. Были вычислены соответствующие объемы выборок (экз.) рыб из популяции, при которых суммарные ошибки увеличатся на 1% , т. е. для $v=1$ (табл. 6).

Таблица 6

Объем выборки различных возрастных групп леща

Показатели	Возраст, лет							
	3	4	5	6	7	8	9	10
C	9	11	12	9	9	10	7	9
K_1	547	78	379	460	505	2815	2500	234
K_2	578	77	380	483	531	2704	2814	245

В расчетах принималось, что во всех случаях $CV=30\%$, так как у сеголетков карповых изменчивость массы тела обычно характеризуется коэффициентами вариации в пределах $20-30\%$. У старших возрастных групп она меньше [33]. Ошибки начальной (w_1) и конечной (w_2) массы тела имеют различные коэффициенты влияния (табл. 1), которым будут соответствовать разные объемы выборок. В табл. 6 указаны наибольшие их значения.

Уже при выборке 7—12 экз. одновозрастных рыб ошибки средней массы рыб практически не сказываются на погрешности рациона. Напротив, при расчете коэффициентов эффективности питания необходимо располагать многочисленным материалом, чтобы ошибками средней массы можно было пренебречь.

Приведенные данные позволяют заключить, что ошибка величины рациона, определенного расчетным методом будет лежать в пределах $15-50\%$ (табл. 5). При достаточных выборках такую же погрешность будут иметь коэффициенты эффективности питания (K_1 и K_2). Несомненно, это приблизительные цифры. Более определенные оценки будут возможны в случае

измерения средних значений аргументов уравнений (3)—(7) непосредственно в водоеме. В первую очередь это относится к средней величине интенсивности обмена в естественных условиях [5]. Коэффициент (b), учитывающий различия величин обмена в эксперименте и природе вносит наибольшую погрешность в расчеты (рис. 1). В настоящее время основным методом нахождения значений коэффициента остается экспертная оценка [1]. Поэтому рассчитывать ошибку рациона в каждом конкретном случае нецелесообразно. Достаточно при интерпретации материалов учитывать, что погрешность вычисленного рациона лежит в пределах 15—50%.

С практической точки зрения наиболее полезна оценка точности показателей эффективности питания, даже если они рассчитываются главным образом по литературным данным, так как их случайная погрешность сильно зависит от ошибок средней массы в выборках. Пользуясь формулой (8), можно заранее приблизительно определить необходимые объемы выборки, при которых погрешности этих показателей будут минимальными.

Измерения с ошибкой 15—50% относятся к III (приблизительные) и IV (ориентировочные) классам точности [26]. Такой порядок погрешности хорошо согласуется со сложившимся мнением о точности косвенных определений пищевых потребностей рыб [5]. Согласно прямым и экспертным оценкам, такими ошибками характеризуются средние биомассы бентосных организмов (15—50%). Меньшую точность имеют величины рационов рыб, определенных по индексам потребления (не менее 50%), и оценка численности рыб в водоеме (около 100%) [2, 25, 27]. Класс точности метода определяет степень объективности выводов, которые можно сделать, сравнивая показатели интенсивности и эффективности питания рыб в различных водоемах.

В рыбохозяйственных исследованиях наиболее широкое применение получил 95%-ный уровень значимости. При такой вероятности доверительные погрешности достигают 100% и более от средней величины показателя (табл. 5). Возникает вопрос, на сколько должны отличаться средние значения, чтобы различия между ними были достоверны на таком уровне? С этой целью можно применить t —критерий для неравных дисперсий. Принимая ошибку средних значений показателей постоянной, равной 50%, различия между ними можно будет считать не случайными с вероятностью 95%, если они отличаются между собой в 50 раз! С вероятностью 50 или 80% такое утверждение возможно при условии, если одна величина отличается от другой не менее, чем в 1,6 или 3 раза соответственно. При ошибке метода 15% и вероятности 95% достоверной будет только 3-кратная разница между средними. Трудно себе представить, чтобы показатели интенсивности и эффективности питания одновозрастных рыб одного вида различались в разных водоемах в 50 раз и более.

Даже различия в 3 раза будут встречаться достаточно редко. По всей видимости, достоверность выводов, которые можно сделать из подобного сравнения трофических показателей, определенных расчетным методом, будет ниже 95%, возможно 50—80%.

Таким образом, используя уравнения (1)—(7), можно найти вероятные и доверительные оценки случайных погрешностей показателей интенсивности и эффективности питания. Специфика расчета этих показателей позволяет только приблизительно охарактеризовать их точность. Тем не менее даже эти ориентировочные цифры помогут правильно спланировать сбор материала, чтобы определить значения показателей с минимальной ошибкой, трезво оценивать полученные результаты, указывать достоверность вытекающих из них выводов. Здесь было рассмотрено применение этого метода на примере рыб, растущих с постоянной относительной скоростью. Очевидно, что подобным образом можно вычислять погрешности показателей интенсивности и эффективности питания у других животных, при ином типе роста, проводя соответствующую коррекцию расчетных формул.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 5—20.
2. Баканов А. И., Митропольский В. И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941—1978 гг. — В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1981, с. 211—228.
3. Баранова В. П., Максимова Л. П., Сахарова А. М. Определение количества потребленного рыбами естественного и искусственного корма по уравнению энергетического баланса. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 88, с. 47—63.
4. Богданов Г. Н., Стрельцова С. В. Посезонное изменение дыхания рыб. — Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 33, с. 103—115.
5. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956, 253 с.
6. Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. — Зоол. ж., 1962, т. 41, № 11, с. 1618—1630.
7. Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных. — Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 56—70.
8. Винберг Г. Г., Галковская Г. А. Зависимость скорости развития коловраток от температуры. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 149—155.
9. Зайдель А. Н. Ошибки измерений физических величин. Л., 1974, 108 с.
10. Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976, 598 с.
11. Ивлев В. С. Влияние температуры на дыхание рыб. — Зоол. ж., 1938, т. 17, № 4, с. 645—661.
12. Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. — Зоол. ж., 1939, т. 18, вып. 2, с. 303—318.
13. Ивлева И. В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных. — Успехи совр. биол., 1972, т. 73, вып. 3, с. 133—155.
14. (Ивлева И. В.) Ivleva I. V. Quantitative correlation of tempera-

ture and respiratory rate in poikilothermic animals. — Pol. Arch. Hydrobiol., 1973, vol. 20, N 2, p. 283—300.

15. Ивлева И. В. Изменение уровней энергетического обмена у морских беспозвоночных животных при адаптации к разным температурам. — В кн.: III съезд ВГБО. Тез. докл., Рига, 1976, с. 128—130.

16. Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водосмов. М., 1952, 341 с.

17. Кляшторин Л. Б., Смирнов Б. П. О возможности увеличения под влиянием стресса интенсивности обмена у рыб в процессе их роста. — Научн. докл. высш. школы. Биол. н., 1981, № 5, с. 58—61.

18. Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Определение стандартного обмена у рыб с использованием мембранного электрода. — Тр. ВНИРО, 1972, т. 85, с. 36—45.

19. Кляшторин Л. Б., Яржомбек А. А. Количественные подходы к оценке активного обмена у рыб. — В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев, 1978, с. 7—21.

20. Кокрен У. Методы выборочного исследования. М., 1976, 440 с.

21. Константинов А. С. О некоторых теоретических аспектах изучения трансформации веществ и энергии в водоемах. — В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. Матер. симп. (Севастополь, 9—11 октября 1972 г.), Киев, 1972, с. 85—86.

22. Мельничук Г. Л. Экология питания, пищевые потребности и баланс энергии молоди рыб водохранилищ Днепра. — Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 101, с. 288.

23. Мельничук Г. Л., Тихомирова Л. П., Волков Ю. П. Интенсивность выедания кормовых организмов и эффективность использования кормовой базы рыбой. — Гидробиол. ж., 1978, т. 14, № 4, с. 41—46.

24. Остроумов А. А. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1955, т. 2, с. 166—183.

25. Поддубный А. Г. Проблема определения численности рыб во внутренних водоемах. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1981, № 51, с. 36—42.

26. Поддубный А. Г. Значение работ по оценке точности результатов биологических исследований. Наст. кн.

27. Поддубный А. Г., Баканов А. И. О количественной оценке выедания бентоса рыбами. — Вопр. ихтиологии, 1981, т. 20, вып. 6(125), с. 888—896.

28. Рабинович С. Г. Погрешности величин. Л., 1978, 263 с.

29. Резников В. Ф. Совершенствование методов косвенных измерений роста и обмена объектов рыбоводства. — Сб. научн. тр. ВНИПРХа, 1980, № 29, с. 88—94.

30. Рыбинское водохранилище, Л., 1972, 363 с.

31. Сергеев Ю. С. Методы количественной оценки продуктивности рыб. М., 1972, 68 с.

32. Сказкина Е. П., Костюченко В. А. Пищевые рационы азовского бычка-кругляка. — Вопр. ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 2(49), с. 303—334.

33. Слуцкий Е. С. Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект). — Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 134, с. 3—132.

34. Сметанин М. М. О статистической оценке точности показателей темпа роста рыб. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 41, с. 74—79.

35. Строганов Н. С. К акклиматизации гамбузии в северных широтах. 1. Действие температуры на соотношение процессов газообмена и азотистого обмена у *Gambusia holbrooki*. — Уч. зап. МГУ, 1939, вып. 33, с. 30—45.

36. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962, 444 с.

37. Умнов А. А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного. — Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 71—86.

38. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. М., 1980, 463 с.

39. Хальд А. Математическая статистика с техническими приложениями. М., 1956, 664 с.

40. Шерстюк В. В. Некоторые показатели энергетической ценности беспозвоночных и молоди рыб Кременчугского водохранилища. — В кн.: Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. Киев, 1973, с. 132—148.
41. Яблонская Е. А. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 5. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом и оценка с этой точки зрения кормности водоемов. — Тр. лимнол. ст. в Косине, 1935, № 20, с. 101—121.
42. Яржомбек А. А. Скорости и энергетика движения рыб в экспериментальных условиях, в естественной среде и в зоне орудий лова. М., 1974, 52 с.
43. Яржомбек А. А., Кляшторин Л. Б. Формула для расчета энергетических затрат рыб на плавание. — Рыбн. хоз-во, 1973, № 5, 19 с.
44. Яржомбек А. А., Кляшторин Л. Б., Подражанская С. Г. Активный обмен у рыб. — Экология, 1977, № 1, с. 65—75.
45. Agren G. I., Axelsson B. Population respiration: a theoretical approach. — Ecological modelling, 1980, vol. 11, N 1, p. 39—54.
46. Anderson K. P. Manual of sampling and statistical methods for fisheries biology. Rome, 1965, 25 p.
47. Backiel T. An equation for temperature dependent metabolism or for the "normal curve" of Krogh. — Pol. Arch. Hydrobiol., 1977, vol. 24, N 2, p. 305—309.
48. Brett J. R. Fish — the energy cost of living. In: Marine aquiculture. Corvallis, 1970, p. 37—52.
49. Haugard N., Irving L. The influence of temperature upon the oxygen consumption of the cunner (*Tautoglabrus adspersus* Walbaum) in summer and in winter. — J. cell and comp. physiol., 1943, vol. 21, N 1, p. 19—26.
50. Jones R. Growth of the fish. — In: The ecology of the seas. L., 1976, p. 251—279.
51. Kerr S. R. Prediction of fish growth efficiency in nature. — J. Fish Res. Board Canada, 1971, vol. 28, N 6, p. 809—814.
52. Nielsen L. A., Schoch W. F. Errors in estimating mean weight and other statistics from mean length. — Trans. Amer. Fish Soc., 1980, vol. 109, N 3, p. 319—322.
53. Pienaar L. V., Ricker W. E. Estimating mean weight from length statistics. — J. Fish Res. Board Canada, 1968, vol. 25, N 12, p. 2743—2747.
54. Solomon D. I., Brafield A. E. The energetics of feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.). — J. Animal Ecol., 1972, vol. 41, N 3, p. 699—818.
55. Ware D. M. Growth, metabolism and optimal swimming speed of a pelagic fish. — J. Fish. Res. Board Canada, 1975, vol. 32, N 1, p. 31—41.
56. Ware D. M. Bioenergetic of Stock and recruitment. — Canad. J. Fish Aquat. Sci., 1980, vol. 37, N 6, p. 1012—1024.
57. Weatherley A. H. Factors affecting maximization of fish growth. — J. Fish. Res. Board Canada, 1976, vol. 33, N 4, p. 1046—1058.
58. Weihs D. Optimal fish cruising speed. — Nature, 1973, vol. 245, N 5419, p. 48—50.

ПОГРЕШНОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РОСТА РЫБ

Для определения показателей, численно характеризующих процесс роста, предложено большое число разнообразных формул. Наиболее часто встречающиеся в литературе показатели роста рыб (ПРР) и соответствующие им формулы, записанные в индексных переменных, приведены в таблице 1 (по возможности, в хронологическом порядке). Они используются при решении ряда вопросов, в частности, при сопоставлении экстенсивности и интенсивности роста рыб, при выявлении периодичности этого процесса.

Противоречивость имеющихся точек зрения о целесообразности их применения [1—4, 6—9, 12, 15—18, 23, 39—41] позволяет считать вопрос о наиболее оптимальных количественных ПРР весьма актуальным.

Кроме того, вычисление каких-либо ПРР 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 полученных результатов. Ранее нами [30] указана методика оценки точности показателей относительной скорости роста рыб с заведомо известным возрастом.

Задача данной статьи — классификация, обсуждение и сопоставление существующих показателей роста, указание формул для оценки их косвенных предельных и среднеквадратических погрешностей с учетом статистических ошибок определения возраста рыб. При этом использованный литературный и экспериментальный материал не рассматривался исчерпывающим для окончательного решения всех затронутых вопросов проблемы роста рыб, а имел лишь иллюстративное значение для обеспечения наглядности развиваемых представлений.

К настоящему времени накоплен опыт классификации показателей экономического роста, вычисляемых часто аналогичным образом [5, 11, 19, 20, 29, 33, 37, 43]. Некоторые из этих классификаций, по-видимому, можно распространить и на показатели роста рыб.

Согласно одной из них, по признаку времени, все величины 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 тела) рыбы в данный

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

По другой, по-видимому, более полезной для анализа роста рыб классификации, показатели могут быть разделены на абсолютные и относительные. Абсолютные характеризуют рост всего тела, описывают экстенсивность процесса. К ним следует отнести размер тела в данный момент времени, абсолютный прирост, среднюю абсолютную скорость, «характеристику» роста, абсолютное ускорение, показатель среднего размера вида по Балону [44], приросты приростов. Остальные ПРР — относительные, характеризующие рост единицы длины или массы тела, т. е. интенсивность процесса.

Не все ПРР одной и той же группы имеют одинаковую методическую ценность, обоснованность. По-видимому, имеет смысл выделить среди них основные и дополнительные (с определенной, хорошо апробированной для анализа подобных процессов позиции). Еще в 1946 г. В. А. Желиговский [16], используя представления академика В. П. Горячкина [13], отмечал, что рост различных организмов наиболее полно характеризуется в каждый данный момент совокупностью трех взаимообусловленных показателей — накопленным результатом (длины, веса), скоростью и ускорением изменений данной величины. Развивая эту точку зрения, дальнейшую классификацию, сопоставление и обоснование абсолютных и относительных ПРР целесообразно выполнить с позиции кинематики.

Изменение длины тела l (это относится и к другим параметрам роста) во времени t можно рассматривать как описание прямолинейного неравномерного движения материальной точки. В кинематике кроме координат l и времени t для более наглядного анализа такого процесса обычно [42] используют перемещение аналогичное абсолютному приросту $l_{i+1} - l_i$, $i = 0 \div n-1$, скорость $v_i = \frac{l_{i+1} - l_i}{\theta}$, $i = 0 \div n-1$ и ускорение $a_i = \frac{l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}}{\theta^2}$.

Для простоты принято $l_{i+1} - l_i = \Theta = \text{const}$.

Совершенно естественно и при анализе роста рыб применить в первую очередь именно эти хорошо апробированные показатели, сопоставляя все остальные, дополнительные, с ними. 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 ПРР.

В. В. Васнецовым [9] был предложен другой показатель экстенсивности роста — «характеристика» H_l (табл. 1). По его мнению, при умножении удельной скорости роста на исходную длину тела рыбы учитывается зависимость скорости роста от

Показатели, используемые при изучении роста рыб

Показатель, литературный источник	Формула вычисления показателя
Размер тела в данный момент времени	l_i
Абсолютный прирост	$l_{i+1} - l_i$
Средняя абсолютная скорость роста	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta}$
Относительная скорость роста [46]	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta l_i}$
Удельная скорость роста [39, 45]	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta}$
Константа роста [39]	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} \cdot \frac{t_i + t_{i+1}}{2}$
Характеристика роста [9]	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} \cdot l_i$
Относительная скорость роста [45]	$\frac{2(l_{i+1} - l_i)}{\theta(l_{i+1} + l_i)}$
Абсолютное ускорение [16]	$\frac{l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}}{\theta^2}$
Относительная скорость роста [4]	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta \cdot l_n}$
Показатель интенсивности линейного роста популяции [44]	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{l_{i+1} - l_i}{l_i}$
Показатель среднего размера вида [44]	$\frac{l_n}{n}$
Относительная скорость роста [7]	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta \cdot l_0}$
Коэффициент роста [11]	$\frac{l_{i+1}}{l_i}$
Средний коэффициент роста [32]	$\sqrt[n]{\frac{l_n}{l_0}}$
Приросты приростов [23]	$l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}$

Примечание. l_i, l_{i+1} — размер (длина тела) рыбы в возрасте t_i, t_{i+1} , $i=0, 1 \dots n$, θ — интервал дискретности, $\theta = t_{i+1} - t_i$.

размеров организма. Поэтому он считал «характеристику» наиболее точным количественным ППР, рекомендовал применять ее не только для выделения периодов, но и как показатель скорости роста.

Впоследствии было показано, что получаемая в результате довольно сложных вычислений «характеристика» представляет собой ППР, близкий по смыслу абсолютному приросту в единицу времени, но отличающийся от него по величине [6, 7, 15, 40]. М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [23] отметили, что «характеристика» не имеет того смысла, который придавал ей В. В. Васнецов [9], полагая что с ее помощью учитывается зависимость скорости роста от длины тела. Однако этот ППР получил широкое распространение в работах ихтиологов при анализе периодичности роста рыб и пользоваться им рекомендовано в важнейших учебных пособиях по ихтиологии [24, 25, 38].

Размерность H_i совпадает с размерностью абсолютной скорости V_i . Например, если длина тела измеряется в миллиметрах, а возраст рыбы — в годах, то размерность «характеристики» и абсолютной скорости роста — мм/год. Имеет смысл количественно сопоставить их величины. Для такого сопоставления наиболее просто оценить разность

$$V_i - H_i = \frac{l_{i+1} - l_i}{\theta} - \frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta} \cdot l_i = \left[l_{i+1} - l_i - (\ln l_{i+1} - \ln l_i) l_i \right] \frac{1}{\theta} \quad (1)$$

которую 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 переменных.

Ранее М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [23] вывели соотношение между V_i и H_i , зависящие только от удельной скорости роста s_i , и показали, что чем выше s_i , тем сильнее абсолютная скорость превосходит «характеристику» роста. Однако удельная скорость 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

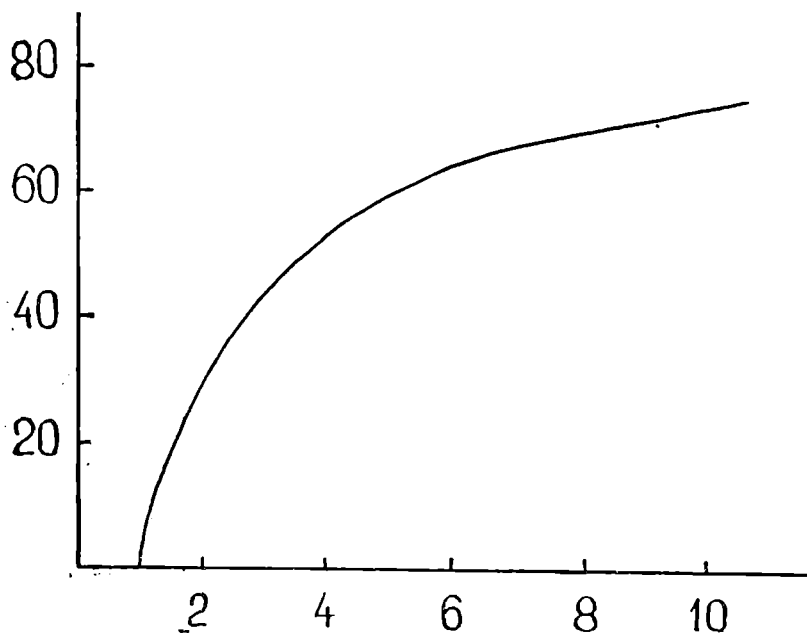
$$g_i = \frac{V_i - H_i}{V_i} \cdot 100\% = \left(1 - \frac{H_i}{V_i} \right) \cdot 100\% \quad (2)$$

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

$$g_i = \left(1 - \frac{\ln \frac{l_{i+1}}{l_i}}{1 - \frac{l_{i+1}}{l_i}} \right) \cdot 100\% . \quad (3)$$

Анализ функции $g = g_i \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \right)$ показывает, что систематическая ошибка сравнительно мала только в небольшой окрестности точки $\frac{l_{i+1}}{l_i} = 1$ и возрастает с увеличением аргумента (см. рисунок). 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_1 «характеристики» роста, помимо статистической ошибки, методика оценки которой будет указана ниже, как правило, имеется и значительная систематическая погрешность.

Например, у густеры, выращенной в прудах экспериментальной базы «Сунога», средняя длина тела в возрасте 1 год составляла 47 мм, в возрасте 2 года — 92 мм, следовательно, g_1



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

около 30%. Еще большие систематические ошибки получаются при увеличении отношения $\frac{l_{i+1}}{l_i}$. Так, по данным А. В. Пупрыниковой [27], в течение 132 сут. средняя длина молоди щуки увеличилась от 11.9 до 138.7 мм. Вычисления показывают, что систематическая ошибка g_i более 76%.

Следовательно, «характеристика» роста, вычисляемая гораздо более сложным способом, 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 (с позиции кинематики) отнести к дополнительным абсолютным ПРР и вычислять только при необходимости сопоставления с литературными данными.

Предложенный Балоном [44] показатель среднего размера вида можно интерпретировать как среднеарифметическую величину абсолютных приростов [18]. С точки зрения кинематики он тоже считается дополнительным ПРР.

В качестве основного показателя, характеризующего быстроту измерения абсолютной скорости роста, принимается среднее абсолютное ускорение [1, 2, 16, 17]. Отметим, что при $Q = t_{i+1} - t_i = 1$ абсолютное ускорение численно равно приросту приростов — дополнительному показателю, использованному М. В. Миной и Г. А. Клевезаль [23]. Но если $\Theta \neq 1$, то они различны по величине.

Как уже указано выше, для изучения интенсивности роста используются относительные ПРР. При этом наилучшая оценка относительной скорости роста достигается по формуле, предложенной в 1927 г. независимо друг от друга И. И. Шмальгаузен [41] и Броди [45]. Их формула удельной скорости роста неоднократно подвергалась критике [6, 7, 15, 18] на том основании, что она, якобы, применима только для экспоненциального роста, который на практике выполняется очень редко.

Как отметили М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [23] средняя удельная скорость, роста, определенная как

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

и для линейного роста равна: $\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{t_{i+1} - t_i}$.

Ранее в работе Г. Г. Винберга [12] было показано, что формула остается той же самой при любом типе роста. Это отчетливо видно, если в подинтегральном выражении выделить дифференциал, что позволяет произвести интегрирование, не налагывая ограничений на характер роста в интервале $t_i t_{i+1}$.

$$c_i = \frac{1}{t_{i+1} - t_i} \int_{t_i}^{t_{i+1}} \left(\frac{1}{l} \frac{dl}{dt} \right) dt = \frac{1}{t_{i+1} - t_i} \int_{l_i}^{l_{i+1}} d(\ln l) = \frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{t_{i+1} - t_i} \quad (4)$$

Интересно сопоставить с c_i часто используемые показатели относительной скорости по Майноту [46] — d_i и Броди [45] — e_i . Для этого снова воспользуемся формулой систематической ошибки. Выбрав в качестве аргумента $\frac{l_{i+1}}{l_i}$, имеем:

$$g'_i = \left(\frac{d_i - c_i}{c_i} \right) \cdot 100\% = \left(\frac{\frac{l_{i+1}}{l_i} - 1}{\ln \frac{l_{i+1}}{l_i}} - 1 \right) \cdot 100\% \quad (5)$$

$$g''_i = \left| \frac{e_i - c_i}{c_i} \right| \cdot 100\% = \left| 2 \frac{\frac{l_{i+1}}{l_i} - 1}{\left(\frac{l_{i+1}}{l_i} + 1 \right) \ln \frac{l_{i+1}}{l_i}} - 1 \right| \cdot 100\% \quad (6)$$

Анализ функций $g'_i = g'_i \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \right)$ и $g''_i = g''_i \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \right)$ показывает, что для больших значений $\frac{l_{i+1}}{l_i}$ помимо статистических ошибок имеются и значительные систематические погрешности (табл. 2). Причем функция $g'_i = g'_i \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} \right)$ очень быстро увеличивается с возрастанием аргумента.

Таблица 2

Систематические погрешности показателей относительной скорости роста рыб, %

	$\frac{l_{i+1}}{l_i}$							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Относительная скорость роста по Майноту [46]	0	44.3	82.0	116.4	148.5	179.0	208.3	236.6
Относительная скорость роста по Броди [45]	0	3.8	9.0	13.4	17.2	20.3	22.9	25.2

Для рыб наибольшая величина отношения $\frac{l_{i+1}}{l_i}$ при одинаковых интервалах дискретности наблюдается в первое время после выклева. При этом даже за время 20—30 сут. длина тела рыбы может увеличиваться в несколько раз. Так, по данным

В. В. Васнецова и др. [10] 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. При вычислении средней за этот месяц относительной скорости роста систематическая погрешность g' более 148%, а g'' — более 170%. Еще большие систематические ошибки, достигающие нескольких сотен процентов, получаются при увеличении отношения $\frac{l_{i+1}}{l_i}$.

Следовательно, для определения средней относительной скорости роста можно пользоваться формулами Майнота [46] и Броди [45], не делая большой систематической ошибки, только тогда, когда отношение $\frac{l_{i+1}}{l_i}$ несущественно превышает 1.

Отметим, что показатели относительной скорости роста $\frac{l_{i+1} - l_i}{l_i \theta}$ [4] и $\frac{l_{i+1} - l_i}{l_0 \theta}$ [7] представляют собой величины, пропорциональные абсолютной скорости роста с коэффициентами пропорциональности, соответственно $\frac{1}{l_n}$ и $\frac{1}{l_0}$. Здесь l_n по Л. С. Бердичевскому [4] — длина рыбы предельного возраста, а l_0 по В. Л. Брюзгину [7] — длина рыбы на первом году жизни, т. е. эти оба показателя линейно связаны с V_i и представляют собой масштабно измененную абсолютную скорость роста. Именно этим можно объяснить отмеченный В. Л. Брюзгиным [7] факт сходства формы кривых динамики данных показателей в онтогенезе, вычисленных для одного и того же объекта.

Анализируя показатель интенсивности линейного роста популяции по Балону [44], можно заметить, что он представляет собой усредненный за определенный период коэффициент относительного прироста по Майноту [46], т. е. при интенсивном росте имеет большую систематическую погрешность.

Коэффициент $z_i = \frac{l_{i+1}}{l_i}$ и средний коэффициент роста $\sqrt[n]{\frac{l_n}{l_0}}$ показывают во сколько раз в относительном выражении увеличился или уменьшился уровень ряда за рассматриваемый промежуток времени. Логарифмируя их, получаем

$$\ln z_i = \ln l_{i+1} - \ln l_i \quad (7)$$

$$\ln \bar{z} = \frac{1}{n} (\ln l_n - \ln l_0) \quad (8)$$

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

$$\int_{l_i}^{l_{i+1}} \frac{dl}{l} = \int_{l_i}^{l_{i+1}} d(\ln l) = \ln l_{i+1} - \ln l_i \quad (9)$$

Для количественного анализа быстроты изменения удельной скорости роста в качестве основного ПРР целесообразно применить относительное ускорение роста:

$$u_i = \frac{c_{i+1} - c_i}{\theta}, \quad i = 0 \div n - 2 \quad (10)$$

С учетом формулы (4) имеем:

$$u_i = \frac{\ln l_{i+2} - 2 \ln l_{i+1} + \ln l_i}{\theta^2} = \frac{\ln \frac{l_{i+2} l_i}{l_{i+1}^2}}{\theta^2}, \quad i = 0 \div n - 2 \quad (11)$$

Относительное ускорение может быть как положительно, так и отрицательно. Если $u_i > 0$, то это свидетельствует об ускорении роста длины тела рыбы, если $u_i < 0$ — о замедлении относительного роста.

И. И. Шмальгаузен [39, 41] полагал, что на протяжении естественного периода роста произведение удельной скорости роста на время, протекшее с начала роста, есть величина постоянная для его отдельных периодов, ввел безразмерный показатель — константу роста. Критическая оценка ее была сделана В. В. Васнецовым [9], Н. Д. Белым [3], Н. И. Чугуновой [38], В. Л. Брюзгиным [7]. Константа роста широко использовалась в работах М. И. Маркуна [21, 22], А. И. Рабинерсона [28], М. И. Терсковой [35, 36], М. В. Миных, Г. А. Клевезаль [23], Е. А. Ваганова [8].

В частности, Е. А. Вагановым [8] показано, что константа роста ступенчатого параболического уровня характеризует соотношение мгновенной и средней скоростей роста, она не зависит от единиц измерения и численно выражает общую тенденцию изменения темпа роста на данном отрезке жизненного цикла. С позиции кинематики, однако, константа роста — дополнительный ПРР.

Таким образом, с точки зрения кинематики существующие абсолютные и относительные ПРР можно разделить на основные (табл. 3, 4), которые рекомендуется вычислять в первую очередь и дополнительные (табл. 5, 6), которые следует использовать при необходимости обеспечения большей наглядности или при сопоставлении с литературными данными. Сознавая определенную условность данной классификации, отметим, что некоторые из дополнительных ПРР, например, константа роста, как указывалось выше, могут иметь вполне четкий биологический смысл. Поэтому статистическая оценка точности проводилась как для основных, так и для дополнительных ПРР.

Конкретный способ этой оценки зависит от характера имеющейся информации.

Как указывалось М. В. Миной и Г. А. Клевезаль [23] при анализе роста нужно отличать данные, получаемые при исследовании совокупности особей известного возраста, данные одномоментной выборки и информацию о росте отдельных особей. Опираясь с измерениями роста совокупности особей известного возраста, необходимо учитывать репрезентативность выборки, а при исследовании результатов одномоментного облова, кроме того — стабильность роста различных поколений.

Несомненно, что изучая совокупность 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

Таблица 3

Основные (с позиции кинематики) абсолютные показатели роста рыб

Показатель роста	Формула вычисления показателя
Размер тела в данный момент времени	l_i
Абсолютный прирост	$l_{i+1} - l_i$
Средняя абсолютная скорость роста	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\theta}$
Среднее абсолютное ускорение роста	$\frac{l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}}{\theta^2}$

Таблица 4

Основные (с позиции кинематики) относительные показатели роста рыб

Показатель роста	Формула вычисления показателя
Относительный прирост	$\ln l_{i+1} - \ln l_i$
Удельная скорость	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\theta}$
Относительное ускорение	$\ln \frac{l_{i+1} - l_i}{l_{i+1}}$ θ^2

особи, определить его среднее значение, среднеквадратическое отклонение и возможную статистическую погрешность классическим способом [26]. Например, для 8 меченых особей леща с заведомо известным возрастом 6+ среднее значение удельной скорости роста, по нашим данным, 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

Таблица 5

Дополнительные (с позиции кинематики) абсолютные показатели роста рыб

Показатель роста	Формула вычисления показателя
Характеристика роста	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\Theta} \cdot l_i$
Показатель среднего размера вида [44]	$\frac{l_n}{n}$
Приросты приростов [23]	$l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}$

Таблица 6

Дополнительные (с позиции кинематики) относительные показатели роста рыб

Показатель роста	Формула вычисления показателя
Относительная скорость роста [46]	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\Theta \cdot l_i}$
Константа роста [39, 40]	$\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\Theta} \cdot \frac{t_i + t_{i+1}}{2}$
Относительная скорость роста [45]	$\frac{2(l_{i+1} - l_i)}{\Theta(l_{i+1} + l_i)}$
Относительная скорость роста [4]	$\frac{t_i + t_{i+1}}{\Theta \cdot l_n}$
Показатель интенсивности линейного роста популяции [44]	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{l_{i+1} - l_i}{l_i}$
Относительная скорость роста [7]	$\frac{l_{i+1} - l_i}{\Theta l_0}$
Коэффициент роста [11]	$\frac{l_{i+1}}{l_i}$
Средний коэффициент роста [32]	$\sqrt[n]{\frac{l_n}{l_0}}$

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

Анализируемые показатели представляют собой сравнительно простые функции нескольких переменных:

$$Y=f(x_1, x_2, \dots, x_j, \dots, x_p) \quad (12)$$

т. е. возникает ситуация, когда нужно оценить точность функции, ошибки аргументов которой определяются предварительно. 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 ранее описанную методику [34], получаем формулы погрешностей показателей роста с учетом погрешностей интервала дискретности (табл. 7—14). Методы оценки точности определения возраста рыб рассматриваются нами в отдельной статье [31]. Если анализируется рост рыб с заранее известным возрастом, то $S_\theta = 0$ и расчеты упрощаются.

Таблица 7

Предельные абсолютные погрешности основных абсолютных показателей роста рыб

Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
Размер тела в данный момент времени	S_{l_1}
Абсолютный прирост	$S_{l_1} + S_{l_{i+1}}$
Средняя абсолютная скорость	$\frac{1}{\theta} \left[S_{l_1} + S_{l_{i+1}} + \frac{S_\theta}{\theta} (l_{i+1} - l_i) \right]$
Среднее абсолютное ускорение	$\frac{1}{\theta^2} \left[S_{l_1} + 2S_{l_{i+1}} + S_{l_{i+2}} + 2\frac{S_\theta}{\theta} (l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2}) \right]$

Таблица 8

Предельные абсолютные погрешности дополнительных абсолютных показателей роста рыб

Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
Характеристика роста	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{l_1}{l_{i+1}} S_{l_{i+1}} + (1 + \ln l_i) S_{l_i} + (l_n l_{i+1} - \ln l_i) l_i S_\theta \right]$
Показатель среднего размера вида [44]	$\frac{S_{l_n}}{n}$
Приросты приростов	$(S_{l_1} + 2S_{l_{i+1}} + S_{l_{i+2}})$

Предельные абсолютные погрешности основных относительных показателей роста рыб

Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
Относительный прирост	$\frac{S_{l_1}}{l_1} + \frac{S_{l_1+1}}{l_{1+1}}$
Удельная скорость	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{S_{l_1}}{l_1} + \frac{S_{l_1+1}}{l_{1+1}} + \frac{S_{\theta}}{\theta} (\ln l_{1+1} - \ln l_1) \right]$
Относительное ускорение	$\frac{1}{\theta^2} \left[\frac{S_{l_1}}{l_1} + 2 \frac{S_{l_1+1}}{l_{1+1}} + \frac{S_{l_1+2}}{l_{1+2}} + 2 \ln \frac{l_{1+2} l_1}{l_{1+1}^2} \cdot \frac{S_{\theta}}{\theta} \right]$

Таблица 10

Предельные абсолютные погрешности дополнительных относительных показателей роста рыб

Показатель роста	Предельная абсолютная погрешность
Относительная скорость роста [46]	$\frac{1}{\theta l_1} \left[S_{l_1+1} + \left(\frac{l_{1+1}}{l_1} S_{l_1} \right) + (l_{1+1} - l_1) \left(\frac{S_{\theta}}{\theta} \right) \right]$
Константа роста [41]	$\frac{1}{\theta} \left[\frac{(t_1 + t_{l_1+1}) S_{l_1+1}}{2 l_{1+1}} + \frac{(t_1 + t_{l_1+1}) S_{l_1}}{2 l_1} + \right. \\ \left. + \frac{\ln l_{1+1} - \ln l_1}{\theta} (t_1 S_{l_1+1} + t_{l_1+1} S_{l_1}) \right]$
Относительная скорость роста [45]	$\frac{2}{\theta(l_{1+1} + l_1)} \left[\frac{2 l_{1+1} S_{l_1}}{l_{1+1} + l_1} + \frac{2 l_1 S_{l_1}}{l_{1+1} + l_1} + \right. \\ \left. + (l_{1+1} - l_1) \left(\frac{S_{\theta}}{\theta} \right) \right]$
Относительная скорость роста [4]	$\frac{1}{\theta l_n} \left[S_{l_1} + S_{l_1+1} + \left(\frac{l_{1+1} - l_1}{l_n} \right) S_{l_n} + \right. \\ \left. + (l_{1+1} - l_1) \left(\frac{S_{\theta}}{\theta} \right) \right]$
Показатель интенсивности линейного роста популяций [44]	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{1}{l_i} (S_{l_{i+1}} + \frac{l_{i+1}}{l_i} S_{l_i})$
Относительная скорость роста [7]	$\frac{1}{\theta l_0} \left[S_{l_1} + S_{l_1+1} + \left(\frac{l_{1+1} - l_1}{l_0} \right) S_{l_0} + \right. \\ \left. + (l_{1+1} - l_1) \frac{S_{\theta}}{\theta} \right]$
Коэффициент роста	$\frac{1}{l_1} \left(S_{l_1+1} + \frac{l_{1+1}}{l_1} S_{l_1} \right)$
Средний коэффициент роста	$\frac{1}{n} \sqrt[n]{\frac{l_n}{l_0}} \left(\frac{S_{l_n}}{l_n} + \frac{S_{l_0}}{l_0} \right)$

В качестве примера использования этих формул в табл. 15—18 приведены значения показателей линейного роста, их предельных погрешностей с вероятностью 0.7 и ошибок репрезентативности (в скобках) для окуня в возрасте 1, 2, 3, 4, года, выращенного в прудах экспериментальной базы «Сунога». Измерения длин тела производились в конце апреля—начале мая 1972—1975 гг. при пересадке рыб из зимовального в нагульные пруды. В первый год было измерено 26, во второй—30, в третий—18 и в четвертый—10 особей. Значения ошибок, рассчитанные по формулам (табл. 7—14) при $S_{\theta} = 0$, округлены.

Таблица 11

Среднеквадратические абсолютные погрешности основных абсолютных показателей роста рыб

Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
Размер тела в данный момент времени	S_{l_i}
Абсолютный прирост	$\left[S_{l_i}^2 + S_{l_{i+1}}^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Средняя абсолютная скорость	$\frac{1}{\theta} \left[S_{l_i}^2 + S_{l_{i+1}}^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{S_{\theta}}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Среднее абсолютное ускорение	$\frac{1}{\theta^2} \left[S_{l_i}^2 + 4S_{l_{i+1}}^2 + S_{l_{i+2}}^2 + 4(l_i - 2l_{i+1} + l_{i+2})^2 \left(\frac{S_{\theta}}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$

Таблица 12

Среднеквадратические абсолютные погрешности дополнительных абсолютных показателей роста рыб

Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
Характеристика роста	$\frac{1}{\theta} \left[\left(\frac{l_i}{l_{i+1}} \right)^2 S_{l_{i+1}}^2 + (1 + \ln l_i)^2 S_{l_i}^2 + (\ln l_{i+1} - \ln l_i)^2 l_i^2 \left(\frac{S_{\theta}}{\theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Показатель среднего размера вида [44]	$\frac{S_{l_n}}{n}$
Приросты приростов	$\left[S_{l_i}^2 + 4S_{l_{i+1}}^2 + S_{l_{i+2}}^2 \right]^{\frac{1}{2}}$

Среднеквадратические абсолютные погрешности основных относительных показателей роста рыб

Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
Относительный прирост	$\left[\frac{S_{l_i}^2}{l_i^2} + \frac{S_{l_{i+1}}^2}{l_{i+1}^2} \right]^{\frac{1}{2}}$
Удельная скорость	$\frac{1}{\Theta} \left[\frac{S_{l_i}^2}{l_i^2} + \frac{S_{l_{i+1}}^2}{l_{i+1}^2} + (\ln l_{i+1} - \ln l_i)^2 \left(\frac{S_{\Theta}}{\Theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Относительное ускорение	$\frac{1}{\Theta^2} \left[\frac{S_{l_i}^2}{l_i^2} + 4 \frac{S_{l_{i+1}}^2}{l_{i+1}^2} + \frac{S_{l_{i+2}}^2}{l_{i+2}^2} + 4 \left(\ln \frac{l_{i+2} l_i}{l_{i+1}^2} \right)^2 \left(\frac{S_{\Theta}}{\Theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$

Таблица 14

Среднеквадратические абсолютные погрешности дополнительных относительных показателей роста рыб

Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
Относительная скорость роста [46]	$\frac{1}{\Theta l_i} \left[S_{l_{i+1}}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} S_{l_i} \right)^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{S_{\Theta}}{\Theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Константа роста [41]	$\frac{1}{\Theta} \left[\frac{(t_i + t_{i+1})^2 S_{l_{i+1}}^2}{4 l_{i+1}^2} + \frac{(t_i + t_{i+1})^2 S_{l_i}^2}{4 l_i^2} + \left(\frac{\ln l_{i+1} - \ln l_i}{\Theta} \right)^2 (t_i^2 S_{l_{i+1}}^2 + t_{i+1}^2 S_{l_i}^2) \right]^{\frac{1}{2}}$
Относительная скорость роста [45]	$\frac{2}{\Theta (l_{i+1} + l_i)} \left[\frac{4 l_{i+1}^2 l_i}{(l_{i+1} + l_i)^2} + \frac{4 l_i^2 l_{i+1}}{(l_{i+1} + l_i)^2} + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{S_{\Theta}}{\Theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Относительная скорость роста [4]	$\frac{1}{\Theta l_n} \left[S^2 + S_{l_{i+1}}^2 + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{\ln} \right)^2 S_n^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{S_{\Theta}}{\Theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$

Таблица 14 (продолжение)

Показатель роста	Среднеквадратическая абсолютная погрешность
Показатель интенсивности линейного роста популяции [44]	$\frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{1}{l_i} \left[S_{l_{i+1}}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_i} S_{l_i} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Относительная скорость роста [7]	$\frac{1}{n l_0} \left[S_{l_1}^2 + S_{l_{i+1}}^2 + \left(\frac{l_{i+1} - l_i}{l_0} \right)^2 S_{l_0}^2 + (l_{i+1} - l_i)^2 \left(\frac{S_\Theta}{\Theta} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Коэффициент роста	$\frac{1}{l_1} \left[S_{l_{i+1}}^2 + \left(\frac{l_{i+1}}{l_1} S_{l_i} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
Средний коэффициент роста	$\frac{1}{n} \sqrt{\frac{l_n}{l_0}} \left[\frac{S_{l_n}^2}{l_n^2} + \frac{S_{l_0}^2}{l_0^2} \right]^{\frac{1}{2}}$

Абсолютная и удельная скорости роста положительны, но быстро убывают с возрастом по величине (табл. 17—18). Абсолютное и относительное ускорение 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. Численные значения приростов и скоростей роста в соответствующие годы совпадают, однако, если $\Theta \neq 1$, то они будут различны, как отличаются по величине переме-

Таблица 15

Основные с позиции кинематики, абсолютные 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)	15±2 (2)
Абсолютный прирост, мм	70±2 (1)	20±2 (1)	11±3 (2)	
Средняя абсолютная скорость, мм/год	70±2 (1)	20±2 (1)	11±3 (2)	
Среднее абсолютное ускорение, мм/год ²		—50±4 (2)	—9±5 (3)	

Таблица 16

Основные, с позиции кинематики, относительные показатели роста окуня, их предельные и среднеквадратические (в скобках) погрешности с вероятностью 0.7

Показатель роста	Возраст, годы			
	1	2	3	4
Относительный прирост	$0.88 \pm 0.03 (0.02)$ $0.15 \pm 0.02 (0.01)$ $0.08 \pm 0.02 (0.01)$			
Удельная скорость, 1/год	$0.88 \pm 0.3 (0.02)$ $0.15 \pm 0.02 (0.01)$ $0.08 \pm 0.02 (0.01)$			
Относительное ускорение, 1/год ²	$-0.72 \pm 0.04 (0.03)$		$-0.08 \pm 0.04 (0.02)$	

Таблица 17

Дополнительные, с позиции кинематики, абсолютные показатели роста окуня, их предельные и среднеквадратические (в скобках) погрешности с вероятностью 0.7

Показатель роста	Возраст, годы			
	1	2	3	4
Характеристика, мм/год	44 ± 6 (5)		18 ± 7 (6)	11 ± 9 (6)
Показатель среднего размера вида [44] мм год	38 ± 1 (1)			
Приросты приростоз, мм	-50 ± 4 (2)		-9 ± 5 (3)	

жение и скорость движения материальной точки за время, не равное единице измерения.

Использование критерия Стьюдента показывает, что различие между собой соответствующими средними значениями основных ПРР в разные годы с вероятностью не меньшей, чем 0.95 достоверно. Оценка достоверности разности при этом оказалась возможной только после определения ошибок репрезентативности ПРР.

Дополнительные ПРР (табл. 17—18) дают некоторую дополняющую информацию о процессе роста окуня. Так, «характеристика» роста, имея гораздо большую статистическую ошибку, чем абсолютная скорость показывает, что произведение удельной скорости на исходную длину l_i в первые годы роста больше, чем в последующие. Показатель среднего размера по Балону [44] свидетельствует, что средняя абсолютная скорость роста за 4 года составляет 38 ± 1 мм/год. Относительная скорость, вычисленная по разным формулам, резко уменьшается с возрастом, впрочем, иногда существенно отличалась от соответствующих значений удельной скорости роста, дающей наилучшую оценку интенсивности этого процесса.

Дополнительные, с позиции кинематики, относительные показатели роста окуня, их предельные и среднеквадратические (в скобках) погрешности с вероятностью 0.7

Показатель роста	Возраст, годы			
	1	2	3	4
Относительная скорость [46], 1/год	$1.40 \pm 0.07 (0.05)$	$0.17 \pm 0.02 (0.01)$	$0.08 \pm 0.02 (0.01)$	
Константа роста	$1.31 \pm 0.04 (0.03)$	$0.38 \pm 0.04 (0.03)$	$0.27 \pm 0.07 (0.05)$	
Относительная скорость [45], 1/год	$0.82 \pm 0.02 (0.01)$	$0.15 \pm 0.02 (0.01)$	$0.08 \pm 0.02 (0.01)$	
Относительная скорость [4], 1/год	$0.46 \pm 0.02 (0.01)$	$0.13 \pm 0.01 (0.01)$	$0.07 \pm 0.02 (0.01)$	
Показатель интенсивности линейного роста популяции [44], 1/год		$0.41 \pm 0.03 (0.02)$		
Относительная скорость [7], 1/год	$1.40 \pm 0.07 (0.04)$	$0.40 \pm 0.05 (0.03)$	$0.22 \pm 0.06 (0.04)$	
Коэффициент роста	$2.40 \pm 0.07 (0.05)$	$1.17 \pm 0.02 (0.01)$	$1.08 \pm 0.02 (0.02)$	
Средний коэффициент роста		$1.32 \pm 0.01 (0.01)$		

Видно также, что средние значения констант роста K_1 и K_2 различаются с более высокой достоверностью, чем K_2 и K_3 , т. е. 3-й и 4-й годы роста более однородны, чем 1-й и 2-й. Анализ коэффициентов роста позволяет выяснить, что длина тела окуня данной популяции в течение 2-го года жизни в среднем увеличилась в 2.4 раза, за 3-й год — в 1.17 раза, в течение 4-го — в 1.08 раза. Средний за все взятые годы коэффициент роста указывает, что длина тела окуня ежегодно увеличивалась в среднем в 1.32 раза или на 32%.

Если необходимо оценить погрешность ПРР с большей чем 0.7 вероятностью, то ошибки исходных переменных, в данном случае нужно умножить на соответствующие коэффициенты Стьюдента и произвести вычисления. Соотношения, приведенные в табл. 7—14, сохраняются для любого уровня доверительной вероятности.

Таким образом, проанализированы количественные показатели роста, используемые в ихтиологии, сделана классификация их на основные и дополнительные (с позиции кинематики). Рекомендуются в первую очередь использовать показа-

тели, хорошо апробированные при анализе неравномерного движения.

Выполнено сопоставление широко распространенных показателей скорости роста рыб. Оценены относительные систематические ошибки «характеристики» относительной скорости роста в форме Майнота [46], Броди [45], достигающие при интенсивном росте значительных величин.

Обобщены полученные нами ранее результаты по оценке точности отдельных показателей роста рыб. Выведены формулы для нахождения предельных и среднеквадратических погрешностей основных и дополнительных показателей роста с учетом ошибок определения возраста рыб, проанализированы составляющие результирующих погрешностей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абакумов В. А. Методика изучения динамики весового и линейного прироста рыб. — Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР, 1961, вып. 13, с. 194—201.
2. Абакумов В. А. Некоторые вопросы, связанные с определением рациональной интенсивности промысла. — Тр. Всес. н.-и. ин-т морск. рыбн. х-ва и океаногр., 1964, т. 50, с. 179—192.
3. Белый Н. Д. Общие закономерности роста рыб. Киев, 1950, 148 с.
4. Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. М., 1964, 36 с.
5. Боярский А. Я., Громыко Г. Л., Трудова М. Г., Щепинов М. Г., Ясин Е. Г. Общая теория статистики. М., 1977, 328 с.
6. Брюзгин В. Л. О методах изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. — Вопр. ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 2(27), с. 347—365.
7. Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев, 1969, 186 с.
8. Ваганов Е. А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск, 1978, 137 с.
9. Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. — Зоол. ж., 1934, т. 13, вып. 3, с. 540—584.
10. Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф., Ланге Н. О., Дмитриева Е. Н., Брагинская Р. Я. Этапы развития промысловых полупроходных рыб Волги и Дона — леща, сазана, воблы, тарани и судака. — Тр. Ин-та морфол. животных, 1957, вып. 16, с. 7—76.
11. Венецкий И. Г., Венецкая В. И. Основные математико-статистические понятия и формулы в экономическом анализе. М., 1974, 280 с.
12. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Усп. совр. биол., 1966, т. 61, вып. 2, с. 274—293.
13. Горячкин В. П. Собрание сочинений. М., 1965, т. 1, с. 265—280.
14. Гутер Р. С., Овчинский Б. В., Резниковский П. Т. Программирование и вычислительная математика. М., 1965, 448 с.
15. Дячук И. Е. О показателях темпа роста рыб. — Гидробиол. ж., 1974, т. 10, вып. 2, с. 105—110.
16. Желиговский В. А. Применение принципа акад. В. П. Горячкина к изучению природных явлений. — Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1946, вып. 1, с. 1—7.
17. Желиговский В. А. Обработка численных данных при изучении природных явлений и процессов. — Докл. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1949, вып. 8, с. 5—15.
18. Живков М. Критический анализ некоторых относительных показателей интенсивности роста рыб. — Изв. на зоол. ин-та с музей, 1972, кн. 36, с. 81—101.

19. Казинец Л. С. Темпы роста и абсолютные приросты. М., 1975, 192 с.
20. Козлов Т. И., Овсяенко В. Е., Смирнский В. И. Курс общей теории статистики. М., 1965, 220 с.
21. Маркун М. И. Материалы по росту и систематике аральского леща. — Изв. отд. прикл. ихтиол., научн.-произв. исслед. ГОИА, 1929, т. 9, вып. 1, с. 22—41.
22. Маркун М. И. О росте леща Псковского водоема. — Изв. отд. прикл. ихтиол., научн.-произв. исслед. ГОИА, 1929, т. 10, вып. 2, с. 33—42.
23. Мина М. В., Клевсзаль Г. А. Рост животных (анализ на уровне организма). М., 1976, 291 с.
24. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., 1974, 448 с.
25. Никольский Г. В. Экология рыб. М., 1974, 357 с.
26. Плохинский И. А. Биометрия. М., 1970, 364 с.
27. Пупырникова А. В. Сезонные изменения в питании и росте молодой щуки. — Тр. Всес. н.-н. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 1953, т. 24, с. 338—345.
28. Рабинерсон А. И. О применении метода Шмальгаузена определения константы роста к некоторым вопросам ихтиологии. — Изв. отд. прикл. ихтиол., научн.-произв. исслед. ГОИА, 1929, т. 9, вып. 1 с. 42—46.
29. Рязонов И. Н. Общая теория статистики. М., 1967, 215 с.
30. Сметанин М. М. Алгоритм определения погрешности показателей относительной скорости роста рыб. — Рыбн. хоз-во, 1979, № 3, с. 74—76.
31. Сметанин М. М. Об оценке точности определения возраста рыб. — Наст. кн.
32. Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская А. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб. — Тр. СевНИОРХа, 1972, т. 7, 168 с.
33. Суслон И. П. Общая теория статистики. М., 1970, 304 с.
34. Терещенко В. Г., Сметанин М. М., Баканов А. И. Методы оценки погрешностей в экологии. — Наст. кн.
35. Терскова М. И. О применении параболического закона для описания параметров, характеризующих рост зародышей птиц. — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., 1975, с. 70—82.
36. Терскова М. И. Ступенчатое параболическое уравнение роста зародышей птиц. — В кн.: Анализ динамики роста биологических объектов, М., 1978, с. 5—15.
37. Урланис В. П. Общая теория статистики. М., 1973, 179 с.
38. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., 1969, 164 с.
39. Шмальгаузен И. И. О закономерностях роста у животных. — Природа, 1928, № 9, с. 815—838.
40. Шмальгаузен И. И. К вопросу о методике сравнительного анализа роста рыб (по поводу статьи В. В. Васнецова). — Зоол. ж., 1935, т. 14, вып. 4, с. 802—804.
41. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. — В кн.: Рост животных, М.—Л., 1935, с. 8—60.
42. Яворский В. М., Детлаф А. А., Милковская Л. Б., Сергеев Г. П. Курс лекций по физике. М., 1958, т. 1, 278 с.
43. Ястремский Б. С., Боярский А. Я., Новиков В. С. Курс теории статистики. М., 1938, 219 с.
44. Balon E. K. On relative indexes for comparison of the growth of fishes. — Vestnik Cs. spol. Zool., 1964, b. 28 (4), p. 11—21.
45. Brody S. Bioenergetics and growth. With special reference to the efficiency complex in domestic animals. N.—Y., 1945, 1023 p.
46. Minot C. S. The problem of age, growth and death. L., 1908, 280 p.

К ОЦЕНКЕ ТОЧНОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА РЫБ

К настоящему времени разработан ряд методов определения возраста рыб [11, 17]. В. Ф. Ройс [13] выделяет три основные методические направления в решении этой задачи: определение возраста меченых особей; размерно—частотный метод, определение возраста по годовым кольцам. Эти методы отличаются как по области их применения, так и по трудоемкости.

Метод мечения заключается 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 [9, 13], что полученные этим методом результаты следует интерпретировать осторожно, так как рост животных в неволе и в природных условиях может сильно отличаться. Кроме того массовое мечение в природе не всегда возможно и может само по себе оказать влияние на рост.

Размерно-частотный метод заключается в анализе вариационной кривой, построенной на основании измерений длин тела рыб [24]. 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 и о возрастном составе улова. Однако размерно-частотный метод требует измерения большего числа особей популяции и применим только в том случае, когда вариационные кривые особей разных возрастов проявляются достаточно отчетливо. Кроме того, как отмечают М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [9], он позволяет определить лишь относительный возраст. Для определения абсолютного значения нужно располагать дополнительными сведениями о возрасте хотя бы одной из размерных групп.

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 [9] регистрирующими структурами. В настоящее время широко используется наиболее простой и доступный визуальный анализ регистрирующих структур [11, 17 и др.]. Вместе с тем этот метод обладает рядом недостатков. Иногда даже предварительное промывание и окрашивание структур не позволяет достаточно уверенно интерпретировать образования на них, в частности, разделять годовые и дополнительные кольца.

В данной статье оценка точности определения возраста трак-

туется как статистическая задача и рассматривается с позиции теории ошибок при частичном использовании общей схемы, изложенной М. В. Миной [7, 8].

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 как из-за особенностей регистрирующих структур, так 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 [23]. М. В. Мина [7] отмечал образование 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 [18]. Это обуславливает систематическое расхождение числа годовых колец на чешуе и истинного возраста рыб.

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. Интересно, что систематическая ошибка может появляться начиная с определенного возраста рыб. Так, при анализе 8 операторами * чешуи плотвы с заведомо известными возрастами 3+, 4+ (табл. 1), выращенной в прудах экспериментальной базы ИБВВ АН СССР (операторам сведения о возрасте особей не сообщались), модальные значения распределения возрастных оценок совпадали с истинным возрастом, а для особей возраста 5+ (табл. 2) мода и истинное значение возраста смещены на 1 год. При этом систематическое занижение возраста на 1—2 года наблюдается в 75% определений (табл. 2). По-видимому, это связано с тем, что 5-е годовое кольцо менее резко отличается от дополнительных, чем предыдущие годовые кольца.

Следовательно, при визуальном анализе чешуи плотвы возраста 5+ также проявляется ситуация, ранее отмеченная М. В. Миной [7] при уточнении оценок возраста микижи р. Камчатки: операторы чаще преуменьшают число годовых элементов, чем преувеличивают, видимо, принимая годовые кольца за дополнительные.

* Использованы данные многолетних опытов по выращиванию рыб-эта-лонов, проводимых группой изучения роста рыб в разделе тематики лаборатории ихтиологии «Объективизация определения возраста рыб». Анализ разброса мнений операторов при определении возраста рыб осуществлялся в комплексе этих же работ, с участием автора, который искренне благодарен другим сотрудникам, оказавшим ему помощь.

Помимо анализа чешуи рыб с заведомо известным возрастом выявление и устранение систематических ошибок связано с использованием и других регистрирующих структур (отолитов, костей), иных, более совершенных методик. К числу таких методик можно отнести окраску, микрофотометрию, профилометрию, исследование в поляризованном свете и т. д., а также использование полимодальных кривых распределения, построенных по величине стандартных параметров относительно четких годовых элементов [7].

Случайная (статистическая) ошибка при визуальном определении возраста рыб может быть вызвана различными причинами — степенью чистоты чешуи, состоянием оператора, освещенностью и т. д. В определенной степени о ее величине можно судить, оценивая возможный разброс или воспроизводимость оценок возраста одних и тех же особей разными операторами [7]. При этом, чем меньше разброс около наиболее вероятного возраста, тем больше воспроизводимость и в среднем, меньше случайная ошибка.

Так, определяя возраст плотвы № 1 (табл. 1) 7 операторов из 8 оценили ее возраст как 3+ и лишь один как 4+, а у плотвы № 4 разброс предполагаемых значений гораздо больше

Таблица 1

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+	4+	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+

(от 5+ до 2+). Следовательно, статистическая ошибка определения возраста особи № 4 больше, чем соответствующая ошибка у особи № 1.

При визуальном подсчете годовых колец на чешуе 10 крупных особей леща (с длиной тела от 308 до 400 мм) (табл. 3) и 20 особей густеры (1=90+230 мм) (табл. 4) Рыбинского водохранилища процент воспроизводимости показаний разных операторов варьирует в широких пределах (для леща от 0 до 50%, для густеры от 30 до 60%), имея сравнительно небольшую величину (табл. 5, 6). Гораздо больше оказался он при неоднократном определении возраста густеры Рыбинского водохранилища одним и тем же оператором (Г. табл. 6), обладающим большим опытом определения возраста рыб по чешуе.

Это свидетельствует о том, что у данной выборки одни и те же образования на чешуе густеры разные операторы по разному интерпретируют чаще, чем один опытный оператор, если он неоднократно просматривает одну и ту же серию чешуи даже через длительные промежутки времени.

При достаточно большом объеме выборки более точное количественное определение величины случайной ошибки по экспертным оценкам операторов (при наличии в них статической устойчивости) может быть выполнено вероятностными ме-

Таблица 2

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+
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+

тодами [5, 14]. В связи с возможностью неоднозначной интерпретации одних и тех же образований регистрирующих структур разными операторами и даже одним оператором (при неоднократном анализе структур) оценка точности визуального определения возраста рыб трактуется при этом как статистическая задача.

Каждый оператор как бы играет роль «датчика исходной коллестивной информации», показания которого могут сопровождаться ошибками разного рода. При распределении, близком к нормальному, возможная случайная ошибка определения возраста Δt оценивается классическим способом.

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, распределение оценок возраста одномодально, симметрично. Коэффициент Стьюдента для вероятности 0,9 равен 1,86. Следовательно, с вероятностью 0,9 случайная погрешность определения возраста этой особи составляет:

$$\Delta t = \frac{1,86 \cdot 1,76}{\sqrt{9}} = 1 \text{ год}$$

При небольшом числе измерений грубая погрешность — промах, может сильно исказить результат и границы доверительного интервала. Следует определить, не являются ли отдельные, резко отличающиеся показания промахами. Это можно сделать, вычисляя отношения среднего значения к среднеквадратическому отклонению и сопоставляя полученную величину с табличными значениями для соответствующего уровня вероятности [12].

Таблица 3

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+	72+
20	7+	8+	6+	7+	7+	8+	72+

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, отличающейся по некоторому признаку от других ее частей, М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [9] 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 [25]. При этом иногда используются целлюлозные реплики чешуи [17]. Грэхем [19] получал изображения чешуи при помощи проектора Эдингера, отмечая на бумаге размеры склеритов. Кавасима и Кюсин [21] проводили измерения отпечатков чешуи на пластиковых пластинках под проекционным

Таблица 5

Совпадение оценок возраста 10 особей леща Рыбинского водохранилища разными операторами, %

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
И									

Таблица 6

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, %

Операторы	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							

аппаратом фирмы «Олимпас». Майором и др. [22] для получения сканограмм реплик чешуи использовалась профилометрия.

Из различных аппаратных способов преобразования информации, содержащейся в регистрирующих структурах, все большее распространение получает фотометрия, предложенная Ишихарой [20] для описания оптической структуры ушных пробок усатых китов, М. В. Миной [6] — для анализа шлифов отолитов трески, Е. А. Вагановым и др. [1, 2] — для исследования структуры годовичных слоев древесины, Майором и др. [22], А. И. Гончаровым и М. М. Сметаниным [4] — для изучения склеритной структуры чешуи рыб.

Широкое распространение фотометрии [2, 3, 15 и др.] обусловлено высокой точностью и детальностью информации, получаемой с ее помощью, хотя в ряде случаев определенные

преимущества имеют и другие методы, например, профилометрия.

При анализе информации о склеритной структуре Винге [25] строил графики ширины отдельных склеритов чешуи трески, число вершин, соответствующих размерам наиболее широких склеритов, определяло количество годовых колец. Добавочные кольца изображались менее значительными изменениями размеров склеритов.

Грэхем [19] 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 Грэхема [19] 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 уточнению определения возраста может способствовать сопоставление изображения или фотографии и микрофотограмм чешуи. При этом учитывается нерегулярность изменения оптической плотности в зоне годового кольца.

Более четкое выделение цикличностей роста связано с математической обработки склеритограмм $x(n)$ или кривых оптической плотности чешуи $y(r)$. Нами использован аппарат выделения сигналов на фоне помех. Под выделяемым сигналом можно понимать цикличность роста с каким-либо временным периодом, например, годовую цикличность.

Отличать сигнал от помехи можно по некоторому признаку, которым бы сигнал обладал, а помеха нет, или наоборот. Хотя формирование годового кольца происходит более плавно и расстояние 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 [16] показано, что все известные к настоящему времени методы выявления 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 $\varphi(t) = g(T-t)$, 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 большой, чтобы сгладить высокочастотные шумы.

Второй метод обнаружения слабых сигналов основан на применении корреляционного анализа. В этом случае $\varphi(t) = F(t-\tau)$, то есть I — функция сдвига τ : $I(\tau) = I_{ff} + I_{\xi\xi} + I_{\xi f} + I_{f\xi}$. При относительной независимости сигнала и помех функции $I_{\xi f}$ и $I_{f\xi}$ невелики, $I_{\xi\xi}$ быстро убывает с увеличением τ . Нетрудно показать, что если $F(t)$ содержит цикличность с периодом T_1 , то $I(\tau)$ при $\tau = T_1, 2T_1, \dots$ имеет максимумы.

Выполняя косинус-преобразование Фурье, получаем функцию спектральной плотности, для которой возможна оценка статистической значимости амплитуд цикличностей. Как уже указано [15], основное условие применимости данного метода для выявления цикличностей роста — относительная стационарность склеритограммы или ее достаточно больших частей.

Если $\varphi(t) = \Phi(t)$, то $I(\tau)$ представляет собой функцию взаимной корреляции, характеризующую тесноту связи между двумя склеритограммами $F(t)$ и $\Phi(t)$. В этом случае $I(\tau)$ содержит только те 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 разных формах метод борьбы с помехами — метод накопления, который по своей идее связан с повторением сигнала [16]. Качественно он применяется при визуальном определении возраста по последовательно рассматриваемым препаратам чешуи. При этом выявляются 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 Винге [25] 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 общая цикличность, как правило, более устойчива, чем мелкие нерегу-

лярные колебания, поэтому с ростом числа слагаемых рядов увеличивается и отношение сигнал/помеха. Так, выполненное нами совместно с А. Н. Касьяновым усреднение трех склеритограмм чешуи густеры с заведомо известным возрастом 4+, визуальное определение возраста которой затруднительно, показало, что основная цикличность более заметна, чем в отдельной реализации. Еще более отчетливо она видна при усреднении 7 рядов. При этом, зонам сближения склеритов на кривой соответствуют минимумы, а зонам расширенных склеритов — максимумы.

Число рядов, необходимое для получения устойчивой картины, можно оценить по формулам, приведенным в работе А. А. Харкевича [16]. При большом числе склеритограмм резко ко возрастает трудоемкость получения и обработки исходной 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 рыб, например, у леща и плотвы, наблюдается сильное ветвление склеритов даже на одной и той же чешуе, что делает для них данную модификацию метода 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 разбивать на равное число интервалов дискретности.

На усредненной по таким реализациям относительно устойчивой кривой оптической плотности чешуи плотвы в возрасте 4+, правильное визуальное определение возраста которой вызывает большое затруднение, повышению оптической плотности соответствуют максимумы, а зонам с пониженной плотностью — минимумы.

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 рыб изучаемой популяции возможно присутствие добавочных замкнутых колец на всех чешуях 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 [10, 16]. При достаточно большом числе усредненных реализаций он позволяет выявлять сигнал при малых и даже отрицательных превышениях сигнала над помехой, когда помеха по мощности превосходит сигнал [16]. Более широкое использование этого метода для выявления общей 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 методов определения возраста рыб, отличающихся по степени трудоемкости и области применимости. Кроме того, каждый метод имеет определенную степень точности, сильно зависящую от сложности ситуации для оператора, от степени четкости годовых отметок на регистрирующей структуре.

При массовом определении возраста рыб целесообразно руководствоваться дифференцированным подходом к решению этого вопроса — в простых ситуациях естественнее использовать более простые, нетрудоемкие методы. Но во всех случаях необходимо оценивать точность получаемых результатов, в первую очередь определяя их воспроизводимость. Маловоспроизводимые оценки, по-видимому, характеризуют результаты, пригодные лишь для прикидочных и ориентировочных расчетов. В случае высоковоспроизводимых оценок следует проверить отсутствие систематических ошибок, используя различные регистрирующие структуры, применяя аппаратные методы, в частности, микрофотометрию и последующую математическую обработку получаемых кривых.

Специфическая сложность выделения сигнала из помех в данной ситуации заключается в том, что основная цикличность роста является не полностью известной функцией, а представляет реализацию некоторого стохастического процесса. Именно поэтому выявление годовых циклов роста трактуется нами как статистическая задача. При этом, чем более известна, стабильна основная цикличность роста, тем более вероятно выделение ее из помех, тем выше точность определения возраста.

1. Ваганов Е. А. Склеритогаммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск, 1978. 137 с.
2. Ваганов Е. А., Спиров В. В., Терсков И. А. Фотометрический анализ структуры годовых слоев древесины хвойных. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол., вып. 1, с. 132—138.
3. Васильков В. П. Регистрационные свойства чешуи новозеландского джакаса *Cheilodactylus macropterus* (Bloch et snelder) и их использование для получения информации о ритмах роста. — Вопр. ихтиологии, 1977, т. 17, вып. 3(104), с. 429—436.
4. (Гончаров А. И., Сметанин М. М.) Goncharov A. I., Smetanin M. M. A possible method for objective determination of the age for fish growth studies by scale analysts. — In: Congr. Europaeus Ichthyologorum, Sarajvo, 1973, p. 50—51.
5. Китаев Н. И. Групповые экспертные оценки. М., 1975. 64 с.
6. Мина М. В. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолих рыб. — Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 4 (37), с. 732—735.
7. Мина М. В. Способ объективизации и уточнения оценок возраста рыб, в частности микижи *Salmo Mykiss Walbaum* р. Камчатки. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1 (78), с. 109—118.
8. Мина М. В. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований. — В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1976, ч. 2, с. 31—37.
9. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Принципы исследования регистрирующих структур. — Успехи соврем. биол., 1970, т. 70, вып. 3, с. 341—352.
10. Петренко А. И. Автоматический ввод графиков в электронные вычислительные машины. М., 1968. 424 с.
11. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). — М., 1966, 376 с.
12. Рабинович С. Г. Погрешности измерений. — Л., 1978, 262 с.
13. Ройс В. Ф. Введение в рыбохозяйственную науку. М., 1975. 272 с.
14. Свиридов В. В. Контроль в сложных системах. М., 1978. 64 с.
15. Сметанин М. М. Рост рыб как один из показателей состояния популяций. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978, с. 43—54.
16. Харкевич А. А. Теория информации. Опознание образов. Избранные труды, т. 3, М., 1973. 524 с.
17. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста рыб. М., 1959. 164 с.
18. Ciepielewski W. Okreslanis wieku wegwrta (*Anguilla anguilla* L.). Rosz. nauk. rol., 1975, N 2, p. 27—33.
19. Graham M. Studies of age determination in fish. Part 11. A survey of literature. — Fish. Invest. Ser. 2, L., 1929, vol. 11, N 2, p. 50.
20. Ichihara T. Photometrie method for counting laminae in earplug of baleen whale. — Sci. Rep. whales. Rest. Inst., Tokyo, 1963, N 17, p. 37—48.
21. 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, vol. 15, N 1, p. 25—33.
22. 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.
23. Mathews C. P., Williams W. P. Growth and annual check formation of dace, *Leuciscus* (L.). — J. Fish. Biol., vol. 4, N 3, p. 363—367.
24. Petersen C. G. J. Eine Methode zur Bestimmung des Alters und Wuchses der Fische. — Mitt. Dtsch. Seefischerei-Vereins, 1895, Bd. 11, N 8.
25. 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, vol. 4, N 8, p. 1—21.

ОБ ОЦЕНКЕ ПОГРЕШНОСТЕЙ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ

Существует несколько способов количественной характеристики плодовитости рыб [1, 6, 7]. При использовании любого из них авторы в своих работах, как правило, приводят только средние значения, что не дает возможности оценить точность полученных величин и достоверность различий в некоторых случаях.

В настоящем сообщении на примере синца *Abramis balleus* (L.) Рыбинского водохранилища произведена статистическая оценка точности определения плодовитости рыб. Материал по плодовитости собран в районе Борка в мае 1976 г. Его обработка производилась по общепринятой весовой методике [1]. 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 лет — 6 экз. При биологическом анализе рыб измеряли длину по Смиту 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

$$Z = Z(y_1, y_2 \dots y_i \dots y_p)$$

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 [4]. По первому методу для определенной выборки определяется ряд значений z_j ($j=1 \div n$), находится его среднее значение \bar{z} , среднеквадратическое отклонение σ_z и возможная погрешность ΔZ с требуемой вероятностью. При распределении близком к нормальному величина ΔZ определяется по формуле

$$\Delta Z = t_{st} s_z = t_{st} \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad (1)$$

где s_z — ошибка репрезентативности, t_{st} — табличное значение коэффициента Стьюдента, определяемое для $n-1$ степеней свободы.

Используя критерии χ^2 К. Пирсона и λ А. Н. Колмогорова [3], находим, например, что при среднеквадратическом отклонении 7630 икринок распределение абсолютной плодовитос-

ти 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 (36650 икринок) 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 35690 до 37610. 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 36650 ± 1920 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. 1). Если при расчете относительной плодовитости использовать q вместо Q , то V , как правило, повышается, причем различие по критерию Стьюдента между коэффициентами вариации соответствующих показателей в большинстве случаев достоверно, т. е. для рыбинской популяции синца использование относительных показателей $\frac{r}{Q}$, $\frac{r}{1Q}$ вместо $\frac{r}{q}$, $\frac{r}{1q}$ дает, как правило, меньшую относительную ошибку δ .

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 (1) в преобразованном виде:

$$n = \frac{t_{st}^2 \sigma^2}{\Delta^2} = \frac{t_{st}^2 \sigma^2}{\delta^2 z^2} \quad (2)$$

может быть использована и для оценки необходимого объема выборки. Так, для определения абсолютной плодовитости r самок синца в возрасте 10 лет с погрешностью $\Delta \approx 3660$ (10%) с вероятностью 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 уменьшени-

Величины плодovitости синца Рыбинского водохранилища (\bar{Z}), их ошибки репрезентативности (S_z) и коэффициенты вариации (V , %)

Способ выражения плодovitости	Возраст, годы					
	6		7		8	
	$\bar{z} \pm S_z$	V	$\bar{z} \pm S_z$	V	$\bar{z} \pm S_z$	V
r , икринок	16940 ± 900	33.7	21450 ± 1270	25.8	27880 ± 1400	27.4
$\frac{r}{Q}$, икринок/г	74.0 ± 3.3	18.5	82.4 ± 4.0	21.1	93.3 ± 3.8	22.4
$\frac{r}{q}$, икринок/г	85.8 ± 4.1	30.2	97.5 ± 5.3	23.5	113.3 ± 5.1	24.6
$\frac{r}{l_{\Theta}}$, икринок/г.мм	0.297 ± 0.013	27.9	0.323 ± 0.015	20.6	0.348 ± 0.014	22.3
$\frac{r}{l_q}$, икринок/г.мм	0.346 ± 0.016	29.5	0.381 ± 0.020	23.2	0.422 ± 0.018	24.4
					$\bar{z} \pm S_z$	V
					31570 ± 690	20.2
					97.1 ± 1.7	16.5
					119 ± 2.4	18.4
					0.353 ± 0.006	15.9
					0.435 ± 0.008	17.8

Таблица 1 (продолжение)

Способ выражения плодовитости	Возраст, годы					
	10		11		12	
	$\bar{z} \pm S_z$	V	$\bar{z} \pm S_z$	V	$\bar{z} \pm S_z$	V
r , икринок/г. мм	36650 ± 960	20.8	44350 ± 4390	22.1	42060 ± 4240	22.6
$\frac{r}{Q}$, икринок/г	101.9 ± 2.2	17.4	104.7 ± 9.1	19.4	91.1 ± 7.1	17.5
$\frac{r}{q}$, икринок/г	125.7 ± 3.0	19.0	131.7 ± 12.0	20.4	112.2 ± 9.9	19.8
$\frac{r}{lQ}$, икринок/г. мм	0.358 ± 0.008	17.1	0.353 ± 0.031	19.7	0.298 ± 0.024	18.0
$\frac{r}{lq}$, икринок/г. мм	0.442 ± 0.010	18.7	0.443 ± 0.41	20.5	0.367 ± 0.033	20.1
					52080 ± 22.30	10.5
					99.5 ± 3.6	8.7
					124.2 ± 4.1	8.0
					0.312 ± 0.012	9.8
					0.390 ± 0.015	9.3

ем Δ или увеличением σ n 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 [13] выполнить предварительное исследование для нахождения ориентировочного значения σ .

Иногда показатели плодовитости 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 [3, 4]

$$\Delta Z = \left[\sum_{i=1}^n \left(\frac{\partial z}{\partial y_i} \Delta y_i \right)^2 \right]^{1/2} \quad (3)$$

где Δy_i — погрешность исходной переменной y . Искомая ошибка находится после определения точности непосредственно измеряемых величин. Например, рассматривая показатели популяционной относительной плодовитости [7], замечаем, что

$$\frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n Q_i} = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n r_i}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n Q_i} = \frac{\bar{r}}{\bar{Q}} \quad (4)$$

$$\frac{\sum_{i=1}^n r_i}{\sum_{i=1}^n q_i} = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n [r_i]}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n q_i} = \frac{\bar{r}}{\bar{q}} \quad (5)$$

Применяя к (4), (5), формулу (3), получаем

$$\Delta \left(\frac{\bar{r}}{\bar{Q}} \right) = \frac{\bar{r}}{\bar{Q}} \left[\left(\frac{\Delta r}{\bar{r}} \right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{\bar{Q}} \right)^2 \right]^{1/2} \quad (6)$$

$$\Delta \left(\frac{\bar{r}}{\bar{q}} \right) = \frac{\bar{r}}{\bar{q}} \left[\left(\frac{\Delta r}{\bar{r}} \right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{\bar{q}} \right)^2 \right]^{1/2} \quad (7)$$

В частности для самок синца в возрасте 10 лет оба эти показателя с учетом ошибок их репрезентативности составят

$$\frac{\bar{r}}{\bar{Q}} = 102,4 \pm 2,9; \quad \frac{\bar{r}}{\bar{q}} = 125,7 \pm 3,6$$

Аналогично, при известных ошибках аргументов можно получить косвенные погрешности и других показателей плодовитости (табл. 2). При небольших ошибках оба метода оценки

Статистические косвенные погрешности способов выражения плодovitости
рыб при классификации по Б. Г. Иоганзену [6, 7] и Л. Е. Анохиной [1]

Способ выражения плодovitости (П) и его статистическая погрешность						
Тип плодovitости	Абсолютная (А) плодovitость	погрешность абсолютной плодovitости	относительная (О) плодovitость	погрешность относительной плодovitости	показатель (П) плодovitости	погрешность показателя плодovitости
Индивидуальная (И) (одной особи за один период размножения)	\overline{r}	Δr	$\overline{ИОП}$	$\frac{r}{q} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{q} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	$\overline{ПИП}$	$\frac{LQ}{r} \left[\left(\frac{\Delta L}{L} \right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q} + \left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 \right)^{\frac{1}{2}} \right]^{\frac{1}{2}}$
			$\frac{r}{Q-R}$ [11]	$\frac{r}{(Q-R)^2} \left[\left(\frac{Q-R}{r} \right)^2 \Delta r^2 + \frac{1}{2} + \Delta \theta^2 + \Delta R^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	$\frac{LQ}{r}$ [2]	$\frac{100}{r} \left[\Delta r^2 + \left(\frac{r}{r} \Delta r \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$
			$\frac{r}{Q}$ [12]	$\frac{r}{Q} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	$\frac{LQ}{r}$ [6]	$\frac{1Q}{r} \left[\left(\frac{\Delta L}{L} \right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q} + \left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 \right)^{\frac{1}{2}} \right]^{\frac{1}{2}}$
Популяционная (П) (100 особей ♂ и ♂ за один сезон)	$\overline{\Sigma r}$ [7]	$\sqrt{n} \Delta r$	$\overline{ПОП}$	$\frac{r}{Q} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta Q}{Q} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	$\overline{ППП}$	$\frac{rS}{t} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta S}{S} + \left(\frac{\Delta t}{t} \right)^2 \right)^{\frac{1}{2}} \right]^{\frac{1}{2}}$
			$\frac{\Sigma r}{\Sigma \theta}$ [7]	$\frac{r}{q} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta q}{q} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	$\frac{rS}{t}$ [5]	$\frac{\Sigma r}{rx} \left[\left(\frac{\Delta \Sigma r}{\Sigma r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta r}{r} + \left(\frac{\Delta x}{x} \right)^2 \right)^{\frac{1}{2}} \right]^{\frac{1}{2}}$

Видовая (одной особи за всю ее жизнь)	ВАП гх [9]	ВОП $\frac{гх}{Q}$ [6]	ПВП $\frac{pjs\sqrt{1+r}}{[10]}$	
	$гх \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \right.$	$\frac{гх}{Q} \left[\left(\frac{\Delta r}{r} \right)^2 + \left(\frac{\Delta x}{x} \right)^2 + \right.$	$pjs\sqrt{1+r} \frac{1}{pjs} \frac{(\Delta r)^2}{[(1+r)\ln(1+r)]^2} +$	
	$\left. + \left(\frac{\Delta x}{x} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	$\left. + \left(\frac{\Delta Q}{Q} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$	$(p\Delta p)^2 + (j\Delta j)^2 + (S\Delta S)^2 \left] \frac{1}{2} \right.$	
		$\frac{гх}{Q}$ [6]	$pj\sqrt{гх} \left[\frac{(\Delta r)^2}{r} + \left(\frac{\Delta x}{x} \right)^2 + \right.$	
			$\left. + (p\Delta p \ln гх)^2 + (j\Delta j \ln гх)^2 \right] \frac{1}{2}$	

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, г; q — вес тела без внутренностей, г; R — вес яичников, г; r — число зрелых икринок в рыбе; r₁ — число икринок в первой порции (самых крупных); S — отношение числа самок к числу самцов; x — число икрометаний самки за ее жизнь [1].

(связанные с вычислением $Z(y_1, y_2, \dots, y_1 \dots y_p)$ 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.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохина Л. Е. Закономерности изменения плодovitости рыб. М., 1969, 294 с.
2. Бенинг А. Л. О плодovitости стерляди. — Изв. Саратовск. Гос. ин-та с.-х. и мелиорации, 1927, т. 3, с. 17—19.
3. Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М., 1964, 576 с.
4. Зайдель А. Н. Ошибки измерения физических величин. Л., 1974, 108 с.
5. Ивлев В. С. Метод оценки популяционной плодovitости рыб. — Тр. Латв. отд. ВНИРО, 1953, вып. 1, с. 37—41.
6. Иоганзен Б. Г. Методы исследования динамики плодovitости рыб. — В кн.: Вторая экологическая конференция по проблеме: массовые размножения животных и их прогнозы, Киев, 1950, с. 16—20. (Тезисы докладов).
7. Иоганзен Б. Г. К изучению плодovitости рыб. — Тр. Томск. ун-та им. В. В. Куйбышева, 1955, т. 131, с. 139—162.
8. Лукин А. В. Зависимость плодovitости рыб и характера их икрометания от условий обитания. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1948, № 5, с. 565—574.
9. Мейснер В. И. Промысловая ихтиология. 1933, М. — Л. 192 с.
10. Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., 1941, 316 с.
11. Скориков А. Из биологии осетровых. 1. К плодovitости осетровых. — Вестн. рыбной промышленности, 1911, т. 26, № 1, с. 14—27.
12. Солдатов В. К. Исследование осетровых Амура. — В кн.: Матер. к познанию русского рыболовства. М., 1915, т. 3, вып. 12, 415 с.
13. Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., 1964, 323 с.

О ТОЧНОСТИ ОЦЕНКИ АБСОЛЮТНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Развитие теории динамики популяций рыб — одна из наиболее актуальных проблем современной ихтиологии [18, 23]. Ее приложение к вопросам рыбхоззяйственной практики основано на анализе различных показателей: особенностей питания, роста, воспроизводства. Немаловажное значение в ряду этих показателей принадлежит оценке величины популяций рыб, т. е. их численности.

Особую значимость приобретают данные о численности рыб во внутренних водоемах, где ихтиофауна испытывает влияние деятельности человека: это и интенсивный промысел, и гидростроительство, мелиорация, ирригация, промышленные и сельскохозяйственные загрязнения. В этих условиях знание величины отдельных популяций рыб по сути дела предопределяет направление различных рыбхоззяйственных мероприятий. Достаточно отметить, что построение прогнозов, особенно краткосрочных, в основном обусловлено данными учета рыбных запасов. Сведения о величине популяций ценных видов рыб непосредственно используются при биологическом обосновании создания рыбопропускных и рыбозащитных сооружений. По изменениям этого показателя анализируется влияние на ихтиофауну последствий эвтрофикации, а также различного рода загрязнений, поступающих в водоем. Численность особей в популяции и отдельных поколениях служит одним из критериев эффективности заводского рыборазведения.

Естественно, изучение численности рыб в водоемах проводится со степенью точности, величина которой определяется выбором метода. Как показывает опыт, «современное состояние ихтиологических методик еще не позволяет говорить о точных числовых показателях запасов рыб, но судить о состоянии этих запасов уже стало возможным» [35]. Возникает вопрос, в какой степени существующие методы подсчета численности рыб отражают реальную картину состояния их запасов. Этот вопрос неоднократно привлекал и привлекает внимание как советских, так и зарубежных ихтиологов [4, 30, 38, 47].

В настоящее время существует большое разнообразие методов оценки рыбных запасов. Эти методы имеют селективный характер применимости к конкретным условиям водоема, биотопа. В большинстве опубликованных материалов не указывается погрешность метода, что затрудняет сопоставимость данных по

численности рыб в различных водоемах. Это затруднение обусловлено отсутствием в научной литературе работ по сравнительному анализу методов и выявлению источников возможных ошибок учета рыбных запасов.

В настоящей работе делается попытка частично восполнить этот пробел. В основу работы поставлена задача определения точности существующих методов учета численности рыб и выявления границ их применимости.

Рыбные запасы оцениваются по двум показателям: абсолютному, когда определяется фактическое количество рыб на участке, биотопе или водоеме, и относительному, при котором анализируется тенденция изменений численности или биомассы стада или части популяции в определенный интервал времени.

Среди методов учета абсолютной численности выделяют: 1 — методы площадей, 2 — учета численности движущихся рыб, 3 — мечения и повторного отлова, 4 — расчета по интенсивности выедания кормов [23].

Метод площадей. Наиболее широкое применение в экологии рыб получил метод площадей, основанный на определении плотности изучаемых объектов и экстраполяции этих данных на весь водоем или ту его часть, которую занимает интересующее нас скопление.

Впервые он был применен для оценки численности икры, по которой рассчитывалась величина нерестующего стада. Этим методом пользуются и в настоящее время [54], хотя наиболее широкое распространение он получил при прямой оценке численности рыб.

Плотность рыб, т. е. их количество на единице площади или объема, рассчитывается по результатам контрольных обловов или показаниям рыбопоисковых гидроакустических приборов.

В общем виде численность рыб (N) определяется по формуле $N = \rho \cdot P$, где ρ — плотность рыб, P — площадь, на которой проводится их учет.

В практике промышленного рыболовства плотность рыб оценивается обычно по траловым уловам (q), соответствующим образом соотнесенным к облавливаемой площади (S) с учетом коэффициентов вертикальной (K_1) и горизонтальной (K_2) уловистости трала:

$$\rho = \frac{q}{S} K_1 K_2$$

Величина контрольных уловов q определяется весьма точно, так как учет вылова во внутренних водоемах обычно ведется поштучно для каждого вида. Объем процеженной тралом воды и площадь облова (S) рассчитываются по величине раскрытия трала и расстоянию его прохождения в толще воды. Погрешность в определении облавливаемой площади зависит от точности измерения скорости и направления движения судна с тра-

лом относительно дна. Обычно эта погрешность составляет 5—10%.

Наиболее сложно определить коэффициенты уловистости трала (K и K_2). Как показывают наблюдения, уловистость любого орудия лова зависит от факторов биотического и абиотического характера. К первым следует отнести состояние самих рыб: их подвижность, активность, реакции на орудия лова, стайность, особенности распределения и условия нагула; ко вторым — неровности дна, конструкцию орудия лова, изменения температуры, погодные условия. Таким образом, практически невозможно установить единый коэффициент уловистости даже одному тралу для различных экологических ситуаций. При этом нельзя забывать, что орудия лова имеют четко выраженную селективность относительно размеров и вида рыб.

Коэффициент вертикальной уловистости K_1 в значительной степени определяется горизонтом траления. Донный трал в 2—3 раза уловистее пелагического, что, вероятно, обусловлено тем, что у дна рыбе труднее его избежать. Для учета вертикального распределения рыб иногда вводят поправку на соответствие высоты изучаемого скопления ($h_{ск}$), что регистрируется по показаниям эхолота, к вертикальному раскрытию трала ($h_{тр}$) [28]. В этом случае коэффициент поправки равен:

$$K = \frac{h_{ск}}{h_{тр}}$$

В рыбохозяйственной практике на внутренних сравнительно мелководных водоемах чаще не производят подразделения уловистости на вертикальную (K_1) и горизонтальную (K_2) составляющие, вводя общий показатель уловистости K . В этом случае погрешность расчета плотности рыб будет соответствовать:

$$\frac{\Delta \rho}{\rho} = \sqrt{\left(\frac{\Delta q}{q}\right)^2 + \left(\frac{\Delta P}{P}\right)^2 + \left(\frac{\Delta K}{K}\right)^2}.$$

Вариации уловистости одного и того же трала даже в сходных условиях практически весьма значительны. Например, при траловом лове леща на Цимлянском водохранилище K был 0,028—0,104 [21]. По другим данным уловистость трала в этом водохранилище имела размах 0,22—0,47 [8,] а при облове скоплений ряпушки в оз. Плещеево в ночное время варьировала по нашим данным в пределах 0,2—0,75 (среднее 0,4). Днем рыба совершенно избегала трал. Ясно, что оценка численности ряпушки по траловым уловам в этом водоеме возможна только в ночное время. Исходя из многолетней практики и анализа имеющейся литературы погрешность уловистости трала нами оценена величиной 60%. Она в основном и определяет точность расчета плотности рыб по траловым уловам.

Еще более существенная погрешность получается при экстраполяции полученных данных по плотности на весь водоем, где распределение рыб неравномерно [29]. Для уменьшения диспер-

сии оценки численности рыб применяют метод изолиний [1], заключающийся в разделении изучаемой акватории на участки с одинаковой плотностью рыбы. Ясно, что чем больше частота выборок плотности, тем меньше дисперсия и соответственно погрешность оценки. По этому вопросу имеется специальная литература по теории восстановления случайных полей, которая применяется и для оценки численности рыб [7, 14].

Во внутренних водоемах не все участки могут быть одинаково интенсивно облавливаемы тралом. Более того, при высокой подвижности рыб необходима синхронная съемка всей изучаемой акватории, что не всегда осуществимо. В этих случаях приходится по 10—30 разрезам, где определена плотность, рассчитывать численность рыб на акватории, в тысячи раз большей [45].

Так, например, при определении численности леща в Каховском водохранилище траления были проведены только на 31 разрезе с разрывом в 10 км [9], а эти же расчеты для оз. Ильмень основаны всего на 23 тралениях [39]. Поскольку внутренние водоемы характеризуются большим разнообразием биотопов, где плотность рыб варьирует в десятки и сотни раз, погрешность в оценке общей численности рыб может достигать величины 250—300% [30], т. е. практически при подобном методе истинная величина скопления или популяции лежит внутри столь большого диапазона рассчитанных данных, что говорить о близкой сходимости этих величин не приходится.

Однако во многих ситуациях при возможности охвата исследуемой акватории достаточно плотной сеткой траловых станций и экспериментальном определении уловистости конкретного трала для основных видов рыб расчетная оценка величины стада может быть удовлетворительной. Более того, в ряде случаев, например, при учете донных морских рыб, подобный метод оценки фактической численности рыб является наиболее удобным и точным [17].

С появлением рыбопоисковой техники метод площадей резко повысил объективность. Уже накоплен большой опыт применения гидроакустических методов оценки рыбных запасов в морях. В последние годы эти методы широко внедряются и в исследования на внутренних водоемах. Их применение позволяет в расчетах полностью исключить ошибку уловистости орудия лова, анализировать весь столб воды (высоту исследуемого скопления рыб), обследовать любые участки водоема, где глубины соответствуют режиму работы рыбопоисковых приборов, обеспечив нужную быстроту съема информации с большой акватории и внедрив автоматизацию расшифровки показаний приборов, уменьшить субъективную ошибку подсчета числа эхомишеней.

Численность рыб гидроакустическим методом находят следующим образом: выполняют детальную эхометрическую съемку исследуемого района по системе определенных разрезов, разби-

вают каждый из них на более дробные участки и находят плотность рыб на каждом участке, зная число «высвеченных» рыб и объем зоны действия прибора. Далее, проведя интерполяцию данных на «непросвеченную» область и, просуммировав все, находят численность рыб в скоплении или водоеме.

Естественно, при этом, как и при любом методе, неизбежно будут возникать свои погрешности в определении объема скопления, плотности рыб на каждом участке и в интерполяции плотности. Погрешность определения плотности рыб в каждой точке вызвана погрешностями показания прибора и вычисления «высвеченного» объема воды.

Расшифровка показаний приборов проводится визуально или автоматически с помощью эхосчетчиков или эхоинтеграторов, которые суммируют показания прибора в заданный отрезок времени [46].

Визуальная расшифровка в настоящее время используется в основном для исследования не численности, а распределения рыб. Но она вполне применима и для количественной оценки плотности разреженных скоплений, если в зоне действия прибора на одном горизонте находится не более 1 рыбы. Так, при определении численности осетровых в р. Волге (ширина зоны луча гидролокатора «Лещ» 5—6 м на глубине 15—20 м) наш подсчет количества эхомишеней оказался наиболее точен (погрешность менее 10%) только в случае, если между ближайшими рыбами по горизонтали расстояние было не менее 5—6 м. Нередко плотность рыб такова, что сигналы от отдельных особей визуально различить трудно. Погрешность учета количества эхомишеней в этом случае достигает 50%. Во время наших работ плотность осетровых под плотиной Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС варьировала в пределах 0,02—0,1 шт./м². Это обусловило сравнительно невысокую точность при гидроакустической оценке мощности подплотинного скопления осетровых, которая нами оценена как 57 ± 24 тыс. производителей [34], однако эти данные уже можно использовать в целях рыбохозяйственного прогнозирования.

Для стайных рыб выделить отдельные эхосигналы визуально нельзя. В этом случае численность рыб рассчитывается по количеству и размерам стай на эхограммах, а плотность рыбы в стае находится по контрольным уловам, т. е. неизбежно вводится коэффициент уловистости трала. Более точно плотность стай определяется с помощью фото- и киносъемки и погрешность в расчетах здесь оценивается в 10—15% [43]. Но фотосъемка возможна только в высокопрозрачных водах.

Идентификация вида рыб осуществляется по анализу контрольных уловов, производимых в местах эхосъемок. Ясно, что для разнородных скоплений точность определения соотношения рыб различного вида будет обусловлена возможностями облова. При этом возникает погрешность, связанная с неодинако-

вой уловистостью даже одного и того же орудия лова для разных видов. Опыт показывает, что некоторые виды рыб, например, судак, в дневное время в трал попадают гораздо реже, чем ночью. Это необходимо учитывать при повидовой оценке численности рыб в смешанных скоплениях. Наименьшая разница уловистости трала для различных видов рыб отмечается в темное время суток.

Общие методологические вопросы по применению дешифровальных систем и в целом по инструментальной эхосъемке (выбор частоты и интервалов эхометрических галсов, оптимизация интерполирования, расчет численности и биомассы рыб подробно рассмотрены в работах [11, 42, 44, 47, 49] и повторять их в данной статье нет необходимости.

И. Л. Калихманом (наст.) показано, что относительная систематическая ошибка в определении плотности пелагических скоплений рыб составляет 33%, а величина относительной случайной погрешности при использовании типовых приборов достигает — ($-90 \div +30\%$). Однако при выполнении требований к повышению точности ошибка в определении плотности может быть уменьшена до 20% [16]. В ряде работ отмечается, что погрешность в расчетах гидроакустической оценки мощности рыбных запасов гораздо меньше. Например, величина запасов перуанского анчоуса оценена с погрешностью 11—32%, а калифорнийского анчоуса и тихоокеанского хека соответственно 20 и 2—30% [57, 63, 64].

Несомненно, широкое внедрение гидроакустических методов во внутренних водоемах повысит класс точности определения величины рыбных запасов. Но следует помнить, что и эти методы имеют область ограничений, которые для внутренних сравнительно мелководных водоемов обусловлены особенностями распределения рыб. Значительная масса рыб, преимущественно бентосоядных, сосредотачивается в придонных слоях воды. Минимальное расстояние ото дна, при котором рыба обнаруживается рыбопоисковыми приборами, определяется длительностью импульса и шириной зоны «высвечивания». Например, гидролокатор «Лещ» регистрирует только рыб, которые находятся в 0,3—0,5 м выше дна. Для регистрации рыб вблизи дна требуется существенное увеличение разрешающей способности рыбопоисковой аппаратуры. Большие возможности в регистрации придонных рыб дают знания особенностей их суточных вертикальных миграций, позволяя приурочить проведение гидроакустических съемок периоду массового подъема рыбы ото дна в толщу воды.

Существенные ограничения применения рыбопоисковых приборов связаны также с тем, что во внутренних водоемах значительная масса пелагических рыб сосредотачивается в приповерхностном слое воды, находящемся в «мертвой» зоне гидролокатора. Это ограничение полностью снимается при буксировании

приемо-передающих устройств на глубине и просвечивании толщи воды не от поверхности, а наоборот, ото дна к поверхности.

При работе на малых глубинах неизбежны погрешности в учете рыб, связанные с их отпугиванием от идущего с эхолотом судна и уходом из зоны действия прибора. В этом случае помогут существенно снизить погрешность буксируемые приемо-передающие устройства, так как плотность рыб будет рассчитываться не под судном, а в стороне от него.

Диапазон применения гидроакустических методов значительно расширяется при их комбинировании с биотелеметрией, контрольными обловами [22] и средствами наблюдения с подводных аппаратов [12].

Учет рыбы в озерах, обработанных ихтиоцидами. В целях преобразования ихтиоценозов малых озер (площадью до 70—100 га) для увеличения продукции ценных видов рыб в ряде случаев используются ихтиоциды. При этом представляется возможность оценить фактическую численность рыб как в целом по ихтиоценозу, так и по отдельным видам.

Наиболее полно методика определения численности рыб, ихтиомассы и рыбопродукции в малых озерах, обработанных ихтиоцидами, представлена в работе [38].

Расчет численности рыб после отравления водоема основан на визуальном учете рыб, всплывших на поверхность воды. Ясно, что основные источники погрешности заключаются в недоучете рыб, которые после гибели остались в толще воды или на дне и в невозможности охвата визуальными наблюдениями сразу всей поверхности воды. Первый источник ошибок обусловлен видоспецифичностью рыб, степенью закоряженности водоема, наличием водной растительности, второй определяется количеством выбранных для учета рыб участков, быстротой счета, опытом наблюдателя. Именно этим и определяются различия в оценке точности расчета общей численности рыб в отравленных водоемах, от 2% [5] до 40% [62].

Г. П. Руденко [38], проанализировав данные по малым озерам, пришел к выводу, что точность определения рыбопродукции после обработки водоема ихтиоцидами высока и ошибка составляет 10—25%.

Естественно, этот метод не может иметь широкого распространения, но получаемые с его помощью данные очень важны для сравнительной оценки численности рыб на аналогичных биотопах разных водоемов.

Для полного учета рыбы в малых реках, прудах используется и метод *тотального облова*. Наиболее перспективен при этом электролов, дающий 80—100%-ный вылов рыбы с конкретной акватории. Метод успешно использован, например, при изучении динамики популяций форели в малых реках Скандинавии [58].

Оценка численности мигрирующих рыб. Широкое применение для оценки численности проходных рыб, особенно лососевых и

осетровых, получил метод прямого учета по непосредственным наблюдениям или по выборочным обловам в устьях и низовьях рек. На малых реках широко используются стационарные пункты, в которых наряду с общими ихтиологическими наблюдениями исследуется и величина нерестовых популяций проходных и полупроходных рыб. Обычно эти реки полностью перекрываются заграждениями, а пропуск рыбы осуществляется через систему специальных ловушек, в которых легко проводят учет рыбы визуально, с помощью фото-киносъемки или специальных рыбосчетчиков механического, фотоэлектрического или емкостного типа [36, 50, 56]. Точность учета в таких условиях в основном зависит от длительности работы наблюдателя или качества счетных устройств. Ошибка может быть сведена к минимуму, если учет проводится круглосуточно на протяжении всего нерестового хода. Однако при этом необходимо учитывать, что не все производители заходят в ловушки: часть рыб отпугивается, скатываясь вниз, или длительное время перемещается перед ловушками. Этого недостатка легко избежать, если использовать электронные счетчики, устанавливаемые прямо на дно реки, без перекрытия ее заграждениями. Например, разработано счетное устройство, в основе которого лежит прокладка по дну поперек реки кабелей с интервалом, соответствующим размеру учитываемых рыб. Проплывающие рыбы над кабелями вызывают в них изменение электропроводности, что сразу же отмечается регистрирующим прибором с высокой точностью [55].

Однако, экстраполяция точных данных, полученных для нескольких малых рек на весь нерестовый район может быть отягощена большими ошибками из-за сильной изменчивости роли этих рек в воспроизводстве рыбных запасов [6].

В крупных реках величина нерестового стада иногда определяется путем анализа данных промысловой статистики. Например, установлено, что стационарный береговой промысел отбирает 40—70% тихоокеанских лососей, подошедших к своим нерестовым рекам [20, 59]. При одинаковой ежегодной интенсивности промысла это соотношение не зависит от численности нерестового стада и по величине промыслового изъятия можно оценить количество рыб, вошедших в реки. Погрешность оценки в этом случае за счет ошибки в определении доли изъятия может достигать 50%, а из-за особенностей поведения рыб, вызывающих, например, их перераспределение на местах промысла или сдвиги нерестового хода во времени пока не поддается количественному учету. В результате подобного расчета с использованием данных по интенсивности и прибрежного и морского промысла, общая численность нерестовой популяции камчатского кижуча была оценена, например, величиной 4—7 млн. экз. [13] с погрешностью 27%.

Большое распространение при оценке численности нерестовых популяций тихоокеанских лососей получил авиаучет. Авиа-

разведка позволяет в кратчайшие сроки провести обследование нерестовых угодий и степени их заполненности производителями на обширной акватории. По этим данным, например, нерестовый фонд лососей в водоемах Камчатской области составляет 200—260 млн. экз. [24] при точности оценки нерестовых угодий 12%. Как отмечает А. В. Евзеров [10] при авиавизуальном учете численности лососей в нерестовых реках надо учитывать два источника погрешности: опыт наблюдателя и дискретность авиаучета. Средняя ошибка в учете мигрантов по мнению этого автора составляет 14%. Использование авиаучета ограничивается верховьями рек или мелкими притоками, где небольшие глубины и высокая прозрачность воды позволяют проводить непосредственные наблюдения с самолета.

В крупных нерестовых водоемах (рр. Амур, Волга, Урал) обычно используются методы учета численности мигрирующих рыб, основанные на контрольных обловах участков миграционных трасс, лежащих ниже нерестилищ. Этот метод был впервые разработан Ф. И. Барановым [3] для анализа величины нерестовой популяции воблы.

Точность этого метода можно проверить на примере расчета абсолютной численности нерестовой популяции осетровых, мигрирующих с Каспия в р. Волгу [25]. Отлов производился на экспериментальной тоне «Мужичья» расположенной в 85 км выше г. Астрахани и действующей весь период открытой воды [25]. Определялось количество рыб на всем сечении реки во время контрольных неводных обловов и полученная величина экстраполировалась на период, когда облова не было.

Наибольшая погрешность расчета возникает при определении количества рыб (N), проходящих через все сечение реки, на день работы невода. Величина N выводится из показателей улова (q) коэффициента уловистости невода (K) и соотношения площадей облавливаемой (S_1) и необлавливаемой (S_2) части реки в зоне тоневого участка:

$$N = \frac{q}{K} \left(1 + \frac{S_2}{S_1} \right).$$

Общая погрешность учета численности вычисляется по формуле:

$$\frac{\Delta N}{N} = \sqrt{\left(\frac{\Delta K}{K} \right)^2 + \frac{\Delta S_1^2 + \Delta S_2^2}{\left(1 + \frac{S_2}{S_1} \right)^2}}$$

где $\frac{\Delta N}{N}$ — относительная ошибка определения численности рыб, $\frac{\Delta K}{K}$ — коэффициента уловистости, $\frac{\Delta S}{S}$ — площади облова.

Наиболее variabelен коэффициент уловистости K . Специальные эксперименты показали, что размах колебаний величин

ны К для закидных неводов на промысле осетровых составляет 0.18—0.75 (в среднем 0.38) или 0.17—0.56 [21, 27].

При расчетах численности осетровых принимают $\frac{\Delta K}{K} = 0.5$ [25] и только по средней величине колебания К — систематическая погрешность в расчетах численности рыб может достигать 20%.

Следующий источник ошибок связан с определением общей и облавливаемой неводом площади сечения реки. Погрешность определения площади облова по использованным для нашего расчета данным работы закидных неводов [4] оказались равной 26%, а после пересчета количества рыб на все сечение реки — 30% при допущении, что мигрирующие рыбы распределяются по нему равномерно. Однако, телеметрические наблюдения показывают, что осетровые преимущественно мигрируют вблизи русловых склонов [29] и это вносит в расчет дополнительную погрешность еще на 30%.

На втором этапе расчета численности рыб по контрольным обловам величина N экстраполируется на весь период нерестового хода, с учетом времени действия невода, суточной и сезонной ритмики миграции. Первый показатель легко поддается строгому учету и его погрешность невелика. При большой повторности измерений (экспериментальная тonya работает ежедневно весь период открытой воды) сравнительно точно охарактеризовываются и особенности сезонного хода рыбы.

Однако анализировать суточную ритмику активности рыб по уловам трудно. По одним данным [25, 26] дневные уловы рыбы не отличаются от ночных, по другим [15] наибольшая интенсивность хода рыбы приходится на ночь. Наши телеметрические наблюдения определенно показали, что в ночное время двигательная активность осетров в среднем на 20% выше и в этот период лова большее их количество успешно минует тоневого участок. За счет неравномерности суточной активности рыбы погрешность в оценке ее численности на створе тоневого участка за сутки равна 20%. В итоге общая погрешность в расчете численности мигрирующих рыб методом контрольных обловов за весь сезон составляет не менее 50%.

По опубликованным данным [40], в последние годы на нерестилища пропускается 1,8—1,9 млн. производителей волжских осетровых, в том числе 0,35 млн. севрюги. По вычисленной нами погрешности учета фактическая численность осетровых, пропущенных к нерестилищам, находится в пределах 0.8—2.7 млн. экз., из них севрюги 0.17—0.52 млн. экз. Ясно, что при разработках рыбохозяйственных мероприятий необходимо учитывать не только осредненную величину, но и ее возможные пределы. Например, на фоне нижней границы величины пропуска рыб (осетровые в целом 0.8 млн. экз., севрюга 0.17 млн. экз.) следует счи-

тать, что интенсивность современного промысла этих рыб в низовьях Волги является предельно допустимой, а по севрюге происходит значительный перелов, что может отрицательно оказать на ее естественном воспроизводстве уже в ближайшие годы.

Для повышения точности метода контрольных обловов необходимо дальнейшее развитие теории неводного лова, основы которой были заложены Ф. И. Барановым [3] в сочетании с дальнейшими исследованиями особенностей поведения и распределения рыб, ритмики их активности и реакций на орудия лова.

Оценка абсолютной численности рыб по интенсивности выедания кормов. В некоторых случаях численность рыб в скоплении можно определить по интенсивности выедания ими кормов. Если известен рацион одной рыбы (r) и всего скопления (R), то численность рыб в нем (N) рассчитывают по формуле:

$$N = \frac{R}{r}.$$

Рационы рыбы и скопления определяются с некоторыми погрешностями, а следовательно, будет ошибка и при определении численности всего скопления. В самом общем случае она определяется по формуле:

$$\frac{\Delta N}{N} = \sqrt{\left(\frac{\Delta R}{R}\right)^2 + \left(\frac{\Delta r}{r}\right)^2},$$

где ΔN , ΔR , Δr — соответствующие погрешности.

Рассмотрим основные источники погрешности этого метода на примере определения численности воблы *Rutilus rutilus caspicus* [19].

Рацион рыб определялся по выеданию адакны как объекта питания воблы в данном районе.

Принималось, что рыбы в течение дня (17 ч) питаются с постоянной интенсивностью и зная часовой рацион одной рыбы, ее рацион за день можно определить по формуле:

$$r = \frac{r_1 \cdot t}{n},$$

где r_1 — рацион рыбы за час, t — время питания, n — процент адакны в пище.

Погрешность за счет игнорирования суточной ритмики питания может для вероятности 0,68 составить по нашим расчетам для ряда видов рыб следующие величины: колюшка — 17—25%, песчанка — 80%, окунь планктофаг — 70%, окунь ихтиофаг — 28%, молодь щуки — 80%, взрослая щука — 60%, судак — 90%, синец — 60%.

Для определения убыли адакны D величина убыли на 1 м² по каждой группировке (d) умножалась на площадь группировки (P):

$$D = d \cdot P.$$

Степень дискретизации, т. е. огрубления данных по выеданию — 2 г/м². При среднем выедании от 0.1 до 10 г/м² получаем минимальную погрешность, связанную с огрублением данных 20%, а максимальную — более 100%. Распределение бентоса на биотопе также считалось равномерным. Контрольные пробы брались с площадок 0.2 м². При агрегированности бентоса того же порядка и недостатках работы дночерпателя погрешность этой части расчета достигнет 100 и более процентов [32].

Неизбежны погрешности и при определении площадей, связанные с точностью карты. По нашим прикидкам для данных рассматриваемой статьи погрешность масштаба карты оценена в 10%.

Таким образом, при определении численности рыб по интенсивности выедания корма при недоучете перечисленных факторов, закономерна общая ошибка расчетов в два и более раза. Ошибка обратного расчета — определения степени выедания корма через данные о численности рыб и рационы будет того же порядка, так как только погрешность определения степени выедания бентоса составляет 126% [31].

Метод оценки численности рыб по интенсивности выедания корма совершенно непригоден для изучения численности рыб в скоплениях, состоящих из разных видов рыб, имеющих близкие спектры питания.

Метод мечения. В последние годы большое развитие получили исследования распределения и миграций рыб с помощью мечения. Эти исследования позволили выявить масштабы миграционных циклов рыб, зоны нагула, выделить локальные стада. При достаточно массовом мечении данные о повторном вылове меченых особей могут быть использованы и для оценки величины нерестовых стад или нагульных скоплений рыб.

Разработаны метки разного типа, позволяющие работать как с крупными рыбами, так и с молодь. Для мечения мелких рыб применяются ферромагнитные метки из тонкой проволоки, вводимые рыбе в полость тела и обнаруживаемые на вторичнопойманных особях с помощью магнитометра. С целью достоверного учета численности сельди у побережья США за 3 года было помечено 968 тыс. взрослых и 85 тыс. молоди [60, 65].

В основе расчета численности рыб по методу мечения лежит допущение, что $\frac{m}{M} = \frac{c}{N}$ где m — количество вторичных поимок меченых рыб, M — численность меченых рыб, C — улов, и N — размер стада на период мечения и вторичного отлова.

При расчетах численности рыб этим методом делается три типа допущений: 1) смертность меченых и немеченых рыб не учитывается, 2) предполагается, что величина смертности обеих групп одинакова, 3) вводится дифференцированный учет смертности меченых и немеченых рыб. Детально эти способы описа-

ны в работах [2, 37, 52, 53, 58, 61], где анализируются и погрешности метода.

Основные источники ошибок при определении численности рыб методом мечения связаны с неравномерностью распределения, спецификой отлова, потерей меток и влиянием процесса мечения на выживание и поведение рыб. На основании специальных экспериментов вводятся поправочные коэффициенты к этим показателям. Например, потеря меток зависит от выбора их типа, способа крепления, размера и вида рыб. На молоди лосося были проведены опыты по мечению различными типами меток: проволокой, имплантируемой в тело рыбы, метками Карлина и метками — клипсами. Отмечена большая разница как в сохранности меток, так и в выживании меченых рыб. Потеря вышеперечисленных меток составила соответственно 1,7, 10 и 24%, (разница между крайними пределами в 14 раз). При этом, рыбы с микрометками (проволокой, имплантируемой в тело) имели наибольшую выживаемость и темп роста [51].

Опыт показывает, что методы оценки численности рыб с помощью мечения наиболее пригодны для небольших изолированных популяций. Например, экспериментальная проверка метода на меченых окунях в прудах показала, что погрешность в расчете численности рыб не превышает 10% [48].

В крупных водоемах этот метод дает гораздо большую погрешность, что легко показать на примере массового мечения леща в Рыбинском водохранилище. Изменение числа вторичных поимок (табл. 1) в целом соответствует масштабу мечения, но соотношение этих показателей из года в год варьирует в очень больших пределах. Так, в годы наибольшего мечения (1958—1960) при сравнительно небольших вариациях промысловых уловов (16—17,8 тыс. ц) соотношение варьировало в пределах 0,003—0,09, т. е. отличалось в 30 раз. В годы с небольшим объемом мечения эти вариации могут быть еще больше. Естественно, какое-то влияние здесь оказала потеря части меток, хотя частично она была скомпенсирована тем, что по характерным шрамам, остающимся от меток на теле или жаберных крышках оказалось возможным довольно точно восстановить время мечения для рыб потерявших метки [33].

В Рыбинском водохранилище промысел из года в год ведется на одних и тех же местах и его интенсивность меняется незначительно. Поэтому наибольшее влияние на количество вторично пойманных рыб оказала неравномерность их распределения в водоеме.

Ясно, что большие вариации соотношения m и s обуславливают и большую погрешность самого расчета численности рыб. Из-за вариаций $\frac{m}{M}$ расчетная численность может отличаться от истинной величины почти на два порядка. Поэтому можно согласиться с мнением Г. В. Никольского [23], что данный метод

Объем мечения, возврат меток и промысел леща

Год	Количество меченых рыб (М), шт.	Возврат (м), шт.	$\frac{m}{M} \cdot 10^{-3}$	Улов в водохранилище, тыс. ц
1955	1585	11	7	13,5
1956	—	—	—	15,7
1957	654	1	2	14,5
1958	2471	30	12	17,8
1959	1885	6	3	16,6
1960	2114	190	90	16,0
1961	814	22	27	10,0
1962	1074	68	63	11,5
1963	—	—	—	13,6
1964	189	19	100	9,8
1965	—	37	—	10,7
1966	1110	—	24	12,0
1967	1768	21	12	8,9
1968	458	2	4	8,9

оценки мощности стада или популяции не может иметь большого практического значения для крупных промысловых бассейнов. На наш взгляд, массовое мечение представляет большой интерес для изучения распределения и миграций рыб и оценки интенсивности промысла.

В данной работе нами подробно не анализируются способы оценки рыбных запасов по определению численности икры и молоди рыб. Само по себе определение численности икры и молоди имеет те же источники погрешностей, что и определение величин стада взрослых рыб. Кроме того на перерасчет данных численности икринок и молоди к взрослым рыбам существенное влияние оказывает смертность рыб на ранних стадиях развития. Во многих случаях величина этой смертности при современных знаниях непредсказуема, так как зависит от большого числа факторов, индивидуальное и совместное воздействие которых изучены еще недостаточно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ точности оценки рыбных запасов показывает, что далеко не всегда можно выявить, насколько точно расчетная величина соответствует реальной картине. Естественно, это не отвечает возросшим требованиям оптимального ведения рыбного хозяйства. Все еще широко дискутируется вопрос о

влиянии промысла на рыбные запасы. Определяется оно не по учету численности рыб, а по каким-либо косвенным признакам: изменениям уловов на усилие, темпа роста рыб, мощности популяции конкурирующих и не промысловых видов и т. п. Только высокой погрешностью оценки численности рыб можно объяснить еще появляющееся иногда мнение о перенаселенности некоторых естественных водоемов.

Существующие методы оценки фактической численности рыб, которые используются в ихтиологических и рыбохозяйственных исследованиях на внутренних водоемах, весьма неоднородны, но почти все они поддаются доработке (табл. 2) с выходом на удовлетворительную точность.

Проведенный анализ позволяет сформулировать общие принципы учета фактической численности рыб во внутренних водоемах. В зависимости от конечной цели исследования этот учет может производиться на всей экватории водоема или ее части. Точность всегда будет выше в последнем случае. Она еще более повысится, если полигоном служит не абстрактная акватория, а биотоп, устойчиво отличающийся, по предварительным рекогносцированным обследованиям, большими или меньшими уловами (плотность экзозаписей) от соседних участков.

Учет наиболее эффективен в период массовых преднерестовых миграций на подходах к нерестилищам и на местах нагульных скоплений рыб (так называемые зоны аккумуляции биомассы).

При работе по учету обязательно сочетание методов контрольных обловов с гидроакустическим просмотром поля облова и исследуемой акватории в целом.

Ошибка коэффициента уловистости значительно снизится, если перед серией учетных тралений провести тарировку орудия лова по этому показателю, сравнивая данные эхолокации с фактическим уловом по горизонтам в разное время суток на различных биотопах.

Эти же данные совершенно необходимы при оценке величин размерно-возрастных классов в популяции рыб. В некоторых случаях численность взрослых особей вида можно определить непосредственно по показаниям специальных рыбопоисковых приборов. При расчете численности возрастных классов общая ошибка увеличивается за счет погрешностей определения возраста рыб [41].

Лучшие результаты по учету численности рыб можно получить в процессе комплексного гидроэкологического исследования водоема и биотопа на основе теории локальных стад [29], объединяющей сведения о закономерностях распределения рыб и их приуроченности к экологическим зонам водоема.

Пути повышения точности определения численности рыб

Методы	Основные источники погрешности	Пути повышения точности	Ожидаемая точность, % (ошибки)
Площадей с помощью контрольных обловов	Уловистость орудий лова, их зона действия, экстраполяция плотности на район (подоем)	Экспериментальное изучение работы орудия лова (уловистость, зона действия, реакция рыб) в конкретных условиях. Учет закономерности распределения рыб, оптимизации выбора станций облова. Применение метода изолиний, теории восстановления случайных полей.	20—50
Площадей с помощью рыбопоисковой техники	Оценка плотности и ее экстраполяция на район (водоем)	Совершенствование рыбопоисковой техники и методов ее использования [16]. Учет закономерностей распределения рыб, оптимизация выбора эхометрических разрезов. Применение метода изолиний, теории восстановления случайных полей.	10—30
Прямого учета с помощью тотального облова или ихтиоцида	Неполный облов водоема, недоучет рыб (после обработки ихтиоцидами), трудность охвата учетом всей поверхности водоема	Учет гидростатических свойств рыбы. Совершенствование методов тотального облова, посекторное обследование водоема.	5—10
Подсчет мигрантов в малых реках	Погрешности счетчиков, дискретность счета	Совершенствование автоматических методов учета (счетчики, аэрофотосъемка). Учет ритмики миграций рыб.	0—10
Подсчет мигрантов в больших реках	Уловистость орудий лова, их зона действия, дискретность обловов	Экспериментальное изучение работы орудий лова (его уловистости, зоны действия, реакций рыб). Учет ритмики активности и распределения рыб	20—30
По интенсивности выедания корма	Рацион, ритмика питания, агрегированность пищи, ее биомасса	Учет закономерностей питания применительно к конкретным условиям, учет особенностей распределения и изменений биомассы кормовых объектов, учет численности рыб	50—100

Таблица 2 (продолжение)

Методы	Основные источники погрешности	Пути повышения точности	Ожидаемая точность, % (ошибки)
Мечение — повторный вылов	Неравномерность распределения, особенности отлова, потеря меток и их влияние на поведение и смертность рыб	Совершенствование методов мечения, увеличение масштаба мечения, учет особенностей распределения рыб, оптимизация контроля за выловом	10—30

ЛИТЕРАТУРА

1. Аксюткина З. М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М., 1968, 288 с.
2. Бабаян В. К. Оценка численности популяций рыб с помощью мечения. — Обзорн. информ. ЦНИИТЭИ, М., 1975, сер. 1, вып. 2. 44 с.
3. Баранов Ф. И. Техника промышленного рыболовства, М.—Л., 1933. 474 с.
4. Баранов Ф. И. Об уловистости неводов. Избр. тр. т. 3.
5. Бурмакин Е. В. Результаты работ по обезрыблению двух малых озер Ленинградской области. — Научн.-техн. бюл. ГосНИОРХа, 1969, № 12, с. 20—24.
6. Вронский Б. Б. Основные направления исследования пресноводного периода жизни лососей на Камчатке. — В кн.: Лососевые Дальнего Востока. М., 1975, с. 14—21.
7. Гандин Л. С. Объективный анализ метеорологических полей. Л., 1963. 287 с.
8. Денисов Л. И. Методика прямого учета численности рыб на Каховском водохранилище. — В кн.: Состояние рыбного хозяйства внутренних водоемов и методы прогнозирования рыбных запасов. Л., 1977, с. 114—119.
9. Денисов Л. И. Рыболовство на водохранилищах. М., 1978. 286 с.
10. Евзеров А. В. Оценка погрешности аэровизуального метода учета лососей. — В кн.: Лососевые Дальнего Востока. М., 1975, с. 82—85.
11. Ермольцев В. А., Исаев В. Н., Ковалев С. М., Седов С. И. Применение прибора ИСП-1 для оценки численности промысловых рыб. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования с помощью подводной и гидроакустической техники. Мурманск, 1980, с. 72—92.
12. Заферман М. Л. Результаты подводных рыбохозяйственных исследований в Северном бассейне. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования с помощью подводной и гидроакустической техники. Мурманск, 1980, с. 11—23.
13. Зорбиди Ж. Х. Биологические показатели и численность камчатского кижуча. — В кн.: Лососевые Дальнего Востока. М., 1975, с. 34—43.
14. Казакевич Д. И. Основы теории случайных функций и ее применение в гидрометеорологии. Л., 1971. 267 с.
15. Казанчеев Е. Н. Рыбы Каспийского моря. М., 1981. 168 с.
16. Калихман И. Л. Оценка точности определения плотности скопления гидроакустическим методом. — Наст.
17. Ковцова М. В. Оценка численности и биомассы морской камбалы Баренцева моря методом траловых съемок. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования с помощью подводной и акустической техники. Мурманск, 1980, с. 40—50.
18. Лапин Ю. Е. Основные методологические концепции Г. В. Николь-

ского в теории динамики стада рыб. — В кн.: Современные проблемы ихтиологии. 1981, с. 46—65.

19. Лебедев Н. В. Опыт учета размеров выедания рыбами моллюсков и определение численности рыб в промысловом скоплении на местах питания. — *Вопр. ихтиологии*, 1960, т. 16, с. 34—55.

20. Леванидов В. Я. Закономерности динамики численности лососей в бассейне Амура и пути воспроизводства запасов. — В кн.: Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М., 1964, с. 49—68.

21. Малинин Л. К., Линник В. Д. О возможности эхометрического определения коэффициента уловистости активных орудий лова. — *Информ. бюл. «Биол. внутр. вод»*, 1981, № 50, с. 58—62.

22. Малинин Л. К., Терещенко В. Г. Некоторые особенности применения гидролокатора «Лещ» для поиска рыбы в мелководных водоемах. *Информ. бюл. «Биол. внутр. вод»*, 1981, № 50, с. 55—58.

23. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1974, 447 с.

24. Остроумов А. Г. Нерестовый фонд и состояние запасов дальневосточных лососей в водоемах п-ва Камчатка и Корякского нагорья. — В кн.: Лососевые Дальнего Востока. М., 1975, с. 21—34.

25. Павлов А. В. Численность нерестовой популяции осетровых, проходящих на места размножения в Волгу выше зоны промысла. — *Вопр. ихтиологии*, 1967, т. 7, вып. 4 (45), с. 592—600.

26. Павлов Д. С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М., 1979. 318 с.

27. Пальгуй В. А., Сливка А. П., Вереин Е. А. Методика определения абсолютной численности нерестовых популяций рыб р. Волги. — В кн.: Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979, с. 189—190.

28. Пермитин И. Е., Половков В. В. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб. — В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978, с. 78—106.

29. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 312 с.

30. Поддубный А. Г. Проблема определения численности рыб во внутренних водоемах. — *Информ. бюл. «Биол. внутр. вод»*, 1981, № 51, с. 36—42.

31. Поддубный А. Г., Баканов А. И. О количественной оценке выедания бентоса рыбами. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 6, с. 888—896.

32. Поддубный А. Г., Баканов А. И., Сметанин М. М., Терещенко В. Г. О точности оценки некоторых параметров водных экосистем. — Матер. IV съезда ВГБО, 1981, т. 3, с. 147—148.

33. Поддубный А. Г., Ильина Л. К. К вопросу о жизнеспособности меченых рыб и о сохранности меток. — В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 267—271.

34. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Батычков Г. А., Терещенко В. Г. Опыт определения численности осетровых под плотиной Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС. — *Информ. бюл. «Биол. внутр. вод»*, 1981, № 50, с. 14—17.

35. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966, 376 с.

36. Протасов В., Митрохин Ю. А. С методе автоматического учета нерестовой мигрирующей рыбы по размерным группам. *Изв. АН СССР, сер. биол.*, 1960, № 4, с. 607—609.

37. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М., 1979, 408 с.

38. Руденко Г. П. Методика определения численности рыб, ихтиомассы и рыбопродукции в малых озерах, обработанных ихтиоцидом. — В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1976, ч. II, с. 15—24.

39. Сечин Ю. Т. Определение численности и ихтиомассы леща озера Ильмень. — В кн.: Состояние рыбного хозяйства внутренних водоемов и методы прогнозирования рыбных запасов. Л., 1977, с. 83—92.

40. Сливка А. П. Оценка запасов и рекомендаций по лимитированию добычи осетровых в Каспийском бассейне. — В кн.: Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979, с. 233—234.

41. Сметанин М. М. О точности определения возраста рыб. — Наст. кн.
42. Теслер В. Д., Шафран И. С. О методах автоматизации обработки результатов эхо-съемок. — В кн. Вопросы промысловой гидроакустики. М., 1981, с. 58—68.
43. Трусканов М. Д., Щербино М. Н. Гидроакустический метод определения численности рыб в скоплениях. — В кн.: Методы оценки запасов и прогнозирования уловов рыб. М., 1967, с. 243—251.
44. Шафран И. С. Один из способов оценки численности рыб по результатам измерения плотности инструментальными методами. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования с помощью подводной и гидроакустической техники. Мурманск, 1980, с. 64—72.
45. Шимановская Л. Н. К вопросу о методике прогнозирования уловов. — В кн.: Состояние рыбного хозяйства внутренних водоемов и методы прогнозирования рыбных запасов. Л., 1977, с. 63—68.
46. Юданов К. И. Расшифровка эхограмм гидроакустических рыбопоисковых приборов. М., 1967. 166 с.
47. Юданов К. И., Калихман И. Л. Методы определения плотности рыбных скоплений. — В кн.: Вопросы промысловой гидроакустики. М., 1981, с. 31—49.
48. Buck D. H., Toits F. An evaluation of petersen estimation procedures employing seines in 1 acre ponds. — J. Wildlife Manogn, 1965, vol 29, И 3, p. 17—25.
49. Cushing D. H. The present state of acoustic survey.. — J. Cons. Int. Explor Mer., 1979, vol. 38(1), p. 28—32.
50. Hellawell J. M. Automatic methods of monitoring salmon populations. Intern Atlant Salmon. Symp., 1973, Int. Atl. Salmon Found., Spec. Publ., p. 317—338.
51. Isaksson A., Bergman P. K. An evaluation of two tagging methods and survival rates of different age and treatment groups of hatchery-reared atlantic salmon smolts. — J. Agr. Res. Icel., 1978, vol. 102, p. 74—99.
52. Johannesson G. R., Alexandersdottir M. A. A data file for marked salmon smolt releases and adult returns. — J. Agr. Res. Icel., 1978, vol. 10, 2, p. 67—73.
53. Jones R. A. A review of methods of estimationg population size from marking experiments. — FAO Fish Techn. Paper, 1965, N 61, p. 39—46.
54. King D. P. F., Robertson A. A. An analysis of the variability in Bongo net catches of pilchard eggs of South West Africa. — Fish. B II. S. Afr., 1978, N 10, p. 15—19.
55. Kristinsson B., Alexandersdottir M. Design and calibration of a salmon couter. — J. Agr. Res. Icel., 1978, vol. 10, 2, p. 57—66.
56. Lawson K. M. The electronic monitoring of salmon in Lancashire, Englang. — ELFAC/T. 23 (Suppl. I), 1975, p. 388—399.
57. Mathisen Ole A., Croker T. R., Nunneallee E. P. Acoustic estimation of juvenile sockeye salmon. — Rapp. et proc.verb. reun. Cons. int. explor. mer., 1977, vol 170, p. 279—286.
58. Mortensen E. Population, survival, growth and production of trout Salmo trutta in small Danish stream. — Olkos, 1977, vol. 28, p. 9—15.
59. Neave F., Principles affecting the size of pink and chum salmon population in british Columbia Lonrual. — J. Fish. Res. Board. Canada. 1953, vol. 9, N 9, p. 450—491.
60. Nicholson W. R. Movements and population structure of Atlantic Menhaden indicated by tag returns. Estuaries. 1978, vol. 1, N 3, p. 141—150.
61. Rafail S. X. Estimation of abundance of fish population by capture-recapture experiments. — Mar. Biol., 1971, vol. 10, p. 1—7.
62. Rounsfell G. A., Everhart W. H. Fishery sience, its methods and application. N. Y.-L., 1953, 278 p.

63. T a n a k a M., O u H. C. Estimation of fish population and length composition through pulse enumeration: experimental echo survey in Lake Yunoko. — Rapp. et proc.-verb. reun. Cons. int. explor. mer., 1977, vol. 170, p. 136—141.

64. T h o r n e R. E. Acoustic assessment of Pacific hake and herring stocks in Puget Sound, Washington and south eastern Alaska. Rapp. et proc.-verb. reun. Cons. int. explor. mer. 1977, vol. 170, p. 265—278.

65. W i n t e r s G. H., B e c k e t J. S. Migrations biomass and stock inter-relationships of Southwest Newfoundland-Southern Gulf Herring from Mark-Recapture Experiments. — Res. Bull. Int. Commis. Northwest Atlant. Fich., 1978, N° 3, p. 67—79.

ОЦЕНКА ТОЧНОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛОТНОСТИ СКОПЛЕНИЙ РЫБ ГИДРОАКУСТИЧЕСКИМ МЕТОДОМ

Условные обозначения

- $U_{\text{эа}}$ — величина эхо-сигналов на антенне,
 $U_{\text{г}}$ — величина электрического сигнала, подаваемого на гидрофон,
 $U_{\text{а}}$ — величина сигнала на антенне при работе гидрофона на излучение,
 $U_{\text{вх}}$ — величина сигнала на входе усилителя,
 $U_{\text{вых}}$ — величина сигнала на выходе усилителя,
 τ — длительность зондирующих импульсов,
 $T_{\text{у}}$ — длительность действия временной автоматической регулировки усиления (ВАРУ),
 $T_{\text{и}}$ — диапазон интегрирования,
 $T_{\text{г}}$ — время задержки эхо-сигналов от гидрофона относительно момента посылки,
 $T_{\text{э}}$ — время задержки эхо-сигналов от эталонной сферы относительно момента посылки,
 $K_{\text{г}}$ — чувствительность гидрофона при излучении,
 μ — коэффициент усиления,
 μ — крутизна ВАРУ,
 M — показания эхо-генератора,
 K — постоянная эхо-интегратора,
 C_0 — постоянная рыбопоискового прибора,
 c — скорость звука в воде,
 p — звуковое давление,
 r_1 — дистанция, равная 1 м.
 $\sigma_{\text{э}}$ — акустическое сечение эталонной сферы,
 σ_0 — акустическое сечение одиночного объекта,
 Ω_0 — полный объем пространственной диаграммы направленности,
 m — количество объектов,
 α — угол наклона тела рыб,
 $d_{\text{э}}$ — эффективный диаметр акустической антенны,
 δ — относительная случайная погрешность,
 s — относительная систематическая погрешность,
 n — число посылок,
 g — поверхностная плотность скопления.

Гидроакустический метод оценки биомасс находит все более широкое применение в различных районах Мирового океана и

постепенно внедряется на внутренних водоемах. Однако в связи с большим количеством и разнообразием источников погрешностей, косвенным и поэтапным характером необходимых измерений, сложным влиянием ошибок предыдущих операций на точность результатов последующих, к настоящему времени отсутствует оценка достоверности результатов эхометрических съемок.

В качестве первого шага попытаемся определить точность измерения плотности скоплений гидроакустическим методом. Причины погрешности оценок плотности могут быть разбиты на следующие основные категории: — несоответствие реальных характеристик рыбопоискового прибора и эхо-интегратора теоретически необходимым;

— ошибки акустической калибровки рыбопоискового прибора вследствие неточного знания отражательной способности эталонной сферы, чувствительности гидрофона и скорости звука, а также ввиду отклонения эталонной сферы или гидрофона от оси ультразвукового луча;

— погрешности определения отражательной способности обследуемых объектов;

— ошибки отыскания эффективных параметров акустического луча рыбопоискового прибора;

— неблагоприятное распределение объектов эхо-съемки.

Несоответствие реальных характеристик рыбопоискового прибора и эхо-интегратора в настоящей работе рассматриваться не будет. Иначе говоря, сформулируем задачу следующим образом: с какой точностью могли бы мы измерять плотность скоплений, если бы имели аппаратуру с необходимыми характеристиками при условии, однако, что ее параметры должны быть определены калибровкой?

Рассмотрим остальные источники ошибок. При этом нужно иметь в виду, что в настоящее время имеется мало данных о точности выполняемых при гидроакустических съемках измерений. В силу этого обстоятельства пока не представляется возможным установить законы распределения некоторых частных погрешностей и, как следствие, степень надежности полученных результатов.

ОЦЕНКА ТОЧНОСТИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ И АКУСТИЧЕСКОЙ КАЛИБРОВКИ РЫБОПОИСКОВОГО ПРИБОРА.

Электрические параметры рыбопоискового прибора и эхо-интегратора измеряются прямо или косвенно (табл. 1). Здесь и в дальнейшем ошибки косвенных измерений вычислены в соответствии с законом накопления частных погрешностей [3].

Целью акустической калибровки является определение постоянной прибора [2]. Как показывает расчет погрешностей (табл. 2), эталонная сфера может обеспечить большую точность калибровки, чем измерительные гидрофоны.

Погрешности электрической калибровки аппаратуры

Параметр	Способ прямых измерений или порядок расчета при косвенных	Порядок расчета погрешности	Погрешность, %	Примечания
Частота	С помощью осциллографа, а также генератора звуковых и ультразвуковых частот методом фигур Лиссажу или частотомером		± 2	Ошибка дана применительно к измерению осциллографом и определяется погрешностью частоты опорного генератора. Точность измерений частотой измерений значительно выше
Длительность импульсов, временные интервалы	Осциллографом		± 5	
Величина сигналов (кроме эхо-сигналов на антенне)	Синусоидальные — ламповым вольтметром или осциллографом, импульсные — осциллографом		± 5	
Коэффициент усиления	$\mu = \frac{U_{\text{вых}}}{U_{\text{вх}}}$	$\delta_{\mu} = \sqrt{\delta_{\text{вх}}^2 + \delta_{U_{\text{вых}}}^2}$	± 7	Величина сигнала генератора должна контролироваться ламповым вольтметром
Крутизна ВАРУ	$\mu = \frac{\mu}{T_{\text{у}}}$	$\delta_{\mu} = \sqrt{\delta_{\mu}^2 + \delta_{T_{\text{у}}}^2}$	± 9	
Величина эхо-сигналов и помех на антенне	$U_{\text{эа}} = \frac{U_{\text{вых}}}{\mu}$	$\delta_{U_{\text{эа}}} = \sqrt{\delta_{\mu}^2 + \delta_{U_{\text{вых}}}^2}$	± 9	
Постоянная эхо-интегратора	$K = \frac{M}{U_{\text{вх}}^2 \cdot T_{\text{и}}}$	$\delta_K = \sqrt{\delta_{T_{\text{и}}}^2 + (2\delta_{U_{\text{вх}}})^2}$	± 11	

Таблица 2

Способ калибровки	Параметр	Способ прямых измерений или порядок расчета при косвенных	Порядок расчета погрешности	Погрешность, %	Примечания
С использованием измерительного гидрофона	Звуковое давление, создаваемое антенной рыбопоискового прибора	Калиброванным гидрофоном		± 12	
	Чувствительность гидрофона при излучении	На лабораторной установке		± 12	
	Сигнал, подаваемый на гидрофон	Ламповым вольтметром		± 5	
	Сигнал на антенне при работе гидрофона на излучение	Осциллографом		$+ 5$	
	Время задержки эхо-сигнала от гидрофона относительно посылки	Осциллографом		$+ 5$	
	Постоянная прибора	$C_0 = \frac{c^4 T_r^4 p^2 U_a^2}{64 r_1^2 r_r^2 U_r^2}$	$\delta_{C_0} = [(4\delta_c)^2 + (4\delta_{T_r})^2 + (2\delta_p)^2 + (2\delta_{U_r})^2] \frac{1}{2}$	± 45	Погрешность ввиду использования неточного значения скорости роста звука лежит в пределах $\pm 4\%$; по: [6]

Таблица 2 (продолжение)

Способ калибровки	Параметр	Способ прямых измерений или порядок расчета при косвенных	Порядок расчета погрешности	Погрешность, %	Примечания
С использованием эталонной сферы	Рабочая частота	Методом фигур Лиссажу	$\delta_{u_{за}} \equiv \sqrt{\delta_{u_{вых,т}}^2 + \delta_{\mu}^2}$	± 2	по: [4] Из табл. 1
	Акустическое сечение эталонной сферы	На лабораторной установке		± 15	
	Эхо-сигналы от сферы на антенне	$U_{за} = \frac{U_{оых}}{\mu}$		± 9	
	Время задержки эхо-сигнала от сферы относительно момента послышки	Осциллографом	$\delta_{c_0} = (4\delta_c)^2 + (4\delta_{T_3})^2 + (2\delta_{за})^2 + \delta_{\sigma_3}^2 \frac{1}{2}$	± 5	Ошибка акустического сечения латунной сферы диаметром 118 см ввиду погрешности рабочей частоты ГАС «Сарган» $20 \text{ кГц} \pm 2\%$ несущественна [8]
	Постоянная прибора	$C_0 = \frac{c^4 T_3^4 u_{за}^2}{16\sigma_3}$		± 35	Погрешность скорости звука определена выше

Погрешность калибровки эхолота ввиду отклонения гидрофона или эталонной сферы от оси. Течения, а также дрейф и качка судна могут приводить к существенному занижению постоянной прибора.

Лучшие результаты дает установка гидрофона с помощью водолазов, когда рама с гидрофоном крепится магнитными держателями к днищу судна в определенном положении относительно антенны эхолота [11]. Для этой же цели создано специальное поворотно-выдвижное устройство (монитор), позволяющее дистанционно установить гидрофон точно против антенны калибруемого рыбопоискового прибора [16].

Оценка точности определения отражательной способности объектов эхо-съемки. Наиболее правильными и перспективными в настоящее время считаются измерения акустических сечений обследуемых объектов непосредственно в месте их обитания (*in situ*) [14]. Ошибки таких измерений обусловлены аппаратурными погрешностями, а также особенностями распределения и поведения объектов.

Влияние аппаратурных погрешностей на точность измерений отражательной способности *in situ*. Оценивалась нами методом математического моделирования.

Последовательность решения задачи была следующей:

— задавались параметры рыбопоискового прибора и скопления разрешаемых им объектов;

— рассчитывались акустическое сечение одиночного объекта и статистический ряд эхо-сигналов за серию посылок;

— с учетом погрешностей измерительной аппаратуры, гидрофонов, эталонных сфер задавались ошибки калибровки рыбопоискового прибора и вариации его параметров;

— исходя из ряда эхо-сигналов и вариаций параметров прибора вычислялась «измеренная» *in situ* отражательная способность одиночных объектов;

— сопоставлением полученного таким образом акустического сечения с заданным определялась погрешность измерений *in situ*.

Результаты математического моделирования позволили сделать вывод о том, что ошибка измерения отражательной способности объектов *in situ* в основном определяется погрешностями акустической калибровки рыбопоискового прибора и измерения величин эхо-сигналов на антенне.

С учетом приведенных данных (табл. 1, 2) применительно к калибровке по эталонной сфере погрешность отражательной способности $\delta_{\text{ашп}}$ равна $\pm 40\%$.

Погрешность определения отражательной способности объектов ввиду особенностей их распределения в районе эхо-съемки. Поскольку рыбы каждого вида и размера, как правило, распределяются по акватории неравномерно, преимущественно локализуясь в различных участках скопления, распространение

однажды измеренной величины акустического сечения одиночной рыбы на весь район съемки может привести к значительной ошибке результата. Так, выполненные в рейсе НИС «Профессор Седлецкий» (ПНР) измерения отражательной способности рыб Центрально-Восточной Атлантики показали, что средняя величина акустического сечения на различных участках скопления варьировала в 2,5 раза [13].

Следует, однако, иметь в виду, что видовой и размерный состав скопления при проведении эхо-метрической съемки контролируется путем периодических тралений. Скопление следует разбивать на участки со сравнительно постоянным составом и определять акустическое сечение одиночной рыбы для каждого из этих участков.

Погрешность определения отражательной способности объектов ввиду особенностей их поведения в течение эхо-съемки. Оценим порядок этой ошибки на основе представленных на рис. 1 результатов наблюдений за поведением трески в районе Лофотенских островов путем подводной фотограмметрии [15]. На этом же рисунке приведена зависимость акустического сечения трески от угла наклона тела рыбы [7].

Усредненная отражательная способность одиночной рыбы может быть найдена по формуле

$$\bar{\sigma}_0 = \frac{\sum (\alpha_i) \cdot m_i}{\sum m_i}, \quad (1)$$

где α_i — средний угол наклона в данном разряде,

m_i — число попадающих в разряд рыб.

В результате вычислений среднее акустическое сечение днем 136 см^2 , ночью 128 см^2 . Таким образом, погрешность измерений отражательной способности рыб в связи с пренебрежением особенностями их поведения $\sigma_{\text{пов}} = \pm 6\%$.

Результирующая погрешность определения акустического сечения одиночных рыб. В предположении устранимости ошибок ввиду особенностей распределения объектов погрешность измерений отражательной способности *in situ* может быть найдена по формуле

$$\sigma_{\text{го}} = \sqrt{\sigma_{\text{инт}}^2 + \sigma_{\text{пов}}^2}. \quad (2)$$

В результате вычислений $\delta_0 = \pm 40\%$.

Оценка точности определения эффективных параметров акустического луча рыбопоискового прибора. Ошибки отыскания эффективных параметров луча вызываются следующими причинами:

— пренебрежение неравномерностью обратного рассеяния звука обследуемыми объектами;

— замена действующего объема пространственной диаграммы направленности ее полным объемом;

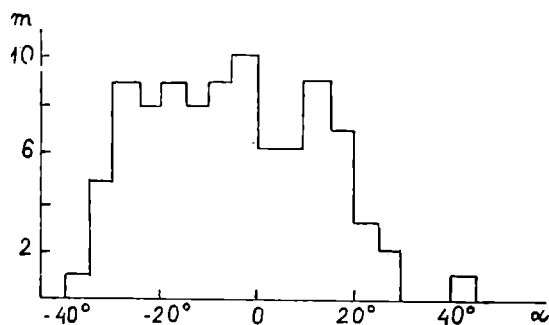
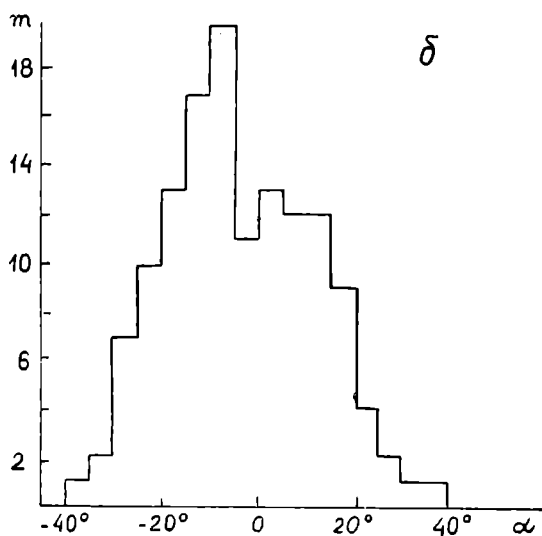
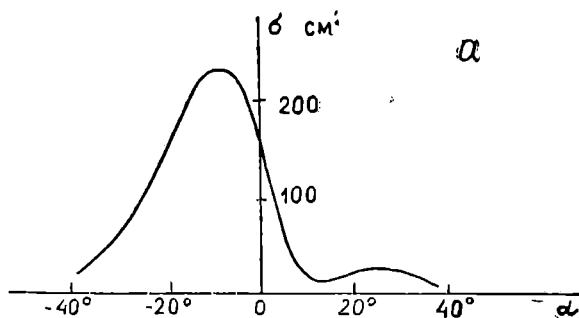


Рис. 1. Зависимость акустического сечения трески длиной 44 см от угла наклона тела на частоте 30 кГц (а) и гистограммы распределения углов наклона днем (б) и ночью (в) (положительные углы соответствуют наклону рыбы головой вверх, отрицательные — головой вниз).

- упрощенный, приближенный расчет эффективных параметров луча;
- разброс параметров различных образцов однотипных антенн;
- аппаратурные погрешности при измерениях действующего объема *in situ*;
- неопределенность действующего объема при регистрации групповых целей.

Рассмотрим каждый из названных источников ошибок.

Погрешность определения эффективных параметров акустического луча ввиду пренебрежения неравномерностью обратного рассеяния звука одиночными объектами. В настоящее время при практических расчетах неравномерность обратного рассеяния обычно не учитывают, принимая во внимание лишь направленность акустических антенн [9]. Как показывает рис. 2, полные объемы обобщенной и антенной пространственных диаграмм направленности составляют соответственно 0,024 и 0,032; таким образом, ошибка $S_p = 33\%$.

Знак погрешности говорит о том, что данный фактор во всех случаях приводит к завышению эффективных параметров акустического луча.

Погрешность замены действующего объема пространственной диаграммы направленности ее полным объемом. Такая замена допустима при динамическом диапазоне регистрируемых эхосигналов больше четырех и приводит к ошибке $\delta_{\text{зам}} = \pm 10\%$ [1].

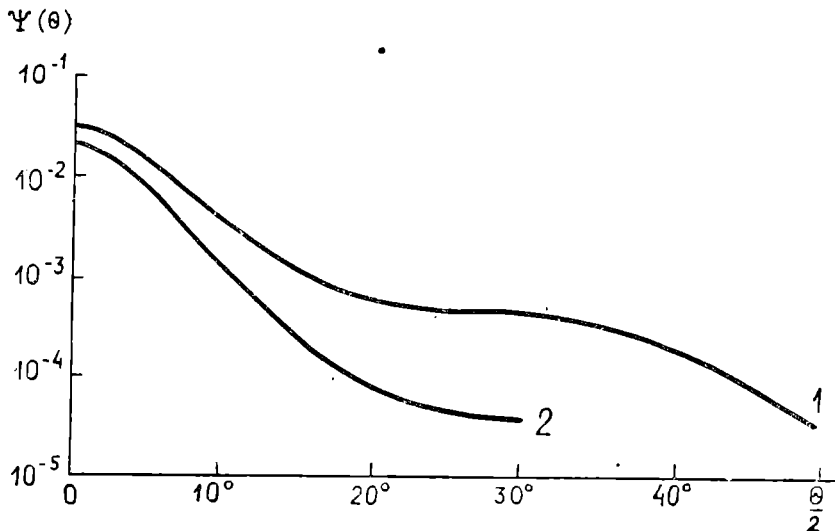


Рис. 2 Интегральные диаграммы направленности.
1 — акустической антенны типа 65Т эхолота ЕК-38, 2 — обобщенная для антенны 65Т и обратного рассеяния звука сельдью длиной 22,5 см.

Погрешности упрощенного расчета эффективных параметров акустического луча. Ошибки приближенных вычислений полного и действующего объемов пространственной диаграммы направленности соответственно $\delta_{\text{упр}} = \pm 1,5\%$ и $\pm 5\%$ [5].

Погрешности определения эффективных параметров луча ввиду разброса параметров различных образцов однотипных антенн. Особенно существенны применительно к сложным пьезо-керамическим системам.

В тех случаях при эхо-съемках, когда диаграмма направленности используемого образца антенны неизвестна, целесообразно брать в расчет усредненные параметры антенн данного типа (табл. 3).

Возможности измерений эффективных параметров акустического луча in situ. Такие измерения необходимы при динамическом диапазоне эхо-сигналов меньше четырех [1].

Таблица 3

Параметры II образцов антенн ГАС „Сарган“

Параметр	Режим работы		
	23 кГц	136 кГц	
		широкий луч	узкий луч
d_3 , см	25,6+32,5	13,3+19,5	24,8+35,8
d_3 , см	29,3	16,9	29,6
Ω_0	0,0560+0,0348	0,00443+0,00207	0,00125+0,000611
$\overline{\Omega}_0$	0,0427	0,00275	0,000891
Среднеквадратичная погрешность замены Ω_0 на $\overline{\Omega}_0$ $\delta_{\text{разбр.}}$ %	± 16	± 18	± 28

Результаты математического моделирования по методике, аналогичной исследованию точности измерений отражательной способности одиночных объектов in situ, позволили сделать следующие выводы:

— разброс параметров различных образцов однотипных антенн приводит к приблизительно одинаковым ошибкам определения полного и действующего объемов пространственной диаграммы направленности;

— погрешности измерительной аппаратуры и калибровки рыбопоискового прибора вызывают ошибки отыскания действующего объема in situ в пределах $\pm 3\%$.

Неопределенность эффективных параметров акустического луча при регистрации групповых целей. Обусловлена несовершенством математического аппарата, позволяющего определить лишь вариации действующего объема диаграммы направленно-

сти [9], и является одним из серьезных препятствий к проведению эхо-метрических съемок в условиях помех.

Результирующая погрешность определения полного объема пространственной диаграммы направленности. Может быть найдена по формуле [3]

$$(S + \delta)_{\Sigma} = -S_p + \sqrt{\delta_{\text{зам}}^2 + \delta_{\text{упр}}^2 + \delta_{\text{разб}}^2}. \quad (3)$$

С учетом полученных выше значений частных погрешностей применительно к работе рыбопоискового прибора на низкой частоте результирующая ошибка $(S + \delta)_{\Sigma} = (15 \div 50)\%$.

Оценка точности определения плотности скоплений

Как известно, существенные ошибки эхо-метрических съемок могут возникать ввиду расположения обследуемых объектов вблизи поверхности или дна. Наименьшая глубина обнаружения определяется осадкой судна, а также толщиной слоя аэрации и завихрений, особенно интенсивных при плохой погоде и на полном ходу. Минимальное расстояние ото дна, на котором могут быть обнаружены объекты, зависит от длительности зондирующих импульсов и ширины акустического луча, а также характера рельефа.

Плотность пелагических скоплений может быть найдена исходя из показаний эхо-интегратора по формуле [10]

$$\rho = \frac{M}{\tau_{\mu}^2 \mu^2 K C_0 \delta_0 Q n}. \quad (4)$$

Погрешность измерения плотности скоплений определяется выражением

$$(S + \delta)_\rho = -S_p + [\delta^2 + (2\delta_\mu)^2 + (2\delta_\tau)^2 + \delta_K^2 + \delta_{C_0}^2 + \delta_{\delta_0}^2 + \delta_Q^2]^{1/2}. \quad (5)$$

Ошибка определения плотности и необходимые частные погрешности представлены в табл. 4.

Способы повышения точности определения плотности скоплений. Выполненный анализ ошибок гидроакустического метода указывает возможные пути повышения точности оценки плотности скоплений.

Погрешности калибровки аппаратуры. Могут быть уменьшены использованием более точных измерительных приборов.

Сильная зависимость отражательной способности цельно-металлических эталонных сфер от рабочей частоты рыбопоискового прибора может быть снижена правильным выбором материала и диаметра. Тем не менее, во всех случаях калибровки по эталонной сфере необходимо строго контролировать рабочую частоту прибора.

Для уменьшения ошибки за счет неточного вывода гидрофона или эталонной сферы на акустическую ось эхолота калибровка должна проводиться несколько раз, причем серии отсче-

Ошибки определения плотности скоплений

Параметр	Погрешность, %	Примечания
Длительность импульсов	± 5	Из табл. 1
Коэффициент усиления	± 7	
Крутизна ВАРУ	± 9	
Постоянная эхо-интегратора	± 11	
Постоянная рыбопоискового прибора	± 35	Ошибка дана применительно к калибровке по эталонной сфере
Акустическое сечение одиночного объекта	± 39	Погрешность учитывает особенности поведения рыб
Действующий объем пространственной диаграммы направленности	15 ± 50	Ошибка соответствует динамическому диапазону эхо-сигналов больше четырех
Плотность скоплений	от -90 до $+30$	Погрешность дана применительно к пелагическим объектам

тов сигналов необходимо выполнять при расположении гидрофона или сферы на различных дистанциях. В вычислениях следует использовать максимальные значения сигналов и наибольшую величину постоянной прибора принимать за истинную.

Погрешности определения отражательной способности объектов эхо-съемки. Могут быть снижены созданием специальной аппаратуры, например, систем с двухлучевой акустической антенной [12]. При отсутствии специальной аппаратуры целесообразно выполнение измерений *in situ* тем же рыбопоисковым прибором, который используется при эхо-метрической съемке, без изменения его акустической мощности. При возможности следует контролировать поведение рыб посредством подводной фотограмметрии, телевидения или визуальных наблюдений для внесения соответствующих поправок в величину отражательной способности одиночной рыбы.

Погрешности определения эффективных параметров акустического луча. Могут быть уменьшены путем исследования и учета при эхосъемках закономерностей обратного рассеяния звука промысловыми объектами при их различном поведении, снятия и последующего использования диаграмм направленности каждого образца антенн, увеличения акустической мощности и снижения помех, повышения требований к точностным характеристикам аппаратуры.

Погрешности ввиду неблагоприятного распределения обследуемых объектов. Применительно к придонным и приповерхностным скоплениям ошибки измерения плотности могут быть уменьшены использованием буксируемых антенн соответственно с узким или направленным снизу вверх лучом.

Результирующая погрешность определения плотности скоплений. Как показывает анализ ошибок гидроакустического метода, принятие всех указанных мер позволяет снизить погрешность измерения плотности пелагических концентраций до 20—30%.

ЛИТЕРАТУРА

1. Калихман И. Л. Определение эффективных параметров акустического луча при эхо-съемках. — Рыбное хоз-во, 1981, № 2, с. 58—61.
2. Калихман И. Л., Теслер В. Д. Методы калибровки гидроакустических приборов. — Тр. ВНИРО, «Вопросы промысловой гидроакустики». 1981, с. 49—58.
3. Ремез Г. А. Курс основных радиотехнических измерений. М., 1966. 423 с.
4. Самоволькин В. Г. Аппаратура и методика измерения для исследования обратного рассеяния ультразвуковых волн биологическими объектами в воде. — Океанология, 1974, т. 14, вып. 1, с. 187—191.
5. Теслер В. Д. Упрощенный расчет эффективных параметров акустического луча при эхо-съемках. — Рыбное хоз-во, 1981, № 2, с. 61—63.
6. Урик Р. Д. Основы гидроакустики. Перевод с англ. Л., 1978. 445 с.
7. Юданов К. И., Ганьков А. А., Шабота О. Е. Отражательная способность промысловых рыб Северного бассейна. — Рыбное хоз-во, 1966, № 12, с. 57—60.
8. Юданов К. И., Калихман И. Л. Предварительная методика проведения эхо-метрических съемок промысловых скоплений рыб. М., 1976, ВНИРО. 56 с.
9. Юданов К. И., Калихман И. Л. Методы определения плотности рыбных скоплений. — Тр. ВНИРО, Вопросы промысловой гидроакустики, 1981, с. 31—48.
10. Юданов К. И., Калихман И. Л., Теслер В. Д. Возможности использования эхо-интеграторов для количественной оценки рыбных скоплений. Рыб. хоз-во, 1978, № 9, с. 49—51.
11. Crossen J. M., Mills J. A. Fisheries hydroacoustics calibration apparatus. — Meeting on hydroacoustical methods for the estimation of marine fish populations, 25—29 June 1979, vol. II: Contributed papers, discussion, and comments. Cambridge, 1981, p. 379—394.
12. Ehrenberg, J. E., Green J. H., Wirtz A. R. A dual-beam acoustic system for measuring the target strength of individual fish. — Oceans' 76 MTS-IEEE, 16CI—16C5, 1976, 5 p.
13. Elminowicz A. Okreslanie dugosci ryb na podstawie pomiarow siu celu., Gdynia, 1974, p. 240—242.
14. Meeting on hydroacoustical methods for the estimation of marine fish populations, 25—29 June 1979. Vol. I. Findings of the scientific and technical specialists: a critical review, Cambridge, 1981, 71 p.
15. Olsen K. Orientation measurement of cod in Lofoten obtained from underwater photography and their relation to target strength. — ICES CM, 1971, N 17. 7 p.
16. Pettersen P. Calibration of hydroacoustic instruments. — Simrad Bulletin, 1969, N 6, 16 p.

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ УЧЕТА ВЛИЯНИЯ ОРУДИЙ ЛОВА НА ОЦЕНКУ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

В настоящее время математические методы исследования находят все более широкое применение в разных отраслях биологии. Главная трудность применения математических методов заключается не в овладении техникой метода, а в его выборе, оценке пригодности и надежности исходных данных и понимании биологической сути производимых математических преобразований. Преодоление этих трудностей создает возможность наиболее объективной и полной интерпретации получаемых результатов.

При углубленном изучении водных экосистем большое внимание уделяется описанию распределения организмов в пространстве. В качестве моделей распределения организмов предложен ряд вероятностных распределений: отрицательно биномиальное, Неймана, Томас, дискретное логнормальное распределение и др. [1, 2, 4, 5], параметры которых являются важными характеристиками экосистемы.

Вместе с обоснованием пригодности выбранной математической модели размещения организмов встает проблема оценки надежности экспериментальных данных, их объективности, что существенно зависит от способа получения исходных данных.

При оценке численности организмов на территории исследователь наталкивается на ряд трудностей, таких, как наиболее рациональное размещение учетных площадок, выбор процедуры взятия проб, выбор формы и размера орудий лова, оценка их эффективности. Оценка численности, даваемая на основании учетов, производимых различными орудиями лова, зависит не только от основных закономерностей распределения организмов, но и от случайных и систематических искажений, вносимых орудиями лова. Поэтому задача объективной оценки численности и сопоставимости данных, получаемых различными экспериментаторами, не может быть решена без предварительного анализа искажений, характерных для каждого типа орудий лова.

Хорошую возможность для анализа искажений представляет искусственный водоем с известной численностью организмов, позволяющий более четко выявить логическую структуру возмущений, вносимых орудиями лова.

Считая, что искажения, вносимые орудиями лова, сводятся к отпугиванию организмов из столба воды, захватываемого ло-

вушкой в момент взятия пробы, можно ввести два идеализированных орудия лова: ловушка, не обладающая случайной ошибкой (например, весь водоем), и ловушка, в которой вылавливаемая доля организмов определяется только возмущениями. Ее назовем совершенно неустойчивой ловушкой и выберем в качестве эталона. Следующее предположение о характере возмущений может служить ее определением. В совершенно неустойчивой ловушке любое знание отлавливаемой ею доли организмов z — равновероятно, т. е. для всякого x , $(0 \leq x \leq 1)$ $P\{0 \leq z < x\} = x$. Распределение доли организмов, выловленных реальным орудием лова, может быть аппроксимировано распределением максимальной доли организмов, отловленных совершенно неустойчивой ловушкой при m -кратном повторении эксперимента. Таким образом, если z_1, z_2, \dots, z_m — доли отловленных совершенно неустойчивой ловушкой организмов, а z доля организмов, отловленных реальным орудием лова, то способ сравнения орудий лова описывается соотношением

$$P\{z < x\} = P\{\max(z_1, z_2, \dots, z_m) < x\} = x^m$$

Плотность этого распределения является частным случаем плотности бета-распределения

$$\beta(x/m, 1) = \frac{x^{m-1}(1-x)^{1-1}}{B(m, 1)}$$

$$\text{при } l=1, \text{ где } B(m, 1) = \int_0^1 x^{m-1}(1-x)^{1-1} dx$$

Объективной характеристикой орудия лова может служить минимальное значение m , которое появляется при многократном повторении эксперимента с данным орудием лова. Изменения, которым подвергается параметр m , могут быть учтены введением случайной величины r , распределенной по закону Пуассона, которая характеризует дополнительное число повторных проб, сделанных совершенно неустойчивой ловушкой. Этот случай дает следующее распределение доли отловленных организмов:

$$\begin{aligned} P\{z < x\} &= \sum_{r=0}^{\infty} P(r|\theta) P\{\max(z_1, z_2, \dots, z_{m+r}) < x\} = \\ &= \sum_{r=0}^{\infty} P(r|\theta) x^{m+r} = x^m \Gamma^{\theta(x-1)}. \end{aligned}$$

Плотность этого распределения, называемого нецентральной бета-распределением, имеет вид

$$\beta(x | m, 1, \theta) = \sum_{r=0}^{\infty} P(r | \theta) \beta(x | m+r, 1).$$

Параметр нецентральности θ описывает случайные возмущения, вносимые орудием лова.

Кроме изложенной модели описания возмущений, вносимых орудиями лова, могут, с иными предположениями, вводиться схемы, которые отвечают другим орудиям лова, либо в рамках одной схемы может видоизменяться способ взятия проб.

Так, например, при использовании орудий лова с характеристиками $1, 2, \dots, m$, обозначая доли выловленных ими организмов через x_1, x_2, \dots, x_m и считая эти доли независимыми, можно получить распределение доли выловленных в m -ом эксперименте организмов из $x_1 \cdot x_2 \dots x_{m-1}$, оставшихся в облавливаемом участке водоема:

$$P\{z < x\} = P\{x_1 \cdot x_2 \dots x_m < x\} = \int_0^x \beta(x | 1, m) dx = \beta^<(x | 1, m).$$

Если применяется одно орудие с характеристикой m , то $z = x_1 \cdot x_2 \dots x_n$ распределена по закону с плотностью

$$h(z | m, n) = \frac{m^n z^{m-1}}{(n-1)!} \left(\ln \frac{1}{z} \right)^{n-1},$$

характеристическая функция которого равна

$$\varphi(t) = \int_0^1 e^{itx} h(x | m, n) dx = m^n \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(it)^k}{k!(m+k)^n}.$$

Легко видеть, что n — кратное использование совершенно неустойчивой ловушки приводит к распределению

$$h(z | 1, n) = \frac{\left(\ln \frac{1}{z} \right)^{n-1}}{(n-1)!}$$

с характеристической функцией

$$\varphi(t) = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(it)^k}{k! (k+1)^n}$$

Укажем на способ взятия проб, приводящий к полному бета-распределению. Если x_1 — доля организмов, отловленная орудием лова с характеристикой m , x_2 — ловушкой с характеристикой $m+1$, x_3 — ловушкой с характеристикой $m+2$, ..., x_n — ловушкой с характеристикой $m+n+1$, то доля организмов z , отловленная в n -ом эксперименте, из оставшихся после $n-1$ эксперимента, в случае независимости x_1, x_2, \dots, x_n , распределена по закону с плотностью $\beta(z | m, n)$. Понятно, что каждое следующее применение ловушки отпугивает $x_1 \cdot x_2 \dots x_k (1 - x_{k+1})$ долю организмов.

Введение нецентральных распределений позволит учесть случайные возмущения, вносимые орудием лова.

Укажем на интересный способ появления распределений $\beta(x | m, 1)$ и $\beta(x | 1, l)$, который объясняет степень возмущений вносимых орудиями лова. Описываемая следующей формулой,

m -кратная регуляризации характеристической функции вырожденного в 1 распределения

$$\frac{\left(e^{it} - \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(it)^k}{k!} \right) m!}{(it)^m}$$

дает характеристическую функцию распределения с плотностью $\beta(x|m, 1)$. Нетрудно видеть, что рост порядка регуляризации (увеличение характеристики ловушки) все в большей мере сосредотачивает распределение в 1, тем самым уменьшая случайную ошибку орудия лова. Таким образом, в пределе будут выловлены все личинки с вероятностью 1.

Регуляризация вида

$$\frac{e^{it} \left(e^{-it} - \sum_{k=0}^{l-1} \frac{(-it)^k}{k!} \right) l!}{(-it)^l}$$

приводит к распределению с плотностью $\beta(x|1, l)$, и увеличение порядка регуляризации сосредотачивает распределение в нуле, что соответствует уменьшению размеров орудия лова до такого уровня, что с учетом случайных возмущений с вероятностью 1 не будет выловлено ни одной особи.

Введем теперь распределение числа организмов в пробах, получаемых при использовании орудий лова. В основу выбора схемы вероятностных распределений положим следующие предположения [3].

1. Число организмов в искусственном водоеме в ходе испытания каждого типа орудия лова остается неизменным.

2. Эксперимент проводится с однородными по поведению организмами.

3. Распределение организмов в объеме всего искусственного водоема предполагается пуассоновским.

4. Результат, каждой пробы не зависит от других проб.

5. Искажения, вносимые орудием лова, сводятся к отпугиванию организмов из столба воды, захватываемого ловушкой в момент взятия пробы.

Обозначим через j число организмов в столбе воды, захватываемом ловушкой. По предположению оно имеет распределение Пуассона

$$P(j | \lambda) = \frac{\lambda^j e^{-\lambda}}{j!}$$

где λ — плотность организмов в столбе воды. Возмущения, вносимые ловушкой, характеризуются параметром $z(m)$ — долей вылавливаемых ею организмов, который, как уже указывалось, имеет некоторое распределение, например, $\beta(x|m, 1)$. При фиксированном значении x параметра $z(m)$ вероятность выловить j организмов равна $P(j|\lambda x)$. Суммируя по всевозможным значе-

ниями x доли $z(m)$, получаем, что распределение числа организмов в пробе имеет вид:

$$f(j | \lambda, m, 1) = \int_0^1 P(j | \lambda x) \beta(x | m, 1) dx.$$

Это распределение назовем бета-пуассоновским. Его среднее μ и дисперсия σ^2 равны:

$$\mu = \frac{\lambda m}{m+1}; \quad \sigma^2 = \mu \left(\frac{\lambda}{(m+1)(m+2)} + 1 \right).$$

Распределение $f(j | \lambda, m, 1)$ является перерасеянным (дисперсия σ^2 больше среднего μ), и с ростом числа организмов в искусственном водоеме его перерасеянность растет до некоторого предела, который определяется верхней границей уловистости ловушки.

Среднее значение распределения $\beta(x | m, 1)$ (обозначим через α , $\alpha = \frac{m}{m+1}$) можно использовать в качестве характеристики орудия лова. α принимает значения между нулем и единицей и, как m , описывает степень возмущений, вносимых ловушкой. При $\alpha \rightarrow 1$ ($\alpha = 1$, $m = \infty$ — соответствует отсутствию возмущений) распределение $f(j | \lambda, m, 1)$ переходит, как это и следовало ожидать, в распределение Пуассона $P(j | \lambda)$. В случае $\alpha \rightarrow 0$ ($\alpha = 0$, $m = 0$ — возмущения максимальны) распределение $f(j | \lambda, m, 1)$ вырождается, и в этом случае орудия лова настолько плохи, что с вероятностью 1 в пробах не содержится ни одного организма.

Более общий случай представляет распределение

$$f(j | \lambda, m, l) = \int_0^1 P(j | \lambda x) \beta(x | m, l) dx, \quad j = 0, 1, 2, \dots$$

Исследуем поведение распределения в зависимости от изменения параметров m и l . Если $\lambda \rightarrow \infty$, $l \rightarrow \infty$, так что их отношение λ/l остается постоянным p_0 , то $f(j | \lambda, m, l) \rightarrow \beta_-(j | m, q)$, где $q = \frac{1}{1+p_0}$, а $\beta_-(j | m, q)$ — отрицательно биномиальное распределение. Если $l \rightarrow \infty$, $m \rightarrow \infty$, так что отношение m/l остается постоянным c , то $f(j | \lambda, m, l) \rightarrow P(j | \frac{c\lambda}{c+1})$. Величину $\frac{c}{c+1}$ можно интерпретировать как характеристику верхней границы уловистости ловушки. Если все три параметра стремятся к бесконечности и отношение λ/l постоянно, либо λ и m ограничены, а l стремится к бесконечности, то все эти случаи приводят к вырожденному в нуле распределению.

Обратимся теперь к исследованию усеченного в нуле распределения $f(j | \lambda, m, l)$. Необходимость рассмотрения усеченных распределений обоснована тем, что получаемая в эксперименте выборка часто не имеет нулевых членов (например, в случае высокой плотности организмов в скоплении).

Рассмотрим $\tilde{f}(j|\lambda, m, l) = \frac{f(j|\lambda, m, l)}{1 - f(0|\lambda, m, l)}$, $j = 1, 2, \dots$

Если $\lambda \rightarrow \infty$, $l \rightarrow \infty$ и отношение λ/l остается постоянным ρ_0 , то

$$f(j|\lambda, m, l) \rightarrow L(j|p) = \frac{p^j}{j! n^{\frac{1}{q}}}, \quad p+q=1, \quad q = \frac{1}{1+\rho_0},$$

где $L(j|p)$ — логарифмическое распределение. При постоянных λ и l , а $m \rightarrow 0$, приходим к распределению

$$q(j|\lambda, 0, l) = \frac{\frac{\lambda^j}{j!} \int_0^1 e^{-\lambda x} x^{j-1} (1-x)^{l-1} dx}{\int_0^1 (1-e^{-\lambda x})(1-x)^{l-1} \cdot \frac{1}{x} dx}, \quad j=1, 2$$

являющемуся обобщением логарифмического распределения. При $l=1$

$$g(j|\lambda, 0, 1) = \frac{1}{j} \gamma^<(\lambda|j) \int_0^\lambda \frac{1-e^{-x}}{x} dx,$$

где

$$\gamma^<(\lambda|j) = \int_0^\lambda \frac{x^{j-1} e^{-x}}{(j-1)!} dx$$

— функция распределения γ закона.

В случае применения для описания возмущений нецентрального бета-распределения приходим к схеме нецентрального бета-пуассоновского распределения

$$f^*(j|\lambda, m, l, \Theta) = \int_0^1 P(j|\lambda x) \beta(x|m, l, \Theta)$$

В условиях, аналогичных переходу бета-пуассоновского распределения в отрицательно биномиальное, $f^*(j|\lambda, m, l, \Theta)$ переходит в нецентральное отрицательно-биномиальное распределение.

Описание возмущений распределением $h(z|m, n)$ приводит к схеме, отличной от бета-пуассоновской. В этом случае распределение числа организмов в пробе имеет вид

$$\hat{f}(j|\lambda, m, n) = \int_0^1 P(j|\lambda x) h(x|m, n) dx$$

Как показывают эксперименты [3], возмущения, вносимые орудиями лова, могут быть значительны. Поэтому, при описании пространственного распределения организмов такими моделями распределений как Неймана, Томас и др. необходимо учесть эти возмущения. С учетом сказанного выше, распределения Неймана, в случае описания возмущений по бета-закону, будут иметь вид

$$f_N(j | v, \lambda, m, 1) = \sum_{n=0}^{\infty} P(n, v) f^{n*}(j | \lambda, m, 1).$$

Тем самым, естественно, вводится класс распределений, который включает в себя распределения Неймана [6], отвечающие значениям параметров $m=1$, а $l=0, 1, 2$.

Предельные распределения, полученные для $f(j | \lambda, m, l)$, определяют таковые и для $f_N(j | v, \lambda, m, l)$

Возьмем распределение

$$\tilde{f}_N(j | v, \lambda, m, l) = \sum_{n=0}^{\infty} P(n | v) \tilde{f}^{n*}(j | \lambda, m, l).$$

Предельным распределением для него при λ и l , стремящихся к бесконечности, так что их отношение остается постоянным и равным p_0 , и при m , стремящемся к нулю, является отрицательно биномиальное распределение $\beta_-(j | m, p)$, где $p = \frac{p_0}{1+p_0}$

Распределения Томас могут быть записаны в виде

$$f_T(j | v, \lambda, m, l) = \sum_{r=1}^j P(r | v) \int_0^1 P(j-r | r, \lambda, x) \beta(x | m, l) dx,$$

$$f_T(0 | v, \lambda, m, l) = e^{-v}.$$

При $\lambda \rightarrow \infty$ и $l \rightarrow \infty$ так, что их отношение λ/l остается постоянным p_0 ,

$$f_T(j | v, \lambda, m, l) \rightarrow \sum_{r=1}^j P(r | v) \beta_-(j-r | m, p(r)),$$

$$\text{где } p(r) = \frac{1}{r p_0 + 1}.$$

Аналогичным изменениям должны быть подвергнуты и другие известные модели распределений.

Таким образом, нужно иметь в виду, что влияние орудий лова на количественный учет гидробионтов проявляется двояким образом. В зависимости от особенности конструкции приборов некоторая доля организмов не захватывается, что приводит к занижению средней плотности и биомассы. Если исследователя интересуют только средние величины, то путем сравнения используемых орудий лова с наиболее совершенными методиками учета или же с помощью модельных водоемов с известным количеством организмов систематическую ошибку можно оценить и учесть как поправку. Если же исследователя интересует размещение организмов по акватории водоема, то он должен иметь в виду, что полученное в результате сбора материала эмпирическое распределение представляет собой сумму двух распределений: действительного распределения организмов и распределения, характеризующего искажения, вносимые орудиями лова. Эти искажения особенно велики у свободно подвижных ор-

ганизмов эпибентоса (мизиды, гаммариды), зоопланктона и рыб. Поэтому для получения действительных параметров распределения организмов необходимо путем проведения специальной методической работы на большом эмпирическом материале в разных экологических условиях оценить статистическое распределение погрешностей каждого орудия лова и затем найти истинное распределение организмов в водоеме.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бреев К. А. Применение негативно биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л., 1972. 72 с.
2. Бреев К. А. Применение математических методов в паразитологии.— Изв. ГосНИОРХ. 1976, т. 105, с. 109—125.
3. Корников В. В. Применение бета-пуассоновского распределения при учете численности организмов на территории.— В кн.: Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига. 1980, с. 74—78.
4. Корников В. В., Калинин О. М., Барт А. Г. Математические модели распределения организмов на территории.— В кн.: Математические модели популяций. Владивосток. 1979, с. 69—74.
5. Anscombe F. T Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions.— *Biometrika*, 1950, vol. 37, N 3—4, p. 358—382.
6. Beall G., Rescia R. R. A generalisation of Neymans contagious distribution.— *Biometrics*, 1953, vol. 9, N 3, p. 354—386.

СТРЕСС КАК ИСТОЧНИК ОШИБОК ПРИ ЭКОЛОГО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ РЫБ

Рыбы, прежде чем стать объектом физиолого-биохимического анализа, ловятся и извлекаются из обычной для них среды обитания. Поимка осуществляется разнообразными орудиями лова: крючковой снастью, неводом, тралом, сестью, электроловом и др. Процедура поимки любыми орудиями лова оказывает стрессирующее влияние на водных животных, вызывая сдвиги различных физиолого-биохимических параметров организма рыб. В литературе имеются многочисленные примеры этого явления.

Так, концентрация адреналина в плазме крови самцов чавычи в состоянии покоя составляла 1.4 мкг⁰/₀. Через 1 ч после поимки неводом она возросла до 7.2 мкг⁰/₀ [21]. Отлов сеголетков радужной форели приводил к быстрому увеличению кортизола в плазме крови рыб с достижением максимальных концентраций, в 2—4 раза превышающих исходный уровень гормона [12]. Концентрация глюкозы в крови камбал повышалась от 15—25 мг⁰/₀ до 125 мг⁰/₀ через 8 ч после поимки тралом, а через 2—3 дня — восстановилась до исходных значений [30]. Отмечено увеличение молочной кислоты в крови пикши от 8.6 до 103.2 мг⁰/₀ через 3 ч после поимки оттертралом и возвращение к исходному значению при акклимации в аквариумах [13]. У камбалы после траления в разные промежутки времени до 6 ч измеряли осмоляльность сыворотки крови и обнаружили, что она увеличивается от 412 до 461 мосм/л [27]. Отлов и 2-часовая транспортировка сеголетков кижуча вызвали трехкратное снижение АТФ-азной активности жабр [20]. Через 6 ч после поимки неводом, концентрация глюкозы в плазме крови американских щук (*Esox masquinongy*) повысилась от 88.6 до 139 мг⁰/₀, лактата — от 102 до 320 мг⁰/₀, а содержание хлорида снизилось от 131 до 105 мэкв/л [22]. После поимки леща неводом концентрация ионов Na⁺ в сыворотке крови рыб снизилась от 135 до 96 мэкв/л, а K⁺ возросла на 261% [10].

Таким образом, перед экспериментом рыбы испытывают стрессирующее влияние поимки. При этом их биохимический состав может так измениться, что в дальнейшем на него не стоит обращать внимание и тем более не следует свести тщательность и аккуратность исследователя при проведении химического анализа. Например, один и тот же исследователь при выполнении конкретной задачи не может воспользоваться

однотипным способом поимки рыб. Так, при изучении сезонной динамики физиолого-биохимических показателей организма рыб в вегетационный период пробы обычно берутся у особей, пойманных неводом или тралом, а зимой — сетью. Однако, зимой сети проверяются рыбаками очень редко (1—2 раза в неделю). Находясь длительное время в сетях, рыба приходит в сильное стрессовое состояние, в результате чего биохимический состав крови и клеток тела меняется. У рыб сетного улова, по сравнению с неводными, концентрация ионов Na^+ в сыворотке крови ниже на 26.3, плотвы — на 25.7 и щуки — на 21.3 мэкв/л, а K^+ , наоборот, выше на 946%, 254%, 340%, соответственно [8]. Если этот факт не принимать во внимание, то можно получить «ложную» сезонную динамику показателей, вызванную переходом с одного орудия лова на другое, т. е. систематическую ошибку (рис. 1). Начиная с октября, концентрация Na^+ в сыворотке крови плотвы снижается, а в апреле — увеличивается. Концент-

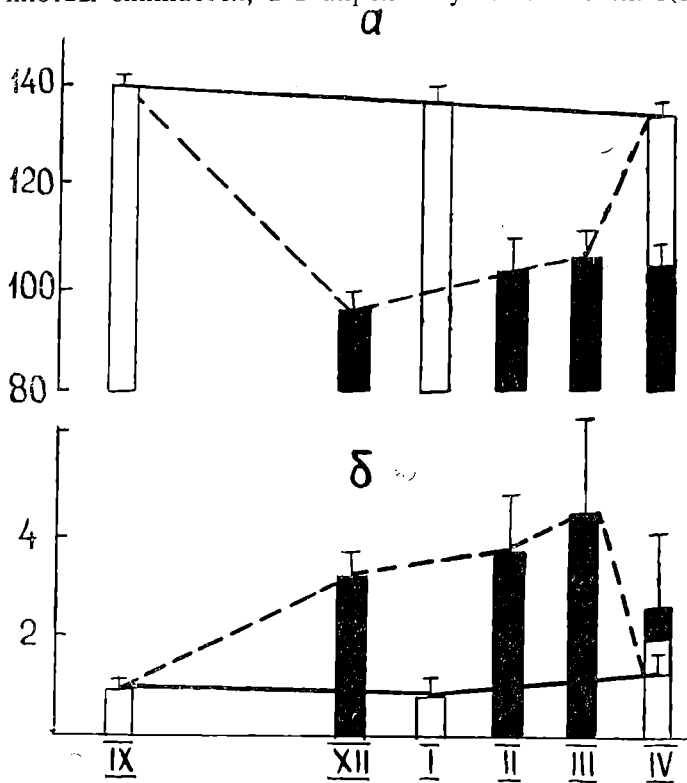


Рис. 1. Сезонная динамика содержания ионов Na^+ и K^+ в сыворотке крови плотвы (1978 и 1979 гг., даны средние значения \pm ошибка средних от 6 до 8 рыб); а — Na^+ , б — K^+ ; светлые столбики — неводные уловы, темные — сетные; пунктирная линия — «ложная» сезонная динамика, сплошная — истинная.

По оси ординат — концентрация ионов, мэкв/л, по оси абсцисс — месяцы.

рация ионов K^+ , наоборот, начиная с октября, увеличивается, а в апреле снижается. Однако, контрольные, январский неводной и апрельский сетной, уловы показывают, что на самом деле сезонные изменения концентрации ионов Na^+ и K^+ отсутствуют. Различия связаны с переходом от одного орудия лова на другое (осенью с невода на сеть, весной с сети на невод). Аналогичные данные нами получены также для леща и щуки.

При использовании одного типа орудия поимки часто отсутствует регулярность продолжительности процесса лова. Возможности траления обычно обуславливаются прямолинейностью облавливаемого места: чем длиннее участок без изгибов русла реки, тем продолжительнее лов. К тому же, пробы от рыб берутся либо сразу после поимки, либо после доставки в лабораторию, либо по истечении периода акклимации. Во всех случаях взятие проб от рыб осуществляется в разные моменты от начала воздействия поимки.

Нами показано, что содержание ионов Na^+ , K^+ и Ca^{++} в плазме, эритроцитах и мышечной ткани плотвы после поимки рыб 15-минутным притонением невода изменялось: Na^+ в плазме 110—142.2 мэкв/л, эритроцитах — 17.6—45.4 мэкв/л, мышечной ткани 17.9—26 мэкв/кг; K^+ в плазме 3.3—7.6 мэкв/л, эритроцитах 77—100 мэкв/л, мышцах 66.7—133.2 мэкв/кг; Ca^{++} в плазме 6.4—9.6 мэкв/л, эритроцитах 3.8—8.8 мэкв/л, мышцах 7.6—19 мэкв/кг (рис. 2). Поэтому, если пробы на анализ брать в различные промежутки времени после поимки рыб, или без учета способа лова, то можно получить набор данных для вида, которые будут совпадать с данными по другим видам, т. е. например, для плотвы можно получить результаты, характерные для окуня, судака, щуки и других видов рыб. В этом случае о сравнительной, экологической, эволюционной физиологии и биохимии рыб не может быть и речи.

Литературные данные для конкретного вида рыб настолько различаются между собой, что оказываются несравнимы. В таблице приведены литературные и наши данные по содержанию Na^+ , K^+ и Ca^{++} в сыворотке (плазме) крови щуки. У солоноватоводной щуки диапазон концентрации Na^+ в сыворотке крови в среднем составляет от 137 до 150 мэкв/л, а у пресноводной (исключая наши данные) — 90—127 мэкв/л. Эта величина, по нашим данным, у щук, пойманных неводом, колеблется в среднем от 140 до 150 мэкв/л и соответствует таковой для солоноватоводной щуки. У рыб, отловленных сетью, концентрация Na^+ в сыворотке крови составила 120—136 мэкв/л и совпала с литературными данными для пресноводной щуки. Таким образом, вопрос о достоверности различий по содержанию Na^+ в сыворотке крови солоноватоводных и пресноводных форм щук остается открытым и требует продолжения эколого-физиологических исследований, отражающих состояние рыб в естественной среде обитания.

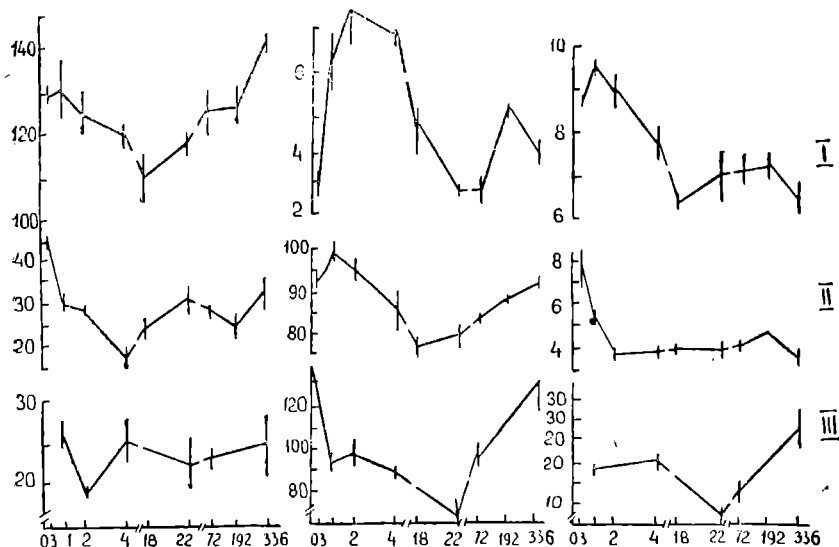


Рис. 2. Изменение концентрации ионов Na^+ , K^+ , Ca^{++} в плазме, эритроцитах и мышечной ткани плотвы после поимки, транспортировки и при акклимации в лабораторном бассейне.
а — натрий, б — калий, в — кальций; I — плазма; II — эритроциты, III — мышечная ткань. По оси ординат — концентрация ионов, мэкв/л (I, II), мэкв/кг сырого веса мышцы (III); по оси абсцисс — время, часы от начала лова.

Многие исследователи, принимающие во внимание влияние стресса, считают достаточным для получения сравнимых результатов выдерживать рыб после поимки в одинаковых условиях строго определенное время, а затем от них брать пробы. Обычно время выдерживания берется конкретным исследователем произвольно. В результате, если период акклимации после поимки мал (до стабилизации параметров), то полученные таким образом данные разных исследователей будут различаться между собой [11].

Некоторые авторы, учитывающие стресс, предлагают брать пробы от акклимированных к лабораторным условиям рыб, когда происходит стабилизация исследуемых показателей на определенном уровне (рис. 3), что позволяет получать сравнимые между собой данные. Однако и этот прием далеко не всегда можно использовать из-за различного рода ограничений, которые разбираются в обзоре М. Лава [2]. Кроме того, остается неясным: стабилизация параметров происходит на уровне, характерном для рыб в естественной среде, или на другом. Для этого необходимо знать исходные уровни исследуемых показателей у рыб, находящихся в естественной среде и акклимированных к лабораторным условиям.

Концентрация ионов Na^+ , K^+ и Ca^{++} в сыворотке (плазме) крови щуки

Объект	Дата	Орудие лова	Длительность лова или акклимации	Темпера- тура, °C	п	Концентрация ионов, мэкв/л			Источник
						натрий	калий	кальций	
Щука соло- новато- водная	июнь, 1971	—	16 суток	6	6	148.2±3.8	3.3±0.86	6.3±0.35	
	—	—	10 суток	16	7	147.6±3.0	5.4±1.58	6.6±0.59	[18]
	июль, 1972	—	15—20 суток	10	7	144.2±1.5	3.1±1.03	6.5±0.31	[19]
				—0.1	11	137.1±1.9	2.2±0.22	—	
	январь, 1974		20—30 суток	10	5	143.1±1.5	2.7±0.58	—	
				21	9	140.4±1.2	3.5±0.49	—	
Щука пре- сновод- ная	— — май-июнь, 1975	— — —	не указано — 1—3 нед.	—0.1	6	149.7±1.0	2.8±0.19	8.4±1.28	[23]
				2.4	6	148.2±1.4	2.6±0.06	7.6±0.72	
				11	8	139.6±1.1	3.6±0.23	7.6±0.54	
				10	7	140.8±1.4	2.3±0.10	5.2±0.25	[26]
				—	—	90	—	—	[11]
				—	10	124.0±4.7	6.6±0.80	7.0±0.70	[3]
наши данные	январь, 1978	невод сеть	15 мин. 2 суток	7.5	11	120.2±3.5	—	—	
				11	11	126.8±4.3	—	—	[24]
				12—16	12	126.8±2.8	—	—	
				0.5	5	151.0±3.0	2.3±0.45	—	
				0.5	5	136.5±6.5	3.2±1.36	—	
				20	6	141.0±1.3	2.4±0.50	—	[10]
	апрель, 1978	невод сеть	15 мин. 2 суток	8	11	141.3±2.1	1.2±0.19	—	
				8	6	120.0±2.3	4.1±1.27	—	[8]
наши данные	июнь, 1980	невод невод	10 мин. 2 недели	20	9	145.5±0.6	1.2±0.13	12.3±0.33	
				20	5	130.0±2.2	4.8±0.22	—	

Когда пробы брали от рыб сразу после кратковременной поимки разными способами, то данные совпали между собой [14]. Это говорит о возможности получать сравнимые результаты от рыб при взятии проб сразу после кратковременной поимки. Возникает вопрос: какой по продолжительности должна быть поимка, чтобы получать неизменные параметры у рыб? В физиологии есть понятие «латентный период реакции» — время, когда фактор подействовал, а ответа исследуемой реакции еще нет. Кроме того в начальный период воздействия многие параметры организма изменяются медленно и только в дальнейшем могут резко усиливаться. Исходя из этого, предлагается, чтобы продолжительность поимки плюс время на взятие проб укладывались в интервал, в котором не происходит резких изменений исследуемого показателя (рис. 3). В этом случае данные будут отражать почти истинные значения для животных в водоеме. Латентный период реакции находится эмпирическим путем. Для этого необходимо получить кривую по изменению исследуемого параметра в ответ на поимку, обращая особое внимание на начальный интервал. Если несколько начальных измерений совпадает, то данный показатель еще не изменен. Наоборот, различающиеся данные указывают, что происходят изменения. Интервал,

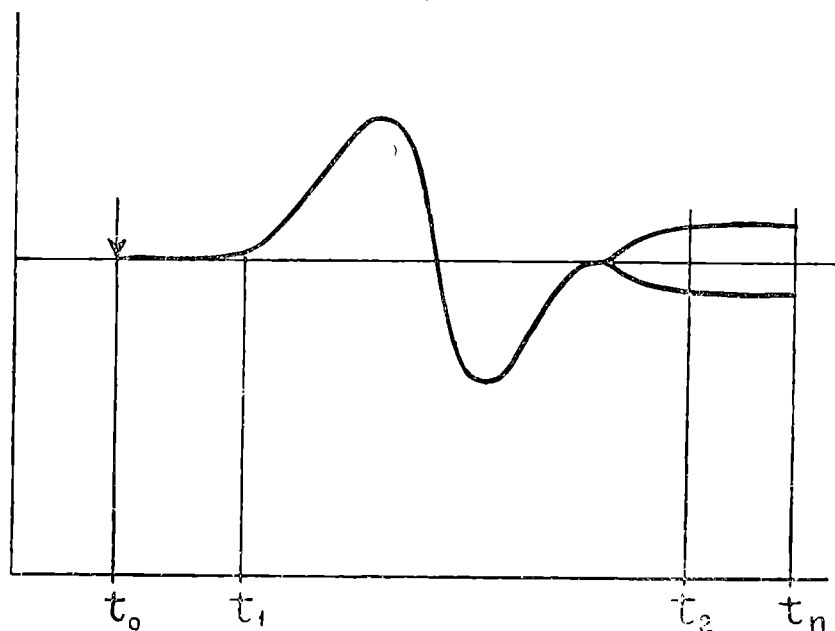


Рис. 3. Изменение физиолого-биохимического показателя в ответ на поимку рыб

Вертикальная стрелка — начало лова. t_0-t_1 — промежуток времени, в течение которого исследуемый показатель еще не изменен (латентный период реакции, t_2-t_n — исследуемый показатель стабилизируется).

в котором изменения практически малы, зависит от показателя, вида, возраста и физиологического состояния животных, температуры воды, способа поимки.

Нами в течение ряда лет изучается влияние поимки неводом, тралом и сетью на ионный гомеостаз пресноводных рыб с целью учета погрешностей эколого-физиологического эксперимента. Установлено, что скорость изменений ионного состава выше летом (высокие температуры), чем зимой. Так, у щуки летом сразу после 15-минутного притонения невода концентрация ионов K^+ в сыворотке завышена в 2 раза, а Na^+ на 3—8 мэкв/л ниже исходного значения. В зимний период даже после 20-минутного притонения невода, концентрации электролитов почти не изменяются. У хищных рыб (щука, окунь) изменения наступают быстрее, чем у мирных (лещ и другие карповые). У щуки в процессе 15-минутной поимки неводом в летний сезон проявляются изменения содержания ионов, а у леща (начиная с 5-летнего возраста) нет. Молодь реагирует быстрее и резче по амплитуде по сравнению со взрослыми рыбами. У лещей до 5 лет концентрация электролитов изменяется в процессе 15-минутного притонения невода, а у особей старше 5 лет изменения не наступают. Кроме того, диапазон сдвига концентрации Na^+ в сыворотке крови старшей возрастной группы леща (более 5 лет) через 22,5 ч после поимки неводом, например, составлял от 135 до 118 мэкв/л, а у младшей (менее 5 лет) от 135 до 96 мэкв/л. Следует отметить, что в зимний период и у младшей возрастной группы леща за 15—20 мин, притонения невода не успевают произойти изменения в электролитном составе. Трал оказывает более сильное воздействие на рыб, чем невод. Поэтому у леща при взятии проб сразу после 15 мин. траления регистрируются изменения электролитного состава крови и тканей даже у старших возрастов. Независимо от способа поимки в процессе акклимации леща в лабораторных условиях (не менее 3 недель летом и месяц зимой) происходит восстановление концентрации ионов до значений, характерных для рыб в естественной среде. У щуки в процессе акклимации концентрация Na^+ в сыворотке крови стабилизируется на пониженном уровне, а K^+ на повышенном, по сравнению с результатами, полученными от рыб сразу после 10-минутного притонения невода.

В лаборатории рыба подвергается различным манипуляциям (пересаживается из одного аквариума в другой, инъецируется, анестезируется, оперируется). Эти воздействия вызывают сдвиги различных показателей организма рыб. Фагерлунд [15] исследовал содержание кортизола в плазме половозрелых нерок в период пресноводной стадии жизненного цикла и показал, что по сравнению с состоянием покоя (2,5 мкг%) медленные колебания сачком в аквариуме в пределах 15 мин приводили к 5-кратному увеличению концентрации гормона у самок (13,5 мкг%). Нахождение рыб в сачке под водой в течение 30 мин. вызвало

увеличение кортизола в плазме самцов в 7 раз (14.7 мкг%), а у самок в 11 раз (28.4 мкг %). Мазо и др. [21] кижучей и нерок вынимали из воды и оставляли биться в течение 5 мин, а затем брали пробы крови от 5 до 20 мин. после поимки. У стрессированных рыб концентрация адреналина в плазме увеличилась в 10 раз. Ведемейер [31] годовиков кижуча в течение 30 с через каждые 5 мин. (за 15-минутный интервал) гонял сачком в аквариуме. В результате концентрация кортизола в сыворотке крови повысилась от 15 почти до 100 мкг⁰%. Хэттинг [17] акклиматизированных к лабораторным условиям *Labeo karopsis* ловил и пересаживал в баки с водой, а затем 4 ч возил на машине. Непосредственно после транспортировки концентрация глюкозы в крови рыб увеличилась на 168%. Молодь кижуча длиной 12 см по 40 шт. переносили из аквариума в сосуд, заполненный 10 л воды. В результате в плазме крови рыб произошло увеличение глюкозы с 60 до 120 мг %, снижение хлорида и колебания концентрации Ca^{++} . Восстановление показателей наступило через сутки [32]. В связи с этим, если в аквариуме находится много рыб и на анализ берутся пробы от большой выборки животных, то при поимке первых рыб происходит стрессирование последующих, и у них наиболее лабильные показатели успевают измениться. Сдвиг параметров вносит систематическую ошибку в среднее значение. Кроме того усиливается разброс данных, т. е. увеличивается и статистическая ошибка.

Анализ литературных данных показывает, что содержание ионов Na^+ в плазме крови пресноводных рыб не превышает 150 мэкв/л. Однако в работе Смита с соавт. [25] приводятся данные по содержанию Na^+ в плазме крови 3 видов пресноводных рыб: карпа (170.6—186.8 мэкв/л), радужной форели (212.8—230.8 мэкв/л) и *Betta splendens* (196.3—216.6 мэкв/л), которые характерны только для морских костистых. Такие результаты, на наш взгляд, обусловлены лабораторными процедурами. Рыбы по несколько штук находились в больших аквариумах в течение 3 недель, затем индивидуальных рыб экспериментаторы переносили на 24 ч в маленькие аквариумы, а затем брали пробы крови. Нами показано [6], что отлов рыбы и помещение ее в ограниченный объем приводит к тому, что содержание ионов Na^+ в окружающей воде первоначально в течение 3—5 ч повышается. Затем следует понижение и к концу суток ионов Na^+ в воде становится меньше, чем до посадки рыбы (вода как бы опресняется организмом). Это указывает на то, что рыбы транспортируют внутрь себя «излишнее» количество натрия, в результате чего содержание иона в плазме значительно повышается.

При исследовании механизмов действия различных веществ их вводят в организм и затем наблюдают за происходящими изменениями. Однако само инъектирование стрессует животное и тем самым может приводить к накоплению в крови эндогенных

гормонов. На этом фоне инъектируется экзогенный гормон, механизм действия которого исследуется. Суммарная концентрация внутреннего и введенного гормона может превысить физиологический уровень, вследствие чего возможно извращение эффекта. В биологии известны случаи, когда в зависимости от концентрации одного вещества наблюдались противоположные эффекты. Подобное важно учитывать при исследованиях с гормональными и другими инъекциями. Например, караси в одинаковой степени реагировали на инъекции физиологическим раствором без и с добавкой кортизола гипергликемией и снижением концентрации ионов натрия и хлорида в сыворотке крови рыб [28, 29]. В этом случае оказывалось неясным воздействие на рыб кортизола.

В экспериментах часто отдельные рыбы погибают. Мертвая рыба является источником феромона тревоги [4]. Показано, что это вещество действует как стрессорный фактор и изменяет концентрации электролитов в сыворотке крови леща [5], а также содержание нуклеиновых кислот, глюкозы, глюкозо-6-фосфата, лактата и пирувата в дорзальной эпаксиальной мышце язя и *Betta splendens* [16]. Самое сильное воздействие оказывает умирающая рыба, что при экспериментальной работе может повлиять на результат. Если в аквариуме погибает или уже погибла рыба, то прежде чем начать эксперимент, рыб необходимо пересакклиматизировать с целью восстановления измененных параметров.

Чувствительность рыб к воздействиям обычно изучается на особях, акклиматизированных к лабораторным условиям. Полученные данные затем переносят на животных, находящихся в естественной среде. Правомочность такого подхода является сомнительной. Прежде чем приступить к эксперименту, рыб вылавливают из водоема. Поимка оказывает стрессорное воздействие на животных. Согласно положению общего адаптационного синдрома [9], после стрессирующего действия поимки уровень резистентности повышается при акклимации рыб. Поэтому лабораторно-акклиматизированные рыбы с повышенной резистентностью оказываются менее чувствительными к воздействиям, чем рыбы в естественной среде [7, 30]. Особенно важно это учитывать при исследовании чувствительности рыб к токсикантам.

Таким образом, рыбы до анализа подвергаются стрессирующему действию поимки. В связи с этим «норма» многих физиолого-биохимических параметров организма фактически регистрируется у стрессированных рыб. Стресс является источником как систематической ошибки (сдвигает средние значения), так и статистической (вносит изменения в индивидуальные вариации). Величина ошибки определяется амплитудой изменения исследуемого показателя при стрессе. В свою очередь амплитуда колебаний зависит от вида животных, их возраста, силы предшествовавшего стрессора и от самого показателя. Так, систе-

матическая ошибка для содержания ионов Na^+ и Ca^{++} в плазме крови рыб составляет десятки процентов, тогда как для K^+ достигает 1000%. Следует выделить принципиально важный момент: величина ошибки по содержанию электролитов в организме рыб перекрывает межвидовые различия.

Во избежание ошибок, связанных со стрессом, необходимо пробы от рыб брать сразу после кратковременных поимок, когда исследуемый показатель не успевает измениться. Ввиду того, что латентный период реакции зависит от лабильности показателя, вида и возраста животных, условий среды, силы воздействия орудий лова и прочее, то для конкретного случая латентный интервал находится эмпирическим путем. Для определения содержания электролитов и воды в крови и тканях, необходимо пробы брать сразу после поимки рыб крючковой снастью, несомом (10 мин), тралом (5 мин). В процессе акклиматизации животных многие параметры стабилизируются на уровнях, отличных от значений, присущих рыбам в естественной среде. В заключение отметим, что после отделения крови от животного, *in vitro* происходит перераспределение ионов между плазмой и форменными элементами. Поэтому после взятия проб крови пробирки помещают на лед, по возможности сразу же центрифугируют и отделяют плазму от форменных элементов крови.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гинецинский А. Г., Васильева В. Ф., Наточин Ю. В. Реакция рыб на изменение солёности среды. — В кн.: Проблемы эволюции функции и энзимохимии процессов возбуждения. М., 1961, с. 89—102.
2. Лав М. Химическая биология рыб. М., 1976, 350 с.
3. Лаврова Е. А. Экологические особенности катионного состава крови и ионорегулирующей функции почек рыб и амфибий. — Автореф. канд. дисс., Л., 1974, 24 с.
4. Малюкина Г. А., Касумян А. О., Марусов Е. А., Пашенко Н. И. Феромон тревоги и его значение в поведении рыб. — Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 1, с. 123—132.
5. Малюкина Г. А., Мартемьянов В. И., Флерова Г. И. Феромон тревоги как стрессорный фактор для рыб. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 2, с. 338—341.
6. Мартемьянов В. И. Динамика электролитов между организмом леща и окружающей водой при стрессе. Рук. деп. в ВИНТИ 11.05.81, № 2132—81 Деп. 1981, 15 с.
7. Мартемьянов В. И. Чувствительность рыб в естественных и лабораторных условиях. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 3, с. 412—414.
8. Мартемьянов В. И., Флерова Г. И. Влияние разных способов поимки и транспортировки на ионный состав сыворотки крови у пресноводных рыб. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», № 50, с. 62—65.
9. Селье Г. На уровне целого организма. М., 1972, 122 с.
10. Флерова Г. И., Мартемьянов В. И., Запруднова Р. А. Содержание электролитов в сыворотке крови пресноводных рыб. — Научн. докл. Высш. школы, Биол. науки, 1980, № 3, с. 46—51.
11. Хлебович В. В., Бергер В. Я. Некоторые аспекты изучения фенотипических адаптаций. — Ж. общ. биол., 1975, т. 36, № 1, с. 11—25.
12. Barton B. A., Peter R. E., Paulencu Ch. R. Plasma cortisol levels of fingerling rainbow trout (*Salmo gairdneri*) at rest and Subjected to handling, Confinement, Transport and Stocking. — Can. J. Fish and Aquat. Sci., 1980, vol. 37, N 5, p. 805—811.

13. Beamish F. W. H. Muscular fatigue and mortality in haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, caught by otter trawl. — J. Fish. Res. Board Canada, 1966, vol. 23, N 10, p. 1507—1521.
14. Bouck G. R., Cairns M. A., Christion A. R. Effect of capture stress on plasma enzyme activities in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — J. Fish. Res. Board Canada, 1978, vol. 35, N 11, p. 1485—1488.
15. Fagerlund U. H. M. Plasma cortisol concentration in relation to stress in adult Sockeye Salmon during the freshwater stage of their life cycle. — Gen. Comp. Endocrin., 1967, vol. 8, p. 197—207.
16. Gronow G. Nukleinsäure- und Substratgehalte in der dorsalen Rumpfmuskulatur von Teleostern während eines "biologischen stress". — Marine Biology, 1974, vol. 24, N 4, p. 313—327.
17. Hatting J. Blood sugar as an indicator of stress in the freshwater fish *Labeo capensis* (Smith). — J. Fish. Biol., 1977, vol. 10, N 2, p. 191—195.
18. Kristoffersson R., Broberg S., Oikari A. Effect of temperature change on some blood constituents and osmotic balance in the pike (*Esox lucius* L.) in brackish water. — Ann. Zool. Fennici, 1972, vol. 9, p. 212—218.
19. Kristoffersson R., Broberg S., Oikari A. Physiological effects of a sublethal concentration of phenol in the pike (*Esox lucius* L.) in pure brackish water. — Ann. Zool. Fennici, 1973, vol. 10, N 2, p. 392—397.
20. Lasserre P., Boeuf G., Harache Y. Osmotic adaptation of *Oncorhynchus kisutch* Walbaum. I. Seasonal variation of gill $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ATPase activity in coho salmon, O^+ — age and yearling, reared in fresh water. — Aquaculture, 1978, vol. 14, N 4, p. 365—382.
21. Mazeaud M. M., Mazeaud F., Donaldson E. M. Primary and secondary effects of stress in fish some new data with a general review. — Trans. Am. Fish. Soc., 1977, vol. 106, N 3, p. 201—212.
22. Miles H. M., Loehner S. M., Michaud D. T., Salivar S. L. Physiological responses of hatchery reared muskellunge (*Esox masquinongy*) to handling. — Trans. Am. Fish. Soc., 1974, vol. 109, N 2, p. 336—342.
23. Oikari A. Hydromineral balance in some brackishwater teleosts after thermal acclimation, particularly at temperatures near zero. — Ann. Zool. Fennici, 1975, vol. 12, p. 215—229.
24. Oikari A. Ionic and osmotic balance in the pike, *Esox lucius* L., in fresh and brackish water. — Ann. Zool. Fennici, 1978, vol. 15, N 2, p. 84—88.
25. Smit G. L., Hattingh J., Ferreira J. T. The physiological responses of blood during thermal adaptation in three freshwater fish species. — J. Fish. Biol., 1981, vol. 19, N 2, p. 147—160.
26. Soivio A., Oikari A. Haematological effects of stress on a teleost, *Esox lucius* L. — J. Fish. Biol., 1976, vol. 8, N 5, p. 397—411.
27. Umminger B. L. Effects of subzero temperatures and trawling stress on serum osmolality in the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. — Biol. Bull. Woods Hole, 1970, vol. 139, N 3, p. 574—579.
28. Umminger B. L. Death induced by injection stress in cold-acclimated goldfish, *Carassius auratus*. — Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 45 A, N 3 A, p. 883—887.
29. Umminger B. L., Gist D. H. Effects of thermal acclimation on physiological responses to handling stress, cortisol and aldosterone injection in the goldfish, *Carassius auratus*. — Comp. Biochem. Physiol., 1973, vol. 44 A, p. 967—977.
30. Wardle C. S. The changes in blood glucose in *Pleuronectes platessa* following capture from the wild: a stress reaction. — J. mar. biol. ass. U. K., 1972, vol. 52, N 3, p. 635—651.
31. Wedemeyer G. A. Stress-induced ascorbic acid depletion and cortisol production in two salmonid fishes. — Comp. Biochem. Physiol., 1969, vol. 29, N 3, p. 1247—1251.
32. Wedemeyer G. A. Some physiological consequences of handling stress in the juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). — J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 12, p. 1780—1785.

ОБ ОЦЕНКЕ БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА И КАЛОРИЙНОСТИ ОСНОВНЫХ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ РЫБ

Сведения о биохимическом составе кормовых объектов рыб из отдельных водоемов довольно скудны. Например, для Рыбинского водохранилища определен химический состав детрита [1, 22], аминокислотный состав [2] и содержание основных энергетических компонентов [14] некоторых беспозвоночных и рыб. Отсутствие фактического материала о биохимическом составе для многих кормовых объектов рыб можно восполнить данными, полученными для гидробионтов, обитающих в водоемах со сходным гидрологическим режимом. При этом, однако, необходимо учитывать значительную вариабельность исследуемых показателей [3, 5—7, 12, 29, 32, 36—38], обусловленную составом грунтов, особенностями гидрологического и гидрохимического режима отдельных участков водоема, составом и степенью развития продуцентов, характером пищевых цепей, сезоном, возрастом организмов и т. п. Перечисленные факторы могут вносить случайные погрешности, размер которых не всегда поддается контролю.

Так, по данным Крога и Берга [цит. по: 11], содержание белка в фитопланктоне в течение года колеблется от 150 до 750 мг, а углеводов — от 150 до 375 мг на 1 г сухого веса с максимумом в августе. Максимальное количество жира — 80 мг на 1 г сухого вещества также зарегистрировано летом. Количество связанных аминокислот у *Aphanisomenon flos-aqua* (L.) Ralfs осенью уменьшается по сравнению с летом с 307.89 до 216.12 мкмоль, свободных — увеличивается с 2.76 до 8.33 мкмоль [15]. При этом химический состав в значительной мере зависит от возраста организма.

Показано, что у 2-дневной культуры *Chlorella* содержание жира соответствует 22% сухого вещества, у 25-дневной, когда рост прекращается, содержание жира достигает 70% [36]. При исследовании *Melosira varians* установлено, что с увеличением возраста культуры от 10 до 35 дней содержание общего, белкового и небелкового азота увеличивается соответственно на 297.0, 284.1 и 308.0% [9]. Эту же закономерность подтверждают данные Патра и Даша [37], продемонстрировавших увеличение содержания белка по мере роста олигохет. Так, у особей длиной 5 см концентрация белка соответствует 137 мг/г, у особей длиной 13.5—15 см — 390—415 мг/г. Вместе с тем при исследовании

Microcystis aeruginosa установлено уменьшение количества связанных аминокислот со 177.5 (одномесячная культура) до 147.8 мкмоль (двухмесячная культура) [15]. Для этого же вида описаны значительные возрастные изменения содержания различных углеводов. Так, во фракции водорослей, осаждаемых центрифугированием при 3 тыс. об/мин, по мере увеличения возраста от 3 до 8 мес. более чем в 2 раза увеличивается количество спирторастворимых углеводов и уменьшается количество компонентов, гидролизусмых α -амилазой, но незначительно изменяется количество углеводов типа клетчатки, гемицеллюлозы и пектиновых веществ [19]. Аналогичные сведения приводит А. А. Потапов [20] для рдеста гребенчатого: в начале цветения (июнь) содержание белка, жира и минеральных веществ в тканях в 2 раза больше, чем в период плодоношения (август), когда возрастает содержание безазотистых экстрактивных веществ и клетчатки.

Значительное влияние на биохимический состав и калорийность гидрофауны оказывает степень зрелости половых продуктов [3]. Так, калорийность половозрелых гаммарид *Pontogammarus taeoticus* в стадии размножения равнялась 1.1 ккал/г, у особей того же размера и места обитания, но не находящихся в стадии размножения, лишь 0.7 ккал/г. Аналогичные результаты получены для креветки *Leander squilla* — 1.2 и 0.9 ккал/г соответственно. В этой же работе приведены данные о зависимости калорийности гидробионтов от состава грунтов. Действительно, олигохеты, собранные в иле с калорийностью 0.05 ккал/г, имеют калорийность 3.1 ккал/г, в иле с калорийностью 0.5—0.15 ккал/г — 4.2 ккал/г сухого вещества [3]. Позднее [4] эта зависимость была подтверждена при исследовании моллюсков (*Dreissena polymorpha*), причем различия отмечены не только по калорийности, но и по содержанию сухого вещества, золы и белка.

В то же время результаты исследований, проведенных в стандартных условиях, свидетельствуют о значительных различиях биохимического состава организмов, относящихся к разным таксономическим группам.

Прежде чем перейти к рассмотрению этих данных, необходимо отметить следующее. Поскольку рыбы питаются организмами, содержащими воду, ранее указывалось, что целесообразнее учитывать сырой, а не сухой вес кормовых объектов [3, 14, 24]. Расчеты, произведенные нами на основании литературных данных [34] подтвердили правильность этих рекомендаций. Так, определение содержания белка, жира и углеводов в расчете на сухой вес организма у *Tubifex tubifex* на протяжении 90 дней наблюдения не позволяет обнаружить существенных изменений для белков и углеводов и показывает некоторое увеличение количества жира. Пересчет на сырой вес организма дает возможность обнаружить значительное и последовательное уменьшение

Изменение в течение развития *Tubifex tubifex* (Müll.) содержания основных энергетических компонентов по: [34]

Возраст, дни	Вес, мг	Вода, %	Сухое вещество, %	Расчет на сухой вес, %			Расчет на сырой вес, %		
				белки	жиры	углеводы	белки	жиры	углеводы
0	46.9	79.4	20.6	56.60	16.22	8.22	11.76	3.34	1.69
30	2348	82.6	17.4	55.40	26.68	11.78	9.65	4.64	2.04
60	3327	86.8	13.2	61.48	23.44	7.92	8.12	3.09	1.03
90	3383	87.3	12.3	58.88	22.91	7.48	7.23	2.79	0.92

концентрации белка, а также некоторое увеличение, а затем снижение количества жиров и углеводов (см. таблицу). Таким образом, использование данных по биохимическому составу гидробионтов в пересчете на сухой вес может вносить значительную систематическую погрешность в расчеты количественных характеристик питания.

Анализ имеющихся данных, рассчитанных на сырой вес, показывает, что содержание сухого вещества, как правило, у рыб выше, чем у беспозвоночных животных. Высокие значения, приводимые для моллюсков, часто связаны со значительным содержанием минеральных веществ в их раковине [28]. При этом наблюдаются большие различия соотношения концентрации белков, углеводов и жиров. Действительно, содержание углеводов в мышцах рыб незначительно — 0.2—0.6% [13, 14], в то время как у представителей бентоса может составлять около половины массы органического вещества. Например, у мелании из Варваринского водохранилища [5] содержание углеводов соответствует 8.3%, белка — 10.3%, жиров — 3.4% сырого веса. Помимо моллюсков высокое содержание углеводов характерно для хирономид, водяных осликов, олигохет и ручейников [28]. Содержание белков и жиров, напротив, в тканях рыб выше. Данные по биохимическому составу планктонных организмов, а также макрофитов в большинстве случаев трудно сравнимы с вышеприведенными, так как по существующей традиции соотношение компонентов рассчитывается в процентах от сухого или органического вещества. При этом данные отечественных работ значительно отличаются от результатов, приводимых в иностранной литературе. По определениям В. И. Филатова [25], содержание сухого вещества у видов, входящих в состав зоопланктона, еще ниже, чем у представителей зообентоса — 4—15% сырого веса. При этом больший процент органического вещества приходится на белки — от 38.7 до 68.7. Содержание жира колеблется от 12.5 до 20.9% сухого вещества. Содержание углеводов незначительно, особенно, если учитывать большее содержание воды у видов, составляющих зоопланктон. В то же время по данным ряда иностранных авторов, содержание углеводов у представителей

зоопланктона близко таковому бентических форм [28]. Данные, касающиеся химического состава макрофитов, свидетельствуют о низком содержании белков и жиров. Основную массу сухого вещества составляет клетчатка, и, особенно, безазотистые экстрактивные вещества [20]. Сходные результаты приводятся в работе Е. И. Казакова и М. В. Прониной [11], показавших, что основными компонентами фитопланктона являются водорастворимые вещества и белки, нитчатых водорослей — углеводы и водорастворимые вещества, зоопланктона и зообентоса — белки и водорастворимые вещества. Группа жиров, восков и смол, составляющих фракции веществ, растворимых в спирте, занимает 3 место.

Сопоставление аминокислотного состава белков у различных гидробионтов свидетельствует о значительных видовых различиях. Так, у водорослей *Chlorella* отсутствует валин, у *Scenedesmus* — лизин, тирзин, триптофан и валин, у *Microcystis* — глицин, триптофан и метионин [15, 35]. У личинок и имаго жуков-плавунов *Dytiscus* отсутствует фенилаланин, причем у имаго не обнаружен также и цистин. У *Notonecta* нет аланина, у *Hydrachna* — фенилаланина, у *Eylais* — лейцина, у *Limnodrilus* — аспарагиновой кислоты, у *Dreissena* — цистина и валина [2].

К сожалению, имеющиеся данные не всегда сопоставимы при анализе видового состава вследствие разных способов количественной оценки аминокислот. Однако они позволяют по соотношению аминокислот в белках у одних и тех же организмов выявлять видовые особенности их аминокислотного состава. Так, у водорослей много аланина и лейцина. У представителей рачкового планктона отмечено относительно высокое содержание аспарагиновой и глютаминовой кислот, лейцина и фенилаланина. Вместе с тем, даже у видов, близких в систематическом отношении и относящихся к одному сем. Cyclopidae, существуют различия аминокислотного состава. По данным А. В. Ананичева [2] у *Cyclops vicinus* преобладают цистин, аланин, тирозин, у *Acanthocyclops viridis* — глицин и пролин. У остальных видов беспозвоночных животных доминируют лизин, глютаминовая кислота (кроме *Eylais*) и лейцин (кроме *Herpobdella*). Кроме того для *Herpobdella* отмечено высокое содержание гистидина, для *Limnodrilus* и *Herpobdella* — аргинина, для *Dytiscus* — аланина. В белках рыб цистин, аргинин, глицин, серин, глютаминовая кислота, валин, метионин и фенилаланин содержатся в относительно одинаковом количестве. Содержание других аминокислот у рыб разных видов колеблется. Данные об аминокислотном составе белков различных кормовых объектов представляют интерес как в отношении полноценности (наличие незаменимых) эффективности их усвоения и влияния на гидролиз других компонентов пищи, так и в отношении калорийности. При этом установлены не только различные значения калорийности отдельных аминокислот, получаемые при полном

сжигании белков в калориметрической бомбе, но и разное соотношение этих данных и результатов, полученных методом биохроматного окисления [7].

Таким образом, существуют значительные видовые различия в аминокислотном составе белков гидробионтов, составляющих флору и фауну водоемов. Вследствие этого могут отличаться не только значения физической калорийности белков, входящих в состав различных кормовых объектов, но и характеристики гидрологических и транспортных процессов, происходящих в кишечнике рыб.

Сопоставление жирнокислотного состава гидробионтов свидетельствует о значительном разнообразии в содержании и соотношении отдельных жирных кислот. При этом у представителей типа *Suaporphyta* не выделены жирные кислоты с длиной цепи, превышающей 18 атомов углерода [18, 23]. Для большинства видов отмечен незначительный процент кислот с длиной цепи меньше 16 атомов углерода. Соотношение мажорных и минорных кислот у разных видов водорослей различны. Наибольшее количество пальмитиновой кислоты (16:0) отмечено у *Microcystis aeruginosa* и *Oscillatiria chalybea*, пальмитоолеиновой (16:1) и олеиновой (18:1) — у *Oscillatoria* sp. и *Anabaena variabilis*; линолевой (18:2) — у *Anabaena flos-aquae* линоленовой (18:3) — у *Oscillatoria chalybea* и *Microcystis aeruginosa*. У представителей типа *Bacillariophyta* доминирует пальмитоолеиновая (16:1) кислота и значительно количество пальмитиновой (16:0) и эйкозопентаеновой (20:5). Жирнокислотный состав *Chlorophyta* отличается высоким содержанием пальмитиновой (16:0) и линоленовой (18:3) кислот, причем 45% ненасыщенных кислот имеет длину цепи, равную 18 атомам углерода [30]. У представителей рачкового планктона также высоко содержание ненасыщенных жирных кислот группы 18:n и 22:n [31]. У рыб жирнокислотный состав мышц близок к таковому беспозвоночных животных. При этом у леща наиболее значительно представлена пальмитоолеиновая (16:1) и олеиновая (18:1) кислоты, у налима — олеиновая (18:1). Также обращает на себя внимание довольно высокое (в 3,2 раза больше, чем у леща) содержание эйкозопентаеновой (20:5) кислоты [21, 27].

Таким образом, приведенные результаты свидетельствуют о значительных различиях жирнокислотного состава представителей флоры и фауны, относящихся к разным таксономическим группам. Как было отмечено Фаркашем [30], в ряду водоросли → рачковый планктон (копеподы) → рыба уменьшается количество пальмитиновой (16:0) и увеличивается содержание арахидоновой (20:4), эйкозопентаеновой (20:5) и особенно докозгексаеновой (22:6), причем наиболее резкие изменения наблюдаются при переходе от водорослей к беспозвоночным животным.

Состав углеводов наиболее полно исследован у планктонных

водорослей [26]. Соотношение отдельных классов и общая сумма углеводов у представителей зеленых водорослей близки, однако количество спирто- и водорастворимых углеводов у хлореллы может значительно превышать содержание этих компонентов у *Ankistrodesmus braunii*. Виды, относящиеся к типу *Cyanophyta*, также обнаруживают заметные различия. Так, у *Oscillatoria princeps* значительно выше, чем у остальных видов, содержание спирторастворимых углеводов, у природной популяции *Microcystis aeruginosa* отмечено большее по сравнению с другими видами содержание клейковины, у культуральной — углеводов типа гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Последних у синезеленых водорослей значительно больше, чем у зеленых. У видов, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении, наблюдаются еще большие различия в составе углеводов [11]. Действительно, у суммарно исследуемых нитчатых водорослей и у представителя зигнемовых водорослей, являющегося нитчаткой, (*Mougeotia*), найдены пентозаны, отсутствующие у других исследованных видов. У них же обнаружено значительно большее количество углеводов типа гемицеллюлозы и целлюлозы, чем у синезеленых водорослей (*Microcystis*, *Coelosphaerium*). Это обстоятельство особенно интересно в связи с тем, что *Mougeotia* относится к типу *Chlorophyta*, для представителей которых характерно меньшее количество этих веществ по сравнению с синезелеными водорослями. У представителей беспозвоночных животных отмечен только хитин, причем у планктонного рачка *Polyphemus* его количество приблизительно в 2 раза ниже, чем у *Sialis* и *Chironomus* [11].

Установлено, что значительную часть пищевого комка рыб-бентофагов составляет детрит [8, 10 и др.]. Под детритом большинство исследователей понимают «единый комплекс, состоящий из частиц мертвого органического вещества на разных стадиях трансформации и ассоциированных с ним микроорганизмов» [16, стр. 257]. В настоящее время доказано, что детрит не только потребляется, но и усваивается водными животными. При этом его пищевая ценность зависит от происхождения, возраста и, видимо, физико-химических особенностей биотопа. По данным Гордона [цит. по: 17], органическое вещество взвеси, собранной на фильтрах, гидрализировалось смесью трипсина, химотрипсина и α -амилазы на 30—69%, в пробах из глубинных слоев океана, представленных преимущественно детритом — на 19—26%. Анализ литературы по усвояемости детрита беспозвоночными животными, приведенной в обзоре А. П. Павлютина [17], свидетельствует о том, что детрит в возрасте до 30 суток может эффективно утилизироваться водными животными. Так, величины, полученные при изучении удельной скорости накопления ассимилированного углерода планктоном, 90% биомассы которого составлял *Eudiaptomus graciloides*, для детрита в возраст

те 90 суток — 2 года в 4—12 раз ниже, чем для детрита в возрасте 4 сут.

Вместе с тем известно, что помимо детрита фито- и зоогенного происхождения значительную часть автохтонного детритного материала составляют фекалии водных животных [17], причем продукция последних теоретически может превышать продукцию органического вещества гидробионтов водосма [33].

По данным А. В. Ананичева [1] в состав детрита Рыбинского водохранилища входит 5.8% органического вещества, в том числе 0.39—1.30% жирных кислот (в % от абсолютно сухого вещества). По определениям Ю. И. Сорокина [22] содержание органического вещества в грунте ниже — 2.3—5.7%; причем 62—69% приходится на неусвояемый лигнино-гумусовый комплекс. При этом необходимо подчеркнуть, что биомасса бактерий плов может быть значительной, так что в условиях обедненной бентофауны микрофлора может играть известную роль в питании бентофагов [8]. Сведения о составе органического вещества практически отсутствуют, однако общее его количество в ряде случаев сопоставимо с таковым планктона и бентоса.

Таким образом, детрит может быть поставщиком органического вещества для рыб-бентофагов. Однако вопрос о калорийности и эффективности усвоения отдельных компонентов детрита требует детальных исследований его химического состава на различных биотопах.

В заключение необходимо отметить следующее. Несмотря на значительные успехи в области изучения особенностей биохимического состава гидробионтов и других компонентов пищевого комка, в частности, детрита, имеющиеся в литературе данные нельзя считать удовлетворительными для корректной оценки питания рыб в энергетических единицах. Причиной этого является не только недостаточно полная изученность видов, составляющих спектр питания различных представлений ихтиофауны, но и различные условия взятия проб, а также различная разрешающая способность биохимических методов, вносящие случайные и систематические погрешности. В частности, ранее подчеркивалось [14], что в большинстве работ содержание жира, определяемое в предварительно высушенной пробе, может быть занижено на порядок вследствие образования неэкстрагируемых эпоксидоподобных веществ. В результате этого количество углеводов, обычно определяемое расчетным путем, оказывается значительно завышенным. Вместе с тем при использовании одних и тех же методов обнаруживается сходство в содержании отдельных компонентов у представителей одного вида и значительные различия в биохимическом составе организмов, относящихся к разным таксономическим группам. Это обстоятельство должно учитываться при оценке эффективности питания рыб, так как состав и соотношение отдельных энергетических компонентов влияют не только на физическую, но и

физиологическую калорийность пищи. Величина последней зависит от степени развития гидролитических и транспортных функций пищеварительной системы рыб и может уточняться по мере накопления знаний об эффективности усвоения отдельных энергетических компонентов объектов питания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ананичев А. В. Химический состав детрита Рыбинского, Угличского и Ивановского водохранилищ. — Бюл. ин-та биол. водохр. 1959, № 5, с. 37—39.
2. Ананичев А. В. Аминокислотный состав белков некоторых пресноводных беспозвоночных и рыб. — В кн.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Л., 1963, с. 38—41.
3. (Биргер Т. И.) Біргер Т. І. Кормова цінність безхребетних для рыб. Киев, 1961, 110 с.
4. Биргер Т. И., Маляревская А. Я. Изменение биохимического состава дрейссны в условиях зарегулированного стока Днепра. — Гидробиол. ж., 1975, т. 11, № 3, с. 72—76.
5. Гаджиева С. Б. Биохимическая характеристика кормовой ценности планктона и бентоса Мингечаурского и Варваринского водохранилищ. — Автореф. канд. дис., Баку, 1974, 27 с.
6. Гаджиева С. Б. Сезонная изменчивость биохимического состава планктона Мингечаурского и Варваринского водохранилищ. — Гидробиол. ж., 1977, т. 13, № 4, с. 70—74.
7. Гигинияк Ю. Г. Калорийность водных беспозвоночных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 43—57.
8. Гомазков О. А. О роли детрита в питании леща Рыбинского водохранилища. — Бюл. ин-та биол. водохр., 1959, № 5, с. 23—25.
9. Донченко Н. С. Влияние условий выращивания *Melosira varians* Ag. на ее биохимический состав и ароматичность. — Гидробиол. ж., 1970, т. 6, № 6, с. 90—94.
10. Житенева Т. С. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища, П. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1980, № 48, с. 37—41.
11. Казаков Е. И., Пронина М. В. Химический состав различных форм планктона и бентоса. — Тр. лаб. генезиса сапропеля. 1941, вып. 2, с. 49—52.
12. Касымов А. Г., Гаджиева С. Б. О химическом составе и калорийности моллюсков в Мингечаурском и Варваринском водохранилищах. — Гидробиол. ж., 1974, т. 10, № 4, с. 38—42.
13. Кузьмина В. В., Жилина Л. П. Соотношение концентраций гликогена в печени и мышцах некоторых пресноводных костистых рыб. — Вopr. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 4, с. 740—744.
14. Кузьмина В. В., Лисицкая Н. Б., Половкова С. Н., Силкина Н. И., Баканов А. И. Биохимический состав некоторых кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 44, с. 56—59.
15. Мушак П. А. Динамика содержания неуклеиновых кислот, белка и его аминокислотный состав в монокультуре *Aphanisomenon flos-aquae* (L.) Ralfs в условиях естественной вегетации. — Укр. бот. ж., 1974, т. 31, № 6, с. 776—782.
16. Остапеня А. П. Детрит и его роль в водных экосистемах. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 257—259.
17. Павлютин А. П. Пищевая ценность детрита водных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 257—259.
18. Паршиков В. М., Костлан Н. В. Жирнокислый состав липидов водорослей *Microcystis aeruginosa* Kuets. emend. Elenk, *Anabaena cylindrica* L., *Spirulina platensis* (Gom.) Geit., *Aphanisomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. — Укр. бот. ж., 1976, т. 33, № 3, с. 290—292.

19. Пироженко С. У. Характеристика углеводов различных фракций культуры клеток *Microcystis aeruginosa* Kuets. spend. Elenk. — Укр. бот. ж., 1973, т. 30, № 3, с. 313—317.
20. Потапов А. А. Кормовое значение прибрежной водной растительности. — Вести. с.-х. наук, 1958, № 6, с. 139—143.
21. Ржавская Ф. М. Жиры рыб и морских млекопитающих. М., 1976, 470 с.
22. Сорокин Ю. И. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбн-ского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 48—50.
23. Стеценко Н. М., Стеценко А. В. Липиды синезеленых водорослей и их бактерицидные свойства. — Укр. бот. ж., 1976, т. 33, № 3, с. 303—310.
24. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962, 444 с.
25. Филатов В. И. Потребление, усвоение и использование зоопланктона в процессе роста и обмена молодью карпа (*Cyprinus carpio* L.). — Автореф. канд. дисс. М., 1974, 30 с.
26. Шнюкова Э. И. Специфичность углеводного состава синезеленых и зеленых водорослей. — Укр. бот. ж., 1978, т. 35, № 6, с. 597—601.
27. Ackman G., Eaton C. A., Bligh E. G., Lantz A. W. Freshwater fish oils: Yields and composition of oil from reduction of sheepshead, tullibee, maria, and alewife. — J. Fish. Res. Board Canada, 1967, vol. 24, N 6, p. 1219—1227.
28. Albrecht M. L., Breitsprecher B. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung von Fischnährtieren und Fischfuttermitteln. — Z. Fischerei NF, 1969, Bd. 17, N 1, s. 143—163.
29. Cummins K. W., Wuycheck J. C. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. — Mitteilungen JVL, 1971, N 8, s. 1—158.
30. Farcas T. A possible explanation for the differences in the fatty acid composition of fresh-water and marine fishes. — Ann. biol. Tihany, 1971, vol. 38, p. 143—152.
31. Farcas T., Herodek S. Seasonal changes in the fatty acid composition of fresh water crustaceans. — Ann. biol. Tihany, 1961, vol. 28, p. 91—94.
32. Horka J. To the statistical evaluation of the pond bottom fauna sampling accuracy. — Vestnik Československe společnosti zoologické. 1963, R. 27, N 4, p. 280—294.
33. Johannes R. E., Satomi M. Composition and nutritive value of fecal pellets of a marine crustacean. — Limnol. and Oceanogr., 1966, vol. 11, p. 191—197.
34. Kosiorek D. Changes in chemical composition and energy content of *Tubifex tubifex* (Müll.), Oligochaeta, in life cycle. — Pol. Arch. Hydrobiol., 1979, N 26, h1/2, p. 73—89.
35. Miernik A. Glony jako potencjalne źródło białka. — Post. mikrobiol., 1979, vol. 18, N 1, p. 87—101.
36. Miller J. D. A. Fats and Steroides. — In: Physiology and biochemistry of algae. ed. R. A. Lewin. New York-London, 1962, p. 357—362.
37. Patra U. C., Dash M. C. Changes in the body weight and protein content during the developmental stages of *Lampino mautitti* (Oligochaeta: Megascolecidae). — Ind. j. Expl. Biol., 1973, vol. 11, N 4, p. 357—358.
38. Prus T. Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations. — Pol. Arch. Hydrobiol., 1970, vol. 17, N 1/2, p. 183—199.

ОБ ОЦЕНКЕ СРЕДНИХ ДЛЯ ВОДОЕМА ЗНАЧЕНИЙ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА

При изучении обилия и продуктивности фитопланктона в том или ином водоеме широко используются средние по акватории и за вегетационный период величины биомассы, содержания хлорофилла, интенсивности фотосинтеза. Их находят по результатам нескольких серий наблюдений, охватывающих наиболее важные периоды годового цикла фитопланктона, а в пределах каждой серии — основную часть исследуемой водной массы. Для этого каждый раз материал собирают с разных глубин и разных станций, расположенных в экологически разнородных участках водоема. Если водоем разграничивается на участки с обособленными водными массами, то в каждом из них намечается по несколько станций соответственно неоднородности условий в пределах данного участка [6].

Возникает задача усреднения таких данных и определения погрешностей средних значений. Задача осложнена тем, что усреднению подвергается неодинаковый по происхождению материал: относящийся к повторным измерениям на одной и той же станции, к различным станциям, глубинам (слоям воды), участкам водоема, наконец, приуроченный к различным срокам вегетационного периода. В результате вычисление проводится несколькими этапами. На некоторых этапах, когда усредняются данные, полученные для водных масс разного объема или через различные интервалы времени, т. е. предполагается неодинаковый вклад отдельных единиц совокупности в их суммарное действие, искомые средние величины вычисляются как средне-взвешенные, с учетом размеров параметров, к которым относятся усредняемые данные.

Из-за определения средних значений в результате нескольких последовательных усреднений затруднено использование классических методов оценки ошибки репрезентативности. Ошибку приходится определять более сложным путем, рассматривая изучаемую характеристику как функцию нескольких переменных, точность которых находится предварительно [9].

При этом делается допущение, что ошибки измерений на отдельных станциях и глубинах данного участка слабо коррелированы и, следовательно, можно применять сравнительно простую методику оценки косвенных погрешностей [4]. В слу-

чае сильной корреляции между погрешностями изучаемых величин необходимо было бы использовать более сложные методы [2, 9]. Допускается также, что систематической ошибкой за счет точности измерений, подсчета объема водных масс и других подобных операций можно пренебречь, поскольку она контролируется исследователем и может быть уменьшена до желаемой величины. Например, ошибку при подсчете водорослей можно уменьшить, если увеличить выборку, т. е. число считаваемых клеток [1]. При определении хлорофилла и интенсивности фотосинтеза нетрудно повысить чувствительность методики анализа [10]. Объемы водных масс, учитываемые при определении средне-взвешенных величин, также можно вычислить с минимальной ошибкой, несущественной по сравнению с самими объемами.

Вместе с тем большая трудоемкость работ по количественному изучению фитопланктона заставляет ограничиваться минимальным числом измерений на станции, как и числом самих станций. Станции наблюдения намечаются соответственно неоднородности экологических условий, определяющих развитие фитопланктона, о чем судят интуитивно, исходя из опыта исследователя и простых характеристик водной среды. Это способствует расхождению данных, полученных на отдельных станциях, и увеличению погрешности определения по ним средних значений, т. е. случайной ошибки.

Процедура усреднения данных по акватории водоема заключается в вычислении среднего значения по результатам повторных измерений в одной пробе, затем по данным проб с разных станций, полученных для одних и тех же глубин и слоев воды, затем по данным отдельных слоев для всей исследуемой водной массы каждого участка и, наконец, для водоема в целом. При определении содержания хлорофилла и биомассы фитопланктона объем расчетов можно сократить, если отбирать среднюю для станций пробу: тотально в целом столбе воды или из смеси одинаковых порций, взятых через равномерные интервалы глубин.

Для оценки среднего значения по данным, относящимся к различным точкам пространства, предпочтительно использовать среднюю арифметическую [8]. Если же те или иные данные характеризуют различные по объему водные массы, вычисляется взвешенная средняя арифметическая. При этом, в случае усреднения данных по акватории и вертикальному профилю сначала вычисляется средняя арифметическая величина для одной и той же глубины, потом для слоя воды между двумя соседними глубинами, далее — взвешенная средняя арифметическая для всего участка. При вычислении последней учитываются объемы слоев воды, ограниченных заданными глубинами.

Требующиеся для подобных расчетов данные об объемах отдельных слоев воды и целых участков могут быть получены,

если известен уровень водоема в момент наблюдений и его объем при различных отметках уровня. При этом важно учитывать изменчивость соотношения между объемом исследуемых водных масс и уровнем в зависимости от гидрологических особенностей водоема. Так, для сложных по конфигурации мелководных водоемов (например Рыбинское водохранилище) следует высчитывать объемы при уровнях, убывающих через 1 см. Правда, часто бывает вообще невозможно определить объем водоема из-за отсутствия исходных батиметрических данных, основанных, как известно, на результатах весьма трудоемких съемок и промеров. Тогда допускается грубое приравнивание его котловины к телу с вертикальными стенками, что позволяет при оценке взвешенной средней арифметической по данным с разных глубин вводить в расчет толщину слоя между ними, а по данным из разных участков — их площадь. Последняя находится простым планиметрированием по крупномасштабной карте водоема. Все расчеты при этом относятся к нормальному уровню.

Усреднение во времени сводится к получению по данным отдельных сроков наблюдения средней величины за определенный период, например за безледный, к которому обычно бывает приурочена вегетация фитопланктона в большинстве водоемов умеренной зоны. Эту величину также правильнее находить как среднюю арифметическую, поскольку с точки зрения статистического анализа здесь имеет место распределение исследуемых характеристик во времени. В таком случае более пригодна средняя арифметическая, чем средняя геометрическая [3, 5, 8]. Неравномерность же их распределения, выраженная в приуроченности максимальных величин к сравнительно небольшим интервалам времени (пикам сезонной динамики фитопланктона), принимается в расчет путем усреднения полученных за весь исследуемый период данных с помощью взвешенной средней арифметической, т. е. с учетом числа дней между сроками наблюдений. Величины характеристик для каждого интервала времени находятся как средние арифметические из полученных в его начальном и конечном моментах.

Практические трудности определения этой средней связаны с необходимостью охватить основные фазы сезонного цикла фитопланктона — пики и минимумы, начало и конец вегетации. Чтобы не пропустить их, материал следует собирать (по опыту работ в Рыбинском водохранилище) не реже, чем через две недели. На участках же с изменчивыми характеристиками водных масс (приустьевые и речные участки, прибрежная зона) желательны более частые сборы. Очень важно начинать наблюдения возможно быстрее после нарушения ледяного покрова и заканчивать их ближе к ледоставу, а при устойчивом подледном «цветении» воды продолжать и в зимний период. Провести работы в эти сроки весьма сложно, и их не всегда удается

выполнить. В таком случае приходится допускать, что вегетационный период в водоеме совпадает с безледным, в начале и конце которого количество фитопланктона ничтожно мало и может быть приравнено к 0; соответственно ничтожно малой предполагается при этом и ошибка средних значений изучаемых характеристик. Поскольку в расчетах участвует число дней между сроками наблюдений, необходимо иметь точные сведения о датах вскрытия и замерзания водоема.

ОПИСАНИЕ АЛГОРИТМА

Обозначим значение исследуемой характеристики (биомассы фитопланктона, содержания хлорофилла, интенсивности фотосинтеза в единице объема воды) в момент времени t_y ($y=1 \div n$) как x_{ijkl} , где i — номер повторности измерения в пробе ($i=1 \div n$) j -ой станции ($j=1 \div q$) на k -ой глубине ($k=1 \div r$) 1-его участка ($l=1 \div z$) водоема.

Тогда среднее значение измерений в пробе и его ошибка репрезентативности соответственно равны:

$$\bar{x}_{jkl} = \frac{\sum_{i=1}^n x_{ijkl}}{n} \quad (1)$$

$$S_{\bar{x}_{jkl}} = \frac{\sigma_{\bar{x}_{jkl}}}{\sqrt{n}} \quad (2)$$

где σ — средне-квадратическое отклонение.

Усредняя результаты измерений, выполненных на одной и той же глубине на разных станциях, для каждой глубины получаем

$$\bar{x}_{kl} = \frac{\sum_{j=1}^q \bar{x}_{jkl}}{q} \quad (3)$$

В этом случае косвенная ошибка репрезентативности \bar{x}_{kl} , обусловленная вариабильностью значений повторных измерений в пробе с одной станции (\bar{x}_{jkl}), равна

$$S_{\bar{x}_{kl}} = \frac{1}{q} \left[\sum_{j=1}^q S^2 \bar{x}_{jkl} \right]^{\frac{1}{2}} \quad (4)$$

Ошибку репрезентативности среднего значения (\bar{x}_{kl}), обусловленную различием проб с отдельных станций (\bar{x}_{jkl}), можно определить классическим способом [7]:

$$S_{II \bar{x}_{kl}} = \frac{\sigma_{\bar{x}_{kl}}}{\sqrt{q}} \quad (5)$$

Общая ошибка репрезентативности среднего значения измерений на каждой глубине, согласно методике оценки косвенных погрешностей [4], равна

$$S\bar{x}_{kl} = \left[S_{I\bar{x}_{kl}}^2 + S_{II\bar{x}_{kl}}^2 \right]^{\frac{1}{2}} \quad (6)$$

Подчеркнем, что при этом учитывается вариабильность отдельных значений исследуемой характеристики на каждой глубине как по результатам повторных измерений в пробе с одной станции, так и на нескольких станциях.

Таким образом, для отдельных глубин с номером $k=1, 2, \dots, r$ будем иметь

$$\begin{array}{ccccccc} \bar{x}_{1l} & \bar{x}_{2l} & \bar{x}_{3l} & \dots & \bar{x}_{rl} \\ S\bar{x}_{1l}, & S\bar{x}_{2l}, & S\bar{x}_{3l} & \dots & S\bar{x}_{rl} \end{array}$$

Тогда взвешенная средняя арифметическая величина изучаемой характеристики для участка в целом, полученная с учетом объема каждого слоя между заданными глубинами, определится как

$$\bar{x}_1 = \frac{1}{\sum_{p=1}^r W_p} \left[\frac{\bar{x}_{1l} + \bar{x}_{2l}}{2} W_1 + \frac{\bar{x}_{2l} + \bar{x}_{3l}}{2} W_2 + \dots + \frac{\bar{x}_{r-1,l} + \bar{x}_{rl}}{2} W_{r-1} \right] \quad (7)$$

где W_p объем p -го слоя; $p=1 \div r-1$, так как число слоев на один меньше глубин (r). Преобразуя, получим

$$\bar{x}_1 = \frac{1}{2 \sum_{p=1}^{r-1} W_p} [\bar{x}_{1l} W_1 + \bar{x}_{2l} (W_1 + W_2) + \dots + \bar{x}_{rl} W_{r-1}] \quad (8)$$

Ошибка репрезентативности $S\bar{x}_1$, согласно предположению, что ошибки отдельных измерений на различных станциях и глубинах данного участка водоема слабо коррелированы, может быть установлена по методу оценки косвенных погрешностей [4]:

$$S\bar{x}_1 = \frac{1}{2 \sum_{p=1}^{r-1} W_p} \left[(W_1 S\bar{x}_{1l})^2 + (W_1 + W_2) S\bar{x}_{2l}^2 + \dots + (W_{r-1} S\bar{x}_{rl})^2 \right]^{\frac{1}{2}} \quad (9)$$

Аналогично находится взвешенная средняя арифметическая величина данной характеристики для всего водоема в определенный момент времени (t_y), рассчитываемая с учетом объема исследуемой водной массы каждого участка (V_l), и ошибка репрезентативности этой величины:

$$\bar{x}(t_y) = \frac{\sum_{l=1}^z V_l \bar{x}_l}{\sum_{l=1}^z V_l} \quad (10)$$

$$S_{\bar{x}}(t_y) = \frac{1}{\sum_{i=1}^z V_i} \left[\sum_{i=1}^z (V_i S_{\bar{x}i})^2 \right]^{\frac{1}{2}} \quad (11)$$

Напомним, что объемы водных масс (W_p и V_i), используемые в формулах (7—11), вычисляются заранее, причем с такой точностью, чтобы ошибка их репрезентативности была достаточно мала.

Таким образом, для моментов времени $t_1, t_2 \dots t_u$ по вышеприведенным формулам (10) и (11) получаем

$$\bar{x}(t_1), \bar{x}(t_2) \dots \bar{x}(t_u)$$

$$S_{\bar{x}(t_1)}, S_{\bar{x}(t_2)} \dots S_{\bar{x}(t_u)}$$

При невозможности выполнить измерения в самом начале и конце безледного периода, т. е. во время вскрытия и замерзания водоема, $\bar{x}(t_1)$ и $\bar{x}(t_u)$, их ошибки, как упоминалось, приравниваются к 0. Тогда расчеты по формулам (10), (11) ограничиваются моментами $t_2 \div t_{u-1}$. Искомое среднее для водоема и периода наблюдений значение исследуемой характеристики (\bar{x}) определится как

$$\bar{x} = \frac{1}{\sum_{y=1}^u \Delta t_y} \left[\frac{\bar{x}(t_1) + \bar{x}(t_2)}{2} \Delta t_2 + \frac{\bar{x}(t_2) + \bar{x}(t_3)}{2} \Delta t_3 + \dots \frac{\bar{x}(t_{u-1}) + \bar{x}(t_u)}{2} \Delta t_u \right], \quad (12)$$

где $\Delta t_2 = t_2 - t_1$, $\Delta t_3 = t_3 - t_2 \dots \Delta t_u = t_u - t_{u-1}$.

Преобразуя, получим

$$\bar{x} = \frac{1}{2 \sum_{y=1}^u \Delta t_y} \left[\bar{x}(t_1) \Delta t_2 + \bar{x}(t_2) (\Delta t_2 + \Delta t_3) + \dots \bar{x}(t_u) \Delta t_u \right] \quad (13)$$

Ошибка $S_{\bar{x}}$ находится вышеописанным способом, согласно методике оценки косвенных погрешностей [4]:

$$S_{\bar{x}} = \frac{1}{2 \sum_{y=1}^u \Delta t_y} \left[(\Delta t_2 S_{\bar{x}(t_1)})^2 + [(\Delta t_2 + \Delta t_3) S_{\bar{x}(t_2)}]^2 + \dots [\Delta t_u S_{\bar{x}(t_u)}]^2 \right]^{\frac{1}{2}} \quad (14)$$

Иногда из-за трудоемкости анализов отдельные измерения не могут быть выполнены даже с двойной повторностью. Чтобы иметь возможность оценить ошибку репрезентативности среднего значения, эти измерения должны быть статистически охарактеризованы, и у них должна быть определена заранее ошибка репрезентативности. В таком случае приходится делать грубое допущение, что ошибки репрезентативности повторных измерений в одной пробе малы и ими можно пренебречь. Тогда алгоритм упрощается за счет сокращения числа усреднений. На

практике это работы по учету численности и биомассы фитопланктона, требующие значительных затрат времени и поэтому базирующиеся, как правило, на пробах, взятых в одной повторности.

Таким образом, имеем

$$x_{ijkl} = \bar{x}_{jkl}, \quad S_{\bar{x}_{jkl}} \approx 0$$

$$\bar{x}_{kl} = \frac{\sum_{j=1}^q \bar{x}_{jkl}}{q}, \quad S_{I\bar{x}_{kl}} \approx 0, \quad S_{II\bar{x}_{kl}} = S_{\bar{x}_{kl}} = \frac{\sigma_{\bar{x}_{kl}}}{\sqrt{q}}$$

Далее вычисления ведутся по формулам (7) — (14).

Весьма распространены случаи, когда станция характеризуется единичным измерением — одной пробой для подсчета фитопланктона или анализа хлорофилла, взятой с одной глубины (в неглубоких перемешиваемых водоемах) или тотально, определением интенсивности фотосинтеза только на поверхности или в максимуме по вертикальному профилю. При определении хлорофилла и фотосинтеза делается обычно несколько повторных измерений в пробе, а при подсчете фитопланктона, как правило, только одна. Алгоритм при этом также сокращается: в случае определения хлорофилла или фотосинтеза имеем: $\bar{x}_{ijkl} = \bar{x}_{jl}$, т. е. расчеты строятся только на формулах (1) — (6) и (10) — (14); при учете фитопланктона:

$$x_{ijkl} = \bar{x}_{jl}, \quad S_{\bar{x}_{jl}} \approx 0$$

$$\bar{x}_l = \frac{\sum_{j=1}^q \bar{x}_{jl}}{q}, \quad S_{I\bar{x}_l} \approx 0, \quad S_{II\bar{x}_l} = S_{\bar{x}_l} = \frac{\sigma_{\bar{x}_l}}{\sqrt{q}}$$

Далее расчет ведется по формулам (10) — (14).

Описанный алгоритм почти целиком может использоваться в расчетах средних для водоема и вегетационного периода значений продукции фотосинтеза в столбе воды под 1 м² по данным повторных измерений на одних и тех же глубинах разных станций каждого из участков водоема. Отличие имеется только в формулах (7) — (9), поскольку средняя для участка величина продукции фотосинтеза под 1 м² в данный момент времени находится как сумма ее величин в отдельных слоях воды:

$$\bar{x}_l = \frac{\bar{x}_{1l} + \bar{x}_{2l}}{2} W_1 + \frac{\bar{x}_{2l} + \bar{x}_{3l}}{2} W_2 + \dots + \frac{\bar{x}_{r-1,l} + \bar{x}_{rl}}{2} W_{r-1} \quad (7a)$$

$$\bar{x}_l = \frac{1}{2} \left[\bar{x}_{1l} W_1 + \bar{x}_{2l} (W_1 + W_2) + \dots + \bar{x}_{rl} W_{r-1} \right] \quad (8a)$$

$$S_{\bar{x}_l} = \frac{1}{2} \left\{ [W_1 S_{\bar{x}_{1l}}]^2 + [(W_1 + W_2) S_{\bar{x}_{2l}}]^2 + \dots + [W_{r-1} S_{\bar{x}_{rl}}]^2 \right\}^{\frac{1}{2}} \quad (9a)$$

Для примера можно привести расчет средних по акватории и за вегетационный период значений хлорофилла «а» в Рыбинском водохранилище по результатам измерений в пробе воды, взятой тотально для эвфотной зоны (см. таблицу). Материал собирали с мая по октябрь 1972 г. на 4 станциях Главного плеса (I_1) и 2 станциях Волжского (I_2). На каждой станции отбирали по одной тотальной пробе из слоя 0—2 м, в пределах которого находится основная часть эвфотной зоны водоема. Для анализа брали две повторные пробы. В расчет вводили объемы верхнего 2-метрового слоя плесов при уровне воды на среднюю дату каждого периода наблюдений на данных станциях.

Расчет выполнен на ЭВМ «Минск-22» с выведением на печать средних величин содержания пигмента и погрешности их определения в пробе, на станции, на участке и в водоеме в целом по каждому сроку наблюдений¹. Средние за безледный период величины получились со сравнительно небольшой и практически одинаковой для всех участков ошибкой — 9—10%, что вполне удовлетворяет исследованиям такого рода. Погрешность определения средних в отдельные сроки варьирует больше — от 10 до 60%. Обусловлено это, главным образом, расхождением данных разных станций участка, которые, как упоминалось, намечены в экологически разнородных его частях. Погрешность повторных измерений на станции сравнительно невелика — в большинстве случаев она колеблется в пределах 1—7% (см. таблицу).

Таким образом, рассмотренный алгоритм позволяет подойти к достаточно объективной оценке средней для водоема величины изучаемой характеристики и, что весьма важно, проанализировать ошибку ее определения на отдельных этапах усреднения.

Аналогично могут быть высчитаны средние величины других характеристик водной толщи водоема — содержания химических ингредиентов, обилия разнообразных планктонных организмов и даже рыб при условии кратковременной съемки плотности их распределения.

¹ Приносим благодарность инженеру-программисту Т. Л. Сметаниной за составление комплексной программы для вычисления средних значений показателей и их погрешностей, за обработку данных на ЭВМ.

**Расчет средних для водоема и вегетационного периода концентраций
хлорофилла „а“ в Рыбинском водохранилище**

Сроки наблюдений, число дней между ними (Δt), уровень воды в момент наблюдений (h_0), м	Участок водоема (I), объем его 2-метрового слоя (v), км ³	Станция	Хлорофилл, мг/м ³			
			повторные измерения на станции (x_{ijl})		в среднем для станции (\bar{x}_{jl})	в среднем для участка и всего водоема ($\bar{x}_l, \bar{x}, \bar{X}$)
1	2	3	4	5	6	7
25 IV (t_1) Вскрытие	—		—	—	—	0
6 V (t_2) $\Delta t_2=12$ $h_0=99,94$	l_1	7	41.2	45.0	43.1 ± 1.9	30.6 ± 12.6
	$v_1=4.8226$	9	19.2	17.0	18.1 ± 1.1	
	l_2	1	10.1	6.6	8.4 ± 1.8	10.5 ± 2.3
	$v_2=0.6518$	2	12.9	12.3	12.6 ± 0.8	
	l_1+l_2					28.2 ± 11.1
23 V (t_3) $\Delta t_3=17$ $h_0=100.29$	l_1	5	11.4	11.1	11.2 ± 0.2	9.8 ± 1.0
	$v_1=5.0193$	6	7.7	7.1	7.4 ± 0.3	
		7	9.4	8.3	8.8 ± 0.6	
		9	11.8	11.8	11.8 ± 0.0	
	l_2	1	18.0	17.2	17.6 ± 0.4	22.0 ± 4.4
	$v_2=0.6772$	2	26.4	26.4	26.4 ± 0.0	
	l_1+l_2					11.3 ± 1.1
9 VI (t_4) $\Delta t_4=17$ $h_0=100.53$	l_1	5	1.7	1.2	1.4 ± 0.2	2.1 ± 0.4
	$v_1=5.1242$	6	1.3	1.4	1.4 ± 0.0	
		7	2.4	2.9	2.6 ± 0.2	
		9	3.3	2.9	3.1 ± 0.2	
	l_2	1	3.8	3.8	3.8 ± 0.0	5.4 ± 1.6
	$v_2=0.6961$	2	6.9	—	6.9 ± 0.0	
	l_1+l_2					2.5 ± 0.4
24 VI (t_5) $\Delta t_5=15$ $h_0=100.43$	l_1	5	1.1	1.4	1.2 ± 0.2	0.8 ± 0.2
	$v_1=5.0884$	6	0.4	0.1	0.2 ± 0.2	
		7	0.7	0.5	0.6 ± 0.1	
		9	1.2	0.7	1.0 ± 0.2	
	l_2	1	4.4	4.2	4.3 ± 0.1	3.7 ± 0.6
	$v_2=0.6893$	2	2.7	3.4	3.0 ± 0.4	
	l_1+l_2					1.1 ± 0.2

1	2	3	4	5	6	7
12 VII (t_6) $\Delta t_6=18$ $h_0=100.15$	l_1	5	3.5	3.9	3.7 ± 0.2	5.6 ± 1.6
	$v_1=4.9350$	6	4.9	4.9	4.9 ± 0.0	
		7	2.8	3.7	3.2 ± 0.4	
		9	10.1	10.6	10.4 ± 0.2	
	l_2	1	4.0	4.4	4.2 ± 0.2	10.4 ± 6.2
	$v_2=0.6670$	2	15.7	17.4	16.6 ± 0.8	
	l_1+l_2					6.1 ± 1.6
24 VII (t_7) $\Delta t_7=12$ $h_0=99.94$	l_1	5	17.6	14.5	16.0 ± 1.6	12.3 ± 1.5
	$v_1=4.8226$	6	13.3	11.9	12.6 ± 0.7	
		7	9.2	9.6	9.4 ± 0.2	
		9	10.9	11.7	11.3 ± 0.4	
	l_2	1	12.3	12.2	12.2 ± 0.0	15.1 ± 2.8
	$v_2=0.6518$	2	18.0	17.9	18.0 ± 0.0	
	l_1+l_2					12.7 ± 1.3
9 VIII (t_8) $\Delta t_8=16$ $h_0=99.58$	l_1	5	10.6	10.5	10.6 ± 0.0	9.0 ± 0.8
	$v_1=4.6026$	6	9.1	8.8	9.0 ± 0.2	
		7	6.8	5.8	6.8 ± 0.0	
		9	9.9	9.5	9.7 ± 0.2	
	l_2	1	32.5	33.1	32.8 ± 0.3	37.4 ± 4.6
	$v_2=0.6234$	2	40.8	43.1	42.0 ± 1.2	
	l_1+l_2					12.4 ± 0.9
23 VIII (t_9) $\Delta t_9=14$ $h_0=99.29$	l_1	5	8.0	8.8	8.4 ± 0.4	9.0 ± 1.1
	$v_1=4.4173$	6	7.7	6.8	7.2 ± 0.4	
		7	11.7	11.9	11.8 ± 0.1	
		9	10.0	7.0	8.5 ± 1.5	
	l_2	1	13.2	15.9	14.6 ± 1.4	10.4 ± 4.2
	$v_2=0.6002$	2	5.9	6.5	6.2 ± 0.3	
	l_1+l_2					9.2 ± 1.0
7 IX (t_{10}) $\Delta t_{10}=15$ $h_0=99.00$	l_1	9	14.0	19.6	15.8 ± 2.8	16.8 ± 2.8
	$v_1=4.2470$					
	l_2	1	12.0	—	12.0 ± 0.0	28.0 ± 16.1
	$v_2=0.5740$	2	41.5	46.7	44.1 ± 2.6	
	l_1+l_2					18.1 ± 3.1

1	2	3	4	5	6	7
17 IX (t_{11}) $\Delta t_{11}=10$ $h_0=98.90$	l_1	5	8.4	8.6	8.5 ± 0.1	9.9 ± 0.6
	$v_1=4.3880$	6	9.3	9.5	9.4 ± 0.1	
		7	10.3	10.2	10.2 ± 0.0	
		9	11.1	11.5	11.3 ± 0.2	
	$l_2=0.5650$	1	15.3	14.8	15.0 ± 0.2	18.5 ± 3.5
	v_2	2	21.5	22.5	22.0 ± 0.5	
	l_1+l_2					10.8 ± 0.7
7 X (t_{12}) $\Delta t_{12}=20$ $h_0=98.46$	l_1	6	9.0	9.9	9.4 ± 0.4	8.4 ± 1.7
	$v_1=4.0360$	7	10.7	10.8	10.8 ± 0.0	
		9	5.2	5.0	5.1 ± 0.1	
	l_2	1	8.6	9.1	8.8 ± 0.2	13.5 ± 4.7
	$v_2=0.5152$	2	18.9	17.5	18.2 ± 0.7	
	l_1+l_2					9.0 ± 1.6
3 XI (t_{13}) Замерзание $\Delta t_{13}=27$ $h_0=98.11$	l_1	6	9.2	—	9.2 ± 0.0	14.0 ± 4.6
	$v_1=3.8981$	7	9.7	—	9.7 ± 0.0	
		9	23.2	—	23.2 ± 0.0	
	l_2	1	23.2	—	28.2 ± 0.0	22.6 ± 5.6
	$v_2=0.4809$	2	17.1	—	17.1 ± 0.0	
	l_1+l_2					15.0 ± 4.1
25 IV—3 XI Безледный период	l_1					10.0 ± 1.1
	l_2					15.6 ± 1.5
	l_1+l_2					10.6 ± 1.0

ЛИТЕРАТУРА

1. Вельдре С. Р. Статистическая проверка счетного метода количественного анализа планктонных проб. — В кн.: Применение математических методов в биологии, т. 2. Л., 1963, с. 124—131.
2. Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М., 1964, 576 с.
3. Джини К. Средние величины. М., 1970, 447 с.
4. Зайдель А. Н. Ошибки измерений физических величин. Л., 1974, 108 с.
5. Каминский Л. С. О применении геометрической средней в биологии. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Сб. 3. Л., 1964, с. 6—18.
6. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, 240 с.
7. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961, 364 с.
8. Сметанин М. М., Баканов А. И. Об использовании средней арифметической и средней геометрической в гидробиологических и ихтиологических исследованиях. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1980, № 48, с. 74—78.
9. Терещенко В. Г., Сметанин М. М., Баканов А. И. Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях. — Наст. кн.
10. Vollenweider R. A., Talling J. F., Westlake D. F. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. — In: IBP Handbook N12, second edition. Oxford—London—Edinburgh—McLbourne, 1974, 225 p.

**О ТОЧНОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ УВЕЛИЧЕНИЯ
ПОВЕРХНОСТИ ТЕЛА
ACANTHOBOTHRIUM DUJARDINI
(CESTODA: TETRAHYLLIDEA)**

Ленточные черви — одна из наиболее высокоспециализированных групп эндопаразитов, широко распространенных среди пресноводных и морских видов рыб. Покровы цестод осуществляют основные физиологические и биохимические процессы взаимодействия между паразитом и хозяином. Для цестод, не имеющих кишечника, абсорбционно-пищеварительная функция покровов — одна из важнейших. На поверхности тела гельминтов расположены специализированные выросты наружного симпласта, называемые микротрихиями и обнаруженные только у цестод. Микротрихии имеют сложное строение, которое зависит от вида цестод, места расположения их на теле, а также от выполняемой функции. Они состоят из цитоплазматической базальной части, многослойной пластинки и электронноплотной апикальной части.

Первоначально предполагалось, что микротрихии выполняют механическую функцию защиты поверхности тела и участвуют в закреплении гельминта в кишечнике хозяина [7, 9]. В настоящее время ряд авторов считает, что они могут быть специализированы к выполнению как механической, так и абсорбционно-пищеварительной функции [2, 6, 8].

На поверхности стробилы многих видов цестод обнаружены ферменты, присутствие которых свидетельствует о пищеварительных процессах и активном транспорте через покровы тела.

Микротрихии значительно увеличивают поверхность тела цестод. Были сделаны попытки численно выразить это увеличение [4, 7]. Наиболее существенные результаты по определению увеличения поверхности тела у разных видов плоских червей получены с помощью морфометрических методов [5, 8].

Задачей данной работы явилось вычисление увеличения поверхности на разных участках тела *Acanthobothrium dujrdini* и оценка точности полученных данных.

Черви извлекались из кишечника *Raja clavata*, фиксировались 2.5%-ным глутаровым альдегидом и 2%-ной четырехокисью осмия на фосфатном буфере, дегидратировались в спиртах, абсолютном ацетоне, заливались в аралдит для трансмиссионной микроскопии. Для исследования под скандирующим микроскопом материал высушивался при критической точке в сжиженном CO₂.

На поверхности тела *Acanthobothrium dujardini* обнаружено 2 типа микротрихий (см. рисунок), отличающихся по размерам, строению и расположению на теле червя. Первый тип (а) характеризуется большими размерами микротрихий (4 мкм), хорошо развитой электроноплотной апикальной частью и сильным укреплением базальной части. Микротрихии располагаются только на сколексе и шейке червя, в местах тесного контакта с тканями хозяина. Они наклонены к заднему концу тела и служат рычагом, противодействуя обратному движению гельминта в условиях сильной перистальтики хозяина, участвуя, таким образом, совместно с крючьями и ботридиями в прикреплении червей.

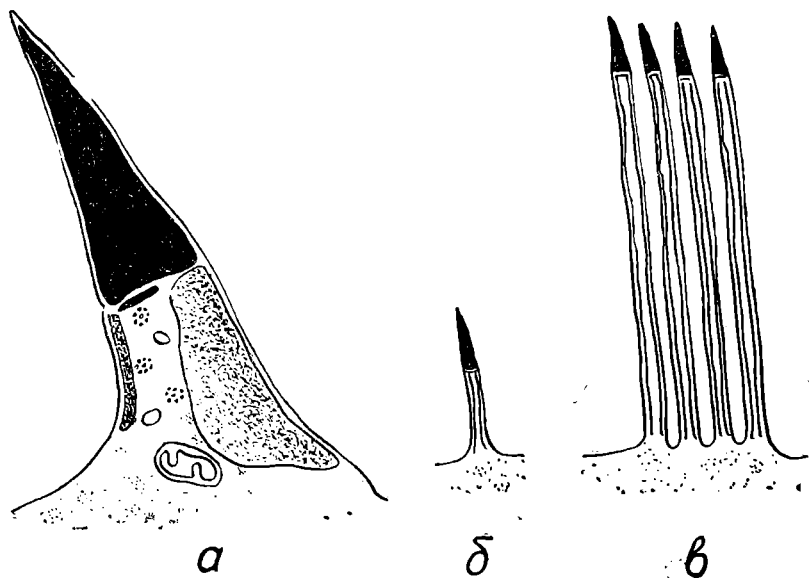


Схема строения микротрихий *A. dujardini*, а — строение фиксаторных микротрихий сколекса и шейки, б — трофические микротрихий сколекса и шейки, в. — трофические микротрихий стробиллы.

Второй тип (б, в) можно отнести к трофическим микротрихиям. Их базальная часть в виде цилиндра с гомогенной цитоплазмой, апикальная имеет форму небольшого узкого конуса. Трофические микротрихии обнаружены повсеместно, кроме внутренней поверхности присосок. На стробиле их особенно много. Они расположены вплотную друг к другу, образуя щеточную кайму, подобную найденной на слизистой оболочке кишечника позвоночных животных. На сколексе и шейке микротрихии второго типа

имеют меньшие, чем на стробиле размеры, распределены неравномерно и чередуются с фиксаторными.

Вопрос об участии микротрихий первого типа (фиксаторных) в питании цестод остается дискуссионным. Они отсутствуют на стробиле, где происходят интенсивные процессы органогенеза, требующие значительного количества питательных веществ. В связи с этим фиксаторные микротрихии нами не учитывались.

Увеличение поверхности тела с помощью трофических микротрихий может служить показателем интенсивности абсорбционно-пищеварительных процессов, проходящих в определенных участках сколекса, шейки и стробилы. Для сравнения были выбраны участки заведомо различной функциональной значимости: сколекс — прикрепительный аппарат; шейка — зона роста и дифференцировки тканей; стробила — репродуцирующая и трофическая часть. Форму трофических микротрихий можно аппроксимировать как цилиндр с конусом. Высота цилиндрической и конической части, диаметр микротрихий брались как средняя из 10—20 измерений. При вычислении количества микротрихий на 1 мкм² предполагалось, что толщина ультратонких срезов, с которых получали электронно-микроскопические снимки, равнялась в среднем 800 Å. Увеличение поверхности тела (n) за счет трофических микротрихий определялось по формуле [5]:

$$n = \pi m D_b L_b + \left(1 - m \frac{\pi D_b^2}{4}\right) + \pi m L_s \frac{D_b}{2}$$

где m шт. — число микротрихий на 1 мкм², D_b мкм — среднее значение диаметра микротрихии, L_b мкм — средняя высота цилиндрической части, L_s мкм — средняя высота конической части микротрихии. $\pi = 3.14$.

Средние значения, ошибки репрезентативности (S_m, S_{D_b}, S_{L_b}, S_{L_s} и коэффициенты вариации (C_m, C_{D_b}, C_{L_b}, C_{L_s}), вычисленные по данным K измерений показывают, что длина апикальной части и диаметр микротрихий на разных участках тела изменяются незначительно (табл. 1). Из взятых переменных наибольшая вариабельность наблюдается, как правило, у среднего числа микротрихий на 1 мкм² — коэффициент вариации для сколекса, шейки и стробилы составляют соответственно 60, 44 и 24%.

При решении вопроса о точности определения увеличения поверхности тела за счет трофических микротрихий можно воспользоваться изложенным ранее [3] методом оценки погрешностей функции $n = n(m, D_b, L_b, L_s)$ при известных ошибках репрезентативности аргументов. Считая, что ошибки репрезентативности S_m, S_{D_b}, S_{L_b}, S_{L_s} некоррелированы, согласно методике определения косвенных погрешностей [1], получаем формулу для абсолютной ошибки:

$$S_n = \pi \left[(D_b S_m)^2 \left(L_b \frac{D_b}{4} + \frac{L_s}{4} \right)^2 + (m S_{D_b})^2 \left(L_b - \frac{D_b}{2} + \frac{L_s}{2} \right)^2 + \right. \\ \left. + (m D_b S_{L_b})^2 \left(\frac{m D_b \cdot S_{L_s}}{2} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}$$

Применение этой формулы покажем на примере. При исходных данных (табл.1) имеем для сколекса:

$$n = 2.87 + 0.79 + 1.09 = 3.66 + 1.09 = 4.75 \text{ мкм}^2,$$

$(S_n)^2 = \pi^2 (0.062 + 0.006 + 0.005 + 0.001) = 0.074 \pi^2$, $S_n = 0.85 \text{ мкм}^2$, следовательно, с вероятностью 0.68 $n = 4.75 + 0.85 \text{ мкм}^2$, относительная ошибка $S_n = 17.9\%$.

Для шейки: $n = 7.18 + 0.50 + 2.17 = 7.68 + 2.17 = 9.85 \text{ мкм}^2$, $(S_n)^2 = \pi^2 (0.079 + 0.032 + 0.025 + 0.011) = 0.147 \pi^2$, $S_n = 1.20 \text{ мкм}^2$, $n = 9.85 \pm 1.20$, $S_n = 12.2\%$.

Для стробилы: $n = 42.75 + 0.36 + 4.05 = 43 + 4.05 = 47.16 \text{ мкм}^2$, $(S_n)^2 = \pi^2 (1.285 + 0.078 + 0.153 + 0.014) = 1.53 \pi^2$, $S_n = 3.89 \text{ мкм}^2$, $n = 47.16 \pm 3.89$, $S_n = 8.2\%$.

Оценка косвенных погрешностей увеличения поверхности тела показывает, что для всех трех участков тела ошибка репрезентативности меньше 18%. Наибольший вклад в суммарную погрешность во всех трех случаях дает член, содержащий S_m , т. е. погрешность вычисления количества микротрихий на квадратный микрон. Следовательно, чтобы повысить точность определения n (увеличения поверхности тела), в первую очередь нужно уменьшить ошибку оценки n , что можно достигнуть, например, увеличением выборки.

Исследование поверхности тела *Acanthobothrium dujardini* под скандирующим микроскопом показало, что трофические микротрихии распределены неравномерно на сколексе и шейке. Они отсутствуют на внутренней поверхности присосок, покрывают темную пластинку, на ботридиях и шейке чередуются с фиксаторными микротрихиями. Коэффициент вариации наглядно отражает неравномерность распределения микротрихий. Для сколекса $C = 60\%$, для стробилы, где трофические микротрихии густо и равномерно покрывают поверхность, $C = 24\%$.

Анализируя полученные данные (табл. 1, 2) можно заметить, что более значительное увеличение поверхности тела стробилы обусловлено, во-первых, большим количеством микротрихий на единицу площади, и, во-вторых, резко возросшей длиной их базальной части.

Сравнивая слагаемые, образующие n , приходим к выводу, что увеличение поверхности тела происходит преимущественно за счет базальной части микротрихий (табл. 2) и составляет от общего увеличения поверхности 77% для сколекса, 78% для шейки и 91% для стробилы. Это служит доказательством важной роли базальных частей трофических микротрихий в абсорбции питательных веществ. Поверхность стробилы увеличена за

Статистические характеристики морфологических параметров трофических
микрогрихов (обозначения параметров даны в тексте)

Участок поверхности тела	Статистические характеристики											
	$L_b \pm S_{L_b}$ мкм	CL_b %	K шт.	$L_s \pm S_{L_s}$ мкм	CL_s %	K шт.	$D_b \pm S_{D_b}$ мкм	CD_b %	K шт.	$m \pm S_m$ шт.	C_m %	K шт.
Сколекс	0.27 ± 0.02	29	20	0.27 ± 0.02	33	20	0.081 ± 0.005	26	20	41.8 ± 8.0	60	10
Шейка	0.43 ± 0.03	21	10	0.26 ± 0.04	45	11	0.120 ± 0.008	22	10	44.3 ± 4.4	44	20
Стробила	1.74 ± 0.05	12	20	0.33 ± 0.03	36	20	0.104 ± 0.002	9	11	76.2 ± 5.8	24	10

**Увеличение поверхности тела *Acanthobothrium dujardini* за счет
трофических микротрихий**

	Сколекс	Шейка	Стробили
Увеличение поверхности за счет базальной части	3.66	7.68	43.11
Увеличение поверхности за счет апикальной части	1.09	2.17	4.05
Общее увеличение поверхности по отношению к 1 мкм ²	4.75	9.85	47.16

счет трофических микротрихий в 9.9 раза больше, чем поверхность сколекса, и в 4.8 раза больше, чем поверхность шейки. Таким образом, увеличение поверхности тела может служить показателем интенсивности абсорбционно-пищеварительных процессов, проходящих на разных участках тела.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зайдель А. Н. Ошибки измерений физических величин. Л., 1974, 108 с.
2. Куперман Б. И. Ультраструктура покровов цестод и ее значение для систематики. — Паразитол. сб., Л., 1980, вып. 29, с. 84—95.
3. Терещенко В. Г., Сметанин М. М., Баканов А. И. Методы оценки погрешностей в экологии. Наст. кн.
4. Beguin F. Etude au microscope electronique de la cuticle et de ses structures associees chez quelques cestodes. Essai d'histologie comparee. — Z. Zellforsch., 1960, b.d. 72, s. 30—40.
5. Graeber K., Sthorch V. Elektronenmikroskopische and morphometrische Untersuchungen am Integument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes). — Zooll. Anz., Jena, 1979. Bd 202. H. 5/6, s. 331—347.
6. McVicar A. H. The ultrastructure of the parasite-host interface of three tetraphyllidean tapeworms of the elasmobranch *Raja naevus*. — Parasitol., 1972, vol. 65, p. 77—88.
7. Rothman Alvin H. Electron microscopy studes of *Himenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) Blanchard, 1891. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 1963, vol. 82, N 1, p. 22—30.
8. Smyth J. D. The physiology of cestodes. San Francisco, 1969, 279 p.
9. Theeadoold L. T. An electron microscope study of the tegument and associated structures of *Dipylidium caninum*. — Quart. J. Microscop. Sci., 1962, vol. 103, p. 135—140.

УДК 574.087.1

Значение работ по оценке результатов биологических исследований. Поддубный А. Г. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 3—8.

Определены возможности повышения класса точности экологических исследований разной степени сложности. Показана необходимость предварительной, перед началом исследования, оценки надежности и точности результатов. Лит.—8 назв., табл.—2.

УДК 574. 087. 1

Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях. Терещенко В. Г., Сметанин М. М., Баканов А. И. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 9—23.

Приводится классификация ошибок, возникающая при экологических исследованиях, указываются основные источники их возникновения и общие меры оценки величин погрешностей. Проанализированы возможные ситуации, возникающие при различных соотношениях между случайной и систематической ошибками. Лит.—33 назв., ил.—1.

УДК 597—153:519.2

Оценка точности при определении пищевых потребностей рыб расчетным методом. Краснопер Е. В. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 24—42.

Предложены формулы для расчета случайных погрешностей средних величин рациона и коэффициентов эффективности питания (K_1 и K_2), вычисленных по балансовому равенству Г. Г. Винберга. Обычно стандартные ошибки перечисленных показателей находятся в пределах 15—50%. Обсуждается вопрос о достоверности выводов, которые можно сделать на основании косвенных оценок пищевых потребностей рыб. Лит.—58 назв., ил.—2, табл.—6.

УДК 597.08:519.2

Погрешности количественных показателей роста рыб. Сметанин М. М. — В кн.: Оценка погрешности методов гидробиоло-

гических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. с. 43—62.

Проанализированы количественные показатели роста, используемые в ихтиологии, сделана классификация их на основные и дополнительные. Оценены относительные систематические ошибки «характеристики», относительной скорости роста в форме Ч. Майнота, С. Броди, достигающие при относительном росте значительных величин. Выведены формулы для нахождения предельных и среднеквадратичных погрешностей показателей роста с учетом ошибок определения возраста рыб, проанализированы составляющие результирующих погрешностей. Лит. — 46 назв., ил. — 1, табл. — 18.

УДК 596.5:519.2

К оценке точности определения возраста рыб. Сметанин М. М. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 63—74.

Оценка точности определения возраста рыб трактуется как статистическая задача и рассматривается с позиции теории ошибок. Оценена воспроизводимость визуального определения возраста плотвы, леща и густеры Рыбинского водохранилища. Показано, что процент воспроизводимости показаний разных операторов варьирует в широких пределах. Используются статистические методы анализа микрофотограмм и склеритограмм чешуи, с помощью которых в некоторых частных случаях удается повысить степень отличия годовой цикличности роста от помех. Лит. — 25 назв., табл. — 6.

УДК 597.08:519.2

Об оценке погрешностей показателей плодовитости рыб. Сметанин М. М., Володин В. М. — В кн.: Оценка погрешности методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 75—82.

На примере синца Рыбинского водохранилища произведена статистическая оценка погрешностей определения показателей плодовитости рыб. Определен необходимый объем выборки вычисления с задаваемой точностью средней абсолютной плодовитостью синца. Выведены формулы для расчета косвенных погрешностей существующих показателей плодовитости. Лит. — 13 назв., табл. — 2.

УДК 597.08:519.2

О точности оценки абсолютной численности рыб во внутренних водоемах. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Терещенко В. Г. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 83—102.

На основании собственных и литературных данных оценены погрешности основных методов определения численности рыб во внутренних водоемах: методов площадей, мечения, по выеданию корма и прямых методов учета. Предложены пути повышения точности существующих методов. Лит. — 65 назв., табл. — 2.

УДК 597.08

Оценка точности определения плотности скоплений рыб гидроакустическим методом. Калихман И. Л. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 103—115.

В связи с неуклонным ростом значения гидроакустического метода оценки биомасс весьма актуально определение его точности. В настоящей статье найдены погрешности электрической и акустической калибровки аппаратуры, измерений отражательной способности обследуемых объектов и расчета эффективных параметров ультразвукового луча, а также результирующая ошибка определения плотности скоплений. Указаны возможные способы повышения точности результатов эхо-метрических съемок. Лит. — 16 назв., ил. — 2, табл. — 4.

УДК 575.5:57.087.1

Математические методы учета влияния орудий лова на оценку пространственного распределения организмов. Корников В. В. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 116—123.

На примерах различных моделей учета подвижных гидробионтов в толще воды показано, что влияние орудий лова на результаты учета проявляется двояким образом. Появляется систематическая ошибка в результате недолова организмов. Результирующее статистическое распределение является суммой фактического распределения организмов по акватории и распределения погрешностей орудий лова. Лит. — 6 назв.

УДК 597—11+597—1.05.08

Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб. Мартемьянов В. И. — В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 124—134.

Обобщены литературные и собственные данные о влиянии поимки и различных лабораторных процедур на физико-биохимические параметры организма рыб. Показано, что подобные воздействия вызывают у рыб стресс, который является источником получения ошибочных данных. На примере ионных показателей приводятся конкретные ошибки при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб. Предлагаются методи-

ческие подходы, позволяющие избегать ошибки, связанные со стрессом. Лит.—32 назв., ил.—3, табл.—1.

УДК 574. 622:577.1

Об оценке биохимического состава и калорийности основных энергетических компонентов кормовых объектов рыб. Кузьмина В. В.—В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 135—143.

Приведены данные по содержанию основных энергетических компонентов в организме гидробионтов, являющихся кормовыми объектами рыб. Проанализированы факторы, которые могут вносить случайные и систематические погрешности в данные по биохимическому составу и калорийности гидробионтов и других компонентов пищевого комка, в частности, детрита. Делается вывод о том, что имеющиеся в литературе данные нельзя считать удовлетворительными для корректной оценки питания рыб в энергетических единицах. Лит.—38 назв., табл.—1.

УДК 574.583:519.2

Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона. Пырина И. Л., Сметанин М. М.—В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 144—155.

Анализируется задача усреднения количественных характеристик фитопланктона для повторностей на одной станции, на разных станциях, глубинах, участках водоема в разные сроки вегетативного периода. Выведены и проиллюстрированы на примерах формулы для оценки стандартных ошибок средних, которые рассматриваются как функции нескольких переменных. При этом учитывается вариабельность отдельных измерений как на одной станции, так и между станциями данного участка водоема. Лит.—10 назв., табл.—1.

УДК 576.8.08:519.2

О точности определения увеличения поверхности тела *Acanthobothrium dujardini* (Cestoda: Tetraphyllidea). Биссерова Н. М., Сметанин М. М.—В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 156—161.

Выяснено, что основная часть увеличения поверхности тела цестод происходит за счет базальной части микротрихий трофического типа, составляющей для сколекса 77⁰%, для шейки — 78⁰%, для стробилы — 91⁰%. Оценка косвенных погрешностей увеличения поверхности тела показала, что для всех участков тела ошибка репрезентативности меньше 18⁰%. Наибольший вклад в нее вносит погрешность определения среднего значения числа микротрихий на 1 мкм². Лит.—9 назв., ил.—1, табл.—2.

СОДЕРЖАНИЕ

А. Г. Поддубный. Значение работ по оценке точности результатов биологических исследований	3
В. Г. Терещенко, М. М. Сметанин, А. И. Баканов. Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях	9
Е. В. Краснопер. Оценка точности при определении пищевых потребностей рыб расчетным методом	24
М. М. Сметанин. Погрешности количественных показателей роста рыб	43
М. М. Сметанин. К оценке точности определения возраста рыб	63
М. М. Сметанин, В. М. Володин. Об оценке погрешностей показателей плодовитости рыб	75
А. Г. Поддубный, Л. К. Малинин, В. Г. Терещенко. О точности оценки абсолютной численности рыб во внутренних водоемах	83
И. Л. Калихман. Оценка точности определения плотности скопления рыб гидроакустическим методом	103
В. В. Корников. Математические методы учета влияния орудий лова на оценку пространственного распределения организмов	116
В. И. Мартемьянов. Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб	124
В. В. Кузьмина. Об оценке биохимического состава и калорийности основных энергетических компонентов кормовых объектов рыб	135
И. Л. Пырина, М. М. Сметанин. Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона	144
Н. М. Бисерова, М. М. Сметанин. О точности определения увеличения поверхности тела <i>Acanthobothrium dujardini</i> (Cestoda: Tetraphyllidea)	156
Рефераты	162

Информационный бюллетень. Биология внутренних вод. №№ 1-56, средняя стоимость 70 к.

Труды биологической станции «Борок» вып. 3. М.—Л.: Наука, 1958 г. ц. 2 р. 54 к.

Флора, фауна и микроорганизмы Волги. — Рыбинск, 1974. ц. 1 р. 20 к.

Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. — Рыбинск, 1974. ц. 1 р.

Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхне-Волжских водохранилищ. — Ярославль, 1976. ц. 0—68 к.

Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. — Борок, 1977. ц. 1 р. 40 к.

Физиология и паразитология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1979. ц. 3 р. 20 к.

Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. — Рыбинск, 1978. ц. 1 р. 20 к.

Биология низших организмов. — Рыбинск, 1978. ц. 1 р. 13 к.

Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. — Рыбинск, 1979. ц. 1 р. 75 к.

Труды ИБВВ АН СССР вып. 44/47. Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. — Рыбинск, 1980. ц. 1 р. 75 к.

Материалы к совещанию по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. — Рыбинск, 1969. ц. 1 р.

Волга — 1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Материалы Первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги. — Куйбышев, 1972. ц. 2 р. 84 к.

Водные малошетинковые черви. Материалы Второго Всесоюзного симпозиума. Борок, 27—30 июня 1972 г. — Ярославль, 1972. ц. 0—36 к.

Поведение водных беспозвоночных. Материалы Второго Всесоюзного симпозиума в Борке. Октябрь, 1975 г. (тезисы докладов).

Первая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежноводным растениям (тезисы докладов). — Борок, 1977. ц. 2 р. 47 к.

Экологические исследования Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. — Л.: Наука, 1982. ц. 3 р.

Экология водных организмов Верхне-Волжских водохранилищ. — Л.: Наука, 1982. ц. 1 р. 90 к.

Гидробиологические характеристики водохранилищ Волжского бассейна. — Л.: Наука, 1982. ц. 1 р. 40 к.

Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. — Ярославль, 1982. ц.

Буторин Н. В., Курдина Т. Н. и Бакастов С. С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. — Л.: Наука, 1982. ц. 2 р. 30 к.

Эти издания можно получить наложенным платежом. Заказы направлять по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, поселок Борок, Институт биологии внутренних вод АН СССР, Библиотека.

В 1982 году выйдет из печати книга: М. Н. Иванова. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. — Рыбинск, 1982.

В монографии описаны результаты исследования биологических и морфологических особенностей популяций пресноводных корюшек, населяющих волжские водохранилища и озера Северо-Запада СССР. Показано, что признаки, характеризующие популяции корюшкового и снеткового типа, определяются продолжительностью жизни рыб в отдельных водоемах. Решается дискуссионный вопрос о целесообразности выделения снетковых популяций в самостоятельный таксон.

Издание рассчитано на зоологов, ихтиологов и работников рыбной промышленности.

Главный редактор

доктор биологических наук А. В. МОНАКОВ

Ответственный редактор

доктор биологических наук А. Г. ПОДДУБНЫЙ

АК 01686

Заказ 1396. Тираж 1000.

Типография № 2 Росглавполиграфпрома, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.