Беляев В.И.

ОЦЕНКА РОСТА И ДИНАМИКИ ФОРМЫ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ С ПОЗИЦИИ ЗАКОНА ГЕОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА

ВИНИТИ

/ДЕПОНИРОВАННАЯ РУКОПИСЬ/

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

УДК 591.134+591.4+597

№4212-85 Dep

В.И.Беляев

ОЦЕНКА РОСТА И ДИНАМИКИ ФОРМЫ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ С ПОЗИЦИИ ЗАКОНА ГЕОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА

Свердловск
1985

ВВЕДЕНИЕ

Представления о способах оценки роста животных на протяжении отдельных промежутков времени или всей жизни в достаточной мере полно освещены и систематизированы в работах отечественных авторов /13,15,16,25,28,39/. Основная задача, которую ставили и продолжают ставить перед собой исследователи, заключается в получении таких формализованных кривых роста, которые бы детально описывали рост животных по результатам наблюдений. Такая формализация экспериментальных данных разными кривыми позволяет использовать для количественной оценки роста параметры соответствующих уравнений (характеристика роста, константа роста, удельная скорость роста и т.д.).

Знакомство с литературой по вопросам изучения роста разных представителей растительного и животного мира позволяет сделать одно важное заключение. Его смысл состоит в том, что все без исключения попытки эмпирического описания роста растений и животных базируются только на экспериментальных данных по их росту. В работах по изучению роста исключен элемент прогноза, то есть такая ситуация, при которой кривые роста строились бы не только по результатам измерения объектов, но и по уравнениям, соответствующим некоторым заданным условиям роста этих объектов.

Считается общепринятым, чтобы эмпирические кривые как можно более строго описывали экспериментальные данные. Из невозможности описать такие данные какой-либо одной математической кривой или, наоборот, описывать той же кривой лишь отдельные участки экспериментальных кривых, вероятно, и возникло первоначальное суждение о периодичности процесса роста животных /39/, его разнонаправленности на разных стадиях онтогенеза.

Стало правилом анализировать рост животных в той форме, в какой он отражался измерениями. Такая традиционность в изучении роста - по результатам измерений животных, не позволяла сформулировать вопрос - что было бы, если бы у всех животных в изучаемой группе (популяции) рост размерных характеристик и массы тела протекал таким образом, чтобы сохранялась неизменной и форма их тела и место, занимаемое каждым из них в раз-

мерном ряду. Количественно оценив рост этакой эталонной группы животных – от исходных (первоначально измеренных) размеров до размеров, которые животные, росшие в естественных условиях, имели в моменты промежуточных измерений и достигли по завершению исследований, мы могли бы провести сравнение ожидаемых и наблюдаемых результатов роста. То есть, мы имели бы возможность оценить изменение формы и массы тела у животных изучаемой совокупности в процессе увеличения размеров их тел. Методической стороне решения поставленных вопросов и посвящена настоящая работа. Предполагается, что выдвинутые и обсуждаемые ниже принципы роста могут быть основополагающими в количественной оценке явлений роста большинства позвоночных животных. Использованный здесь экспериментальный материал по росту молоди карпа в вырастных прудах имеет лишь иллюстративное значение в обеспечении наглядности развиваемых представлений.

I. ЗАКОН ГЕОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА И ЕГО ПРОЯВЛЕНИЕ В МОДЕЛИ ИЗОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА

Прежде всего попытаемся выяснить – каким образом, увеличивая размеры тел животных исходной выборочной совокупности, возможно сохранить в неизменном виде и форму их тел, и исходную размерную иерархию в группе. Для этого требуется рассмотреть и сформулировать: принцип сохранения исходной формы тела при изменении его размеров, закон роста группы тел, реализуемый на основе правила трансформации на метрической шкале плотности исходного выборочного распределения одного показателя и правила трансформации на плоскости прямоугольных координат совокупности точек (x_i; y_i) двух показателей, либо трансформации в n-мерном пространстве системы координат совокупности точек (x_i; y_i; z_i; ....; k_i) n показателей – результатов измерений животных исходной пробы.

Известно, например, что строение любого физического тела можно охарактеризовать некоторым числом показателей, количественную выраженность (определенность) которых возможно оценить с помощью единиц измерения длины, поверхности и объема. Из громадного разнообразия природных тел рассмотрим

группу тел, одинаковых по форме строения. Тела такой группы, отличающиеся друг от друга линейными размерами, площадью поверхности и объемом, называются геометрически подобными, если у каждого из них одинаковы относительные значения показателей, выраженных одноименными единицами измерения. Так, например, в группе разных по размерам, но геометрически подобных n параллелепипедов, для всех фигур численно одинаковы значения каждого из одноименных индексов: ширина фигуры к ее длине, высота к длине, высота к ширине и т.д.

Но природные тела никогда не бывают полными геометрическими аналогами. Практически всегда в выборочных совокупностях рыб и других животных одного вида, в которых животные могут быть одного календарного возраста и даже потомками одних родителей, можно встретить двух и более особей с примерно одинаковой длиной тела, но несколько разными: высотой, толщиной, весом тела. Не говоря о группе, в природе не существует и двух строго одинаковых по размерам тел. Последнее в полной мере распространяется на организмы любой выборки из изучаемой совокупности животных одного вида. В связи с этим, количественная (статистическая) оценка промеров тел животных базируется на математической теории распределений.

Считается общепризнанным, например, что все мерные показатели, выраженные в единицах метрической системы, распределены по нормальному закону. Поэтому основными мерами плотности распределения X_i значений какого-либо биологического показателя на метрической шкале являются средняя арифметическая ($\bar{M}x_i$) - параметр расположения и среднее квадратическое отклонение (σ_{x_i}) - параметр масштаба /36/. Последнее используется также в форме ошибки средней арифметической.

Изучая рост группы животных одного вида, биолог прослеживает динамику средних арифметических значений разных показателей, оценивает величину их изменений. Однако, не отдавая себе в этом отчета, он невольно прослеживает и трансформацию на метрической шкале распределений каждого из показателей и интегральной составляющей единичных распределений разных показателей - совместного распределения всех показателей, как отражения во времени динамики распределения геометрических форм, являющихся группой изучаемых объектов. Интересно, что

принимая аксиоматично, как должное, подчиненность всех мерных показателей нормальному закону, исследователь полностью упускает из виду количественную сторону процесса роста и оказывается просто не в состоянии объяснить, как, в соответствии с каким законом осуществляется трансформация распределений признака на метрической шкале единиц измерения по мере роста изучаемых биологических объектов.

Известно, например, что "При измерении параметра μ и постоянном σ кривая $y = f(x)$ будет смещаться вдоль оси OX, при этом форма ее не изменяется" /2/, где $f(x)$ - функция нормального закона, μ - математическое ожидание, σ - стандартное отклонение. Однако, при соблюдении цитированного условия значение коэффициента вариации (C_{x_i}) должно закономерно уменьшаться: при $\mu \to \infty$ $C_{x_i} \to 0$. Как согласуется приведенный пример трансформации кривой нормального распределения с действительностью? Показано, например, что существует обратная связь между размером признака и степенью его варьирования /35/. Тем не менее, при росте животных величины C_{x_i} в рядах распределений x_i значений разных показателей, даже при значительном колебании, остаются достаточно высокими /см., например, 3/. Можно предположить, что помимо только что отмеченных причин небиологического характера /35/, под воздействием которых вроде бы должны уменьшаться значения σ, существуют причины, обуславливающие увеличение σ распределений x_i по мере роста биологических объектов. То есть, в процессе увеличения (роста) объектов исследования, исходное распределение x_i должно как бы "расползаться". Это действительно так, и в последнем мы убеждаемся всякий раз, когда оцениваем разности между крайними x_i вариантами и $\bar{M}_{x_i}$ в выборочных распределениях самых разных мерных показателей, построенных по материалам измерения проб животных, отловленных из природных совокупностей изучаемых нами видов в процессе их роста. Что представляет собой закономерность, зрительное восприятие которой ощутимо, но смысл скрыт от наблюдателя? На наш взгляд, ее можно расшифровать, если принять, что любое исходное распределение x_i значений какого-то конкретного мерного показателя трансформируется на оси OX не арифметически - аддитивно, а геометрически - мультипликатив-

но. То есть, увеличение размеров тел животных осуществляется по закону геометрического роста.

Определение понятию "закон геометрического роста" мы приведем ниже, а сначала покажем, что подразумевается под термином геометрическая трансформация X_i значений признаков на метрической оси без изменения формы физических тел. Предположим, что имеется параллелепипед, значения признаков которого: длина, ширина, высота, известны. Чтобы получить геометрически подобный параллелепипед бо́льшего или меньшего размера, следует умножить или разделить на любое требуемое, но одно и то же число, исходные числовые значения всех измерений фигуры. Если же значения всех сторон исходной фигуры последовательно умножать или делить на n разных чисел - образуется две группы геометрически подобных фигур, больших и меньших по размерам, чем первоначальная фигура. Геометрическая трансформация значений признаков одной исходной фигуры в трехмерном пространстве системы прямоугольных координат осуществлена. В итоге, для каждого из трех признаков, характеризующих всю совокупность полученных фигур, на любой из осей трехмерного пространства координат можно построить плотность распределения его X_i значений.

Механизм воспроизведения (воссоздания) больших или меньших по размеру геометрических аналогов одного физического тела рассмотрен не случайно. Геометрические аналоги - разноразмерные копии исходной фигуры, они ее производные. Животные разных видов тоже являются физическими телами. При этом, крупное (взрослое) животное вырастает (воспроизводится) из животного меньшего размера. Ясно, что форма тела любого живого существа намного сложнее формы физического тела - параллелепипеда. Кроме того, в процессе онтогенеза форма тела животных может существенно изменяться. Несомненно одно - по мере увеличения размеров тела растущего животного физическое сходство формы его тела на близких друг от друга моментах времени роста сохраняется. То есть, в основе роста - необходимого для существования биологического вида процесса изменения размерных характеристик тела животных, усматривается тот же самый механизм воспроизведения и сохранения исходной формы физического тела. В соответствии с каким законом осу-

ществляется действие рассмотренного механизма?

Отдельное физическое тело или группа физических тел, одинаковых по природе своего происхождения, внешнему и внутреннему строению, растут по закону геометрического роста, если увеличение значений всех показателей, выраженных одноименными единицами измерения и отражающих особенности строения их тел, происходит мультипликативно, а значения каждого из показателей увеличиваются в одно и то же число раз на отрезке времени между двумя смежными измерениями этих тел. В результате такого увеличения отдельное физическое тело или группа физических тел остаются геометрическими аналогами предшествующих - исходных тел, со всеми присущими исходным телам особенностями строения. В этом заключается основной смысл понятия - закон геометрического роста.

Порядок образования группы геометрически подобных фигур показан выше. Там же отмечалось, что в любой выборке животные одного вида различаются размерами тел и геометрически подобны по форме тел лишь приближенно. Поэтому наша дальнейшая задача состоит в том, чтобы выяснить, каким образом, в соответствии с определением геометрического роста, будет осуществляться совместное увеличение (рост) группы (выборки) животных. Иначе говоря, нам предстоит трансформировать в n - мерном пространстве системы координат n распределений X_i значений показателей, отражающих строение (форму тел) животных исходной выборки. Очевидно, для того, чтобы количественно оценить суть происходящего, необходимо, чтобы наборы X_i значений каждого из показателей описывались кривой какого-либо одного статистического распределения.

Следовательно, прежде чем приступить к трансформации хотя бы одного набора X_i значений того или иного признака на метрической шкале, требуется выбрать тип статистического распределения для аппроксимации исходной выборки X_i этого признака. Кроме того, цель наших общих рассуждений сводится не только к тому, чтобы показать, как в результате трансформации исходного выборочного распределения (X_{i1}) одного признака на разные участки метрической шкалы получаются геометрически подобные распределения X'_{i2}, X'_{i3}, ..., X'_{in}. Мы ставим целью приблизить общую ситуацию к конкретным явле-

ниям, то есть так переносить исходное распределение X_{i1}, чтобы оно максимально совпадало с любым истинным распределением значений того же признака, построенным по результатам измерения другой пробы животных и расположенным на другом участке метрической шкалы. Только так мы можем оценить изменения в форме тел у изучаемых организмов за периоды времени между смежными измерениями или иными интервалами времени их роста в условиях среды обитания.

Исходная и последующие пробы животных, отобранные из природной совокупности через определенные промежутки времени, обычно состоят из разных особей. По классификации Ричардса и Кэвене такие сборы относятся к данным типа С /42/. Следовательно, трансформацию исходного выборочного распределения X_{i1} на любое истинное распределение значений показателя другой пробы животных будем проводить путем совмещения значений параметров этих распределений, призванных характеризовать среднюю количественную определенность значения признака.

Выбор средних зависит от того, какое теоретическое распределение использовано для аппроксимации выборочных распределений X_i. По традиции следовало бы принять, что X_i значения таких показателей как длина, ширина, высота тела и т.д. во всех выборках нужно аппроксимировать только нормальным распределением /2,31/. Согласно другой точке зрения, величины, характеризующие изменение каких-либо показателей во времени, должны быть мультипликативными /22/. Из определения закона геометрического роста следует, что для его выполнения отдельные варианты необходимо умножать на какое-то число, а не увеличивать на это число. То есть, если принять, что рост животных осуществляется в соответствии с законом геометрического роста, тогда все X_i значения показателей в выборках должны аппроксимироваться кривой логнормального распределения и выборочной средней X_i должна быть средняя геометрическая /34/.

Средняя геометрическая из абсолютных чисел значения в статистике не имеет, поскольку эта средняя из отношений /26,34/. Но ее можно представить в форме средней арифметической логарифмов x_i : $\ln \tilde{M}_{x_i} = \sum \ln x_i / n$, где $\tilde{M}_{x_i}$ - средняя геометрическая /36/. Однако, значительно нагляднее,

например, зрительно оценивать длину тела рыб или длину черепа млекопитающих в абсолютных числах, а не в логарифмах этих чисел. Последние же можно использовать для статистической оценки, например, сходства или различия величин, выраженных в абсолютных числах, пусть даже и в форме средних геометрических. Возможно, это не самый удобный - но конкретный способ отражать рост животных. В биологической практике применения математических методов встречаются, на наш взгляд, менее определенные варианты использования теории распределений. Так, например, средние значения разных мерных показателей принято выражать средней арифметической - параметром нормального распределения X_i . По средним арифметическим и их ошибкам сравнивают разные выборки X_i одноименных показателей. Когда те же самые выборки X_i значений одного показателя в совокупности с выборками y_i , Z_i и т.д. значений других показателей используют в корреляционном, регрессионном, дисперсионном анализе - данные логарифмируют. Считается удобным представлять получаемые зависимости в линейном виде. Однако, логарифмированием утверждается тот факт, что нормально распределены $\ln x_i$, а не x_i ! Итак, при решении разных задач одни и те же исходные данные, как это ни странно, аппроксимируют разными теоретическими распределениями.

В настоящей работе было принято решение аппроксимировать логнормальным теоретическим распределением все выборки X_i разных мерных показателей, отражающих размеры и элементы строения тел животных в различные моменты времени их роста. Поскольку для тех же целей в биологии повсеместно используется нормальное распределение, мы посчитали уместным выяснить и показать, какие значения будут принимать выборочные средние квадратические отклонения (σ_{x_i}) и коэффициенты вариации (C_{x_i}), если выборку x_i значений одного мерного показателя, по традиции аппроксимированную нормальным распределением, трансформировать на метрической оси в соответствии с законом геометрического роста.

Предположим, что в нашем распоряжении имеются результаты измерения длины тела рыб, пробы которых отбирались из изучаемой природной группы (популяции) через какие-то равные промежутки календарного (астрономического) времени (день,

декада, месяц и т.д.). Для всех x_i значений длины тела рыб каждой пробы мы вычислили параметры логнормального и нормального распределений. Перенос x_{i1} вариант исходного выборочного распределения (первой пробы) с параметрами $\bar{M}_{x_{i1}}$ или $\tilde{M}_{x_{i1}}$ ($\tilde{M}_{x_{i1}}$ - средняя геометрическая, $\bar{M}_{x_{i1}}$ - средняя арифметическая длина) на участки метрической оси, числовые значения которых соответствуют значениям длины тела рыб в выборочных распределениях второй и последующих пробах, провели последовательно, умножая каждый из x_{i1} на величины $\tilde{M}_{x_{i2}}/\tilde{M}_{x_{i1}}$, $\tilde{M}_{x_{i3}}/\tilde{M}_{x_{i1}}, \ldots, \tilde{M}_{x_{in}}/\tilde{M}_{x_{i1}}$ и $\bar{M}_{x_{i2}}/\bar{M}_{x_{i1}}$, $\bar{M}_{x_{i3}}/\bar{M}_{x_{i1}}, \ldots, \bar{M}_{x_{in}}/\bar{M}_{x_{i1}}$.
Для вновь созданных совокупностей $x'_{i2}, x'_{i3}, \ldots, x'_{in}$ рассчитали параметры логнормального и нормального распределений.

Проведенные расчеты показали, что средние квадратические отклонения ($\sigma_{\ln x_{i1}}$) исходного выборочного распределения и его геометрических аналогов с $\tilde{M}_{x_{i2}}, \tilde{M}_{x_{i3}}, \ldots, \tilde{M}_{x_{in}}$ оказались одинаковыми по величине:

$$\sigma_{\ln x_{i1}} = \sigma_{\ln x'_{i2}} = \ldots = \sigma_{\ln x'_{in}} \quad (1)$$

Изменение величины параметра масштаба ($\tilde{M}_{x_i}$) от $\tilde{M}_{x_{i1}}$ до $\tilde{M}_{x_{in}}$ не привело к изменению значения параметра формы ($\sigma_{\ln x_i}$) исходного выборочного распределения x_{i1}, аппроксимированного логнормальным теоретическим распределением.

Перенос x_{i1} исходного выборочного распределения, аппроксимированного нормальным распределением, от его среднего арифметического $\bar{M}_{x_{i1}}$ к разным $\bar{M}_{x_{i2}}, \bar{M}_{x_{i3}}, \ldots, \bar{M}_{x_{in}}$ и анализ вычисленных значений σ_{x_i} и C_{x_i} полученных распределений показал, что для всех этих распределений величины коэффициентов вариации были одинаковы: $C_{x_i} = const$ (2), то есть

$$\frac{\sigma_{x_{i1}}}{\bar{M}_{x_{i1}}} = \frac{\sigma_{x_{i2}}}{\bar{M}_{x_{i2}}} = \ldots = \frac{\sigma_{x_{in}}}{\bar{M}_{x_{in}}} \quad (3)$$

Во сколько раз увеличивались отдельные x_i и средняя арифметическая исходного распределения x_{i1}, во столько же раз увеличивалось его среднее квадратическое отклонение. То есть, по мере перемещения на метрической оси исходное распределение "расползалось".

Для понимания сути происходящего воспользуемся простым примером. Пусть имеется три геометрически подобных параллелепипеда, у которых длина фигур - размер одного из ребер - 10, 20 и 30 см, соответственно. Средняя длина этого ребра (равная длине ребра средней по размерам фигуры) для трех фигур равна 20 см. Увеличим длину всех фигур в пять раз. Ясно, что для сохранения исходного геометрического подобия фигур, размер двух других ребер (ширину и высоту) каждой из исходных фигур также следует увеличить в пять раз. Длина новых фигур будет 50, 100, 150 см, соответственно. Средняя арифметическая - длина средней по размерам фигуры, окажется равной 100 см. В исходной группе длина средней по размеру фигуры отличалась от длины двух других фигур на 10 см. Во вновь сформированной группе тел линейная разница по длине между средней и крайними фигурами увеличилась до 50 см. Иначе говоря, увеличение линейных расстояний между средней арифметической длиной и отдельными x_i в выборке и, как следствие, увеличение σ_{x_i} обусловлено ростом фигур в соответствии с законом геометрического роста.

Геометрическая трансформация выборочного распределения на метрической оси осуществлена. Ясно, что представленная модель - идеальный пример роста животных природной совокупности. В действительности отдельные животные в такой группе растут с несколько разной скоростью. Форма тел животных также не остается постоянной и с увеличением размеров тел логично предполагать ее изменение соответственно условиям обитания вида.

Практическая значимость модели, на наш взгляд, заключается в методической стороне вопроса количественной оценки роста животных. Чтобы оценить различия в длине, весе тела или другим показателям в двух или нескольких выборках животных одного вида, x_i значения показателей принято аппроксимировать нормальным распределением и использовать t-критерий Стьюдента или F-критерий Фишера. Разобранный пример увеличения размерных характеристик показателей по закону геометрического роста убедительно показывает, что прямое использование t-критерия Стьюдента и F-критерия Фишера возможно только после логарифмирования исходных данных. В этом плане никогда

не ошибаются математики, так как всегда работают с логарифмами чисел. Однако, логарифмируя исходные данные, они преследуют иные цели – представляют в линейной форме криволинейные зависимости.

По-видимому, транспонирование x_i в $\ln x_i$ следует проводить не только для того, чтобы устранять криволинейность связи переменных при изучении биологических процессов или отдельных явлений /17/, но, прежде всего – в соответствии с мультипликативным характером изменения величин показателей, отражающих рост животных.

До сих пор мы перемещали на одной из осей прямоугольных координат плотность выборочного распределения x_i одного какого-то показателя. Рассмотрим теперь, как трансформировать по закону геометрического роста плотность совместного выборочного распределения $i-x$ значений двух показателей на плоскости прямоугольных координат.

Если на оси ОХ отложить значение одного показателя (длины тела, например), а на оси ОУ – значение другого показателя (ширины тела), на плоскости координат их совместное значение можно обозначить точкой с координатами (x_i ; y_i). Последовательно откладывая на оси ОХ разные значения длины, а на оси ОУ – соответствующие им значения ширины, на плоскости координатных осей можем построить совокупность точек – эллипс рассеивания точек (x_i ; y_i), отражающую все совместные значения длины и ширины тела у животных исходной или любой другой выборки. Аналогичным образом можно построить в трехмерном или представить в n-мерном пространстве отдельные точки или группы точек, соответствующие трем или n значениям разных показателей.

Наша задача состоит в том, чтобы, увеличивая x_i , y_i , z_i и так далее, то есть увеличивая размеры исходных тел, сохранять в неизменном виде их первоначальные пропорции. В качестве примеров рассмотрим движение на плоскости координат одной точки (x_{i1} ; y_{i1}) – совместное значение длины (x_{i1}) и высоты тела (y_{i1}) рыбы.

Увеличим x_{i1} и y_{i1} мультипликативно – в K раз:

$$x_{i1} \cdot K = x'_{i2}; \quad y_{i1} \cdot K = y'_{i2}, \quad \text{откуда} \quad \frac{x'_{i2}}{x_{i1}} = \frac{y'_{i2}}{y_{i1}} .$$

Аналогично увеличим x_{i1} и y_{i1} в α раз: $x_{i1}\cdot\alpha = x'_{i3}$; $y_{i1}\cdot\alpha = y'_{i3}$ и $\frac{x'_{i3}}{x_{i1}} = \frac{y'_{i3}}{y_{i1}}$. Полученные отношения переменных прологарифмируем. Исходная (x_{i1}; y_{i1}) и вновь образованная точки (x'_{i2} ; y'_{i2}), (x'_{i3} ; y'_{i3}) на плоскости координат расположатся на прямой, проходящей через начало координат. Тангенс угла наклона прямой к оси OX - $\frac{\ln y'_{i2} - \ln y_{i1}}{\ln x'_{i2} - \ln x_{i1}}$ или $\frac{\ln y'_{i3} - \ln y_{i1}}{\ln x'_{i3} - \ln x_{i1}}$ является параметром α общеизвестного степенного уравнения $y = Bx^{\alpha}$ (4). Используя понятие "изометрический рост" /41/, можно конкретно показать, каким должен быть α в уравнении (4), если переменные x_i и y_i выражены одноименными и разноименными единицами измерения.

Длину головы, длину, ширину, высоту тела рыб обычно измеряют в единицах длины. При "изометрическом росте" в уравнении (4), отражающем, например, изменение высоты тела (y_i) при изменении его длины (x_i) α = 1. Связь между двумя показателями, один из которых (x_i) выражен в единицах измерения длины, а другой (y_i) - в единицах измерения поверхности, описывается уравнением (4) с α = 2. У группы подобных фигур соотношение между любым линейным промером (x_i) и объемом (y_i) тел (~ весом тел животных) описывается (4) с α = 3.

Значение параметра B уравнения (4) с α = 1, 2, 3 можно вывести из определения регрессии - такого геометрического места точек, в каждой из которых отношение значения ординаты (y_i) к значению абсциссы (x_i) в степени α есть величина постоянная. То есть, при известном α параметр B прогностической регрессии для точки, расположенной на плоскости координат, можно определить по ее значениям x_i и y_i . А теперь, задавая конкретные значения x_i , по уравнению (4) можно трансформировать эту точку (x_i ; y_i) на плоскости координат. Аналогичным образом можно трансформировать любую из точек (x_{i1}; y_{i1}) исходной выборки, в том числе и точку ($\tilde{M}x_{i1}$; $\tilde{M}y_{i1}$). В разобранном выше случае, например, когда x_i и y_i выражены в единицах измерения длины, линиями движения точек (x_{i1} ; y_{i1}) исходной выборки на плоскости координат будут расходящиеся веером прямолинейные регрессии.

Изучение морфологии широко распространенных видов живот-

ных, в частности рыб, всегда связано с рядом трудностей. Одна из них возникает в том случае, когда в отдельных выборках животные изучаемого вида, добытые в разных частях ареала, различаются по размерам тела. Например, в пределах бассейна реки Оби поднимающиеся на нерест в разные нерестовые притоки особи пеляди существенно отличаются по размерам тела /7,I0/. Поэтому, чтобы как-то уравнять разницу в средних размерах рыб из разных нерестовых рек, то есть исключить возможное влияние размерной изменчивости, для анализа, если позволяют условия сбора материала, отбирают в среднем одинаковых по длине тела рыб. Последнее бывает невозможно осуществить, когда пробы рыб и других животных отбирались случайным образом. В этом случае для того, чтобы устранить влияние различий в размере тел животных из разных выборок, исходные данные индексируют. Линейные промеры тел - индексируют к длине тела, длине головы - у рыб, кондилобазальной длине черепа - у млекопитающих. Вес тела индексируют к длине тела в степени три или около трех, вес внутренних органов - к весу тела и т.д. /I,32,37,40/.

Приведенная выше иллюстрация модели трансформации выборочной совокупности (x_{i1} ; y_{i1}) позволяет проводить прямой морфологический анализ рыб и других животных, различающихся размерами тел. При этом, для оценки средних различий в строении тел животных разных проб совсем не обязательно осуществлять трудоемкую операцию по трансформации на плоскости координат каждой из точек (x_{i1} ; y_{i1}), принадлежащих одной выборке животных, в область расположения точек (x_{i2} ; y_{i2}), отражающих соотношение тех же самых показателей у животных другой выборки. Достаточно использовать исходные расчетные значения показателей каждой пробы - средние геометрические ($\tilde{M}_{x_i} = anti\ln\left[\sum \ln x_i / n\right]$) и ($\tilde{M}_{y_i} = anti\ln\left[\sum \ln y_i / n\right]$), их ошибки ($m_{x_i} = anti\ln\left[\frac{\sigma \ln x_i}{\sqrt{n}}\right]$) и ($m_{y_i} = anti\ln\left[\frac{\sigma \ln y_i}{\sqrt{n}}\right]$), а также уравнение (4).

Алгоритм установления различий в соотношении показателей x и y у животных двух разных проб сводится к следующему. Пусть, например, показатель X ("аргумент") - длина

тела, У ("функция") - вес тела животных в двух выборках, при этом животные во второй выборке в среднем крупнее, чем в первой выборке. Средние геометрические длина и вес тела у животных первой выборки: $\tilde{M}_{xi1} \overset{x}{\%} m_{xi1}$; $\tilde{M}_{yi1} \overset{x}{\%} m_{yi1}$, второй выборки: $\tilde{M}_{xi2} \overset{x}{\%} m_{xi2}$; $\tilde{M}_{yi2} \overset{x}{\%} m_{yi2}$. Точки ($\tilde{M}_{xi1}$; $\tilde{M}_{yi1}$) и ($\tilde{M}_{xi2}$; $\tilde{M}_{yi2}$) являются геометрическими центрами эллипсов рассеивания точек (x_{i1} ; y_{i1}) и (x_{i2} ; y_{i2}) первой и второй выборок.

Трансформируем выборочное распределение x_{i1} по метрической оси ОХ таким образом, чтобы оно максимально наложилось на распределение x_{i2} второй пробы животных. Как отмечалось выше, для этого следовало бы каждое из x_{i1} значений длины тела умножить на $\tilde{M}_{xi2}/\tilde{M}_{xi1}$. Эту операцию мы проводить не будем, так как трансформируемое распределение x_{i1} и распределение x_{i2} совместятся максимально в точке $\tilde{M}'_{xi1}=\tilde{M}_{xi2}$, где $\tilde{M}'_{xi1}$ - средняя геометрическая трансформированного выборочного распределения длины тела первой пробы животных. Из соотношения I (см.выше) следует, что при геометрической трансформации распределения x_i по оси ОХ величина ошибки средней геометрической этого распределения в любой точке оси ОХ есть величина постоянная. Чтобы вычислить прогностическое значение $\tilde{M}'_{yi2}$, воспользуемся средними геометрическими $\tilde{M}_{xi1}$ и $\tilde{M}_{yi1}$ первой пробы. Условие "изометрического роста" x_{i1} и y_{i1} будет выполняться, если в уравнении (4) α = 3. Значение параметра В в уравнении (4) должно быть: $B = \tilde{M}_{yi1}/(\tilde{M}_{xi1})^3$. В целом, уравнение (4) для отыскания точки $\tilde{M}'_{yi2}$ примет вид: $\tilde{M}'_{yi2}=\frac{\tilde{M}_{yi1}}{(\tilde{M}_{xi1})^3}\cdot\tilde{M}^3_{xi2}$. В результате трансформации на новом месте расположения на плоскости координат совместное распределение (x'_{i2} ; y'_{i2}) будет иметь координаты ($\tilde{M}_{xi2} \overset{x}{\%} m_{xi1}$; $\tilde{M}'_{yi2} \overset{x}{\%} m_{yi1}$), так как $\tilde{M}'_{xi1} = \tilde{M}_{xi2}$. Разность ($\tilde{M}'_{yi2}-\tilde{M}_{yi2}$) покажет, различаются ли животные первой и второй пробы по соотношению x_i и y_i.

Как видим, алгоритм оценки средних различий в соотношении двух показателей, отражающих элементы строения тел жи-

вотных в разных пробах, оказался максимально простым в исполнении. Вместе с тем, создается ощущение, что его практическая приложимость как бы обусловлена принятым решением аппроксимировать выборочные распределения мерных показателей кривой логнормального распределения (нормально распределены логарифмы чисел). По-видимому, требуется показать, что принятый за основу роста принцип мультипликативного изменения величин показателей, помимо своей логической определенности, проявляется и в результатах измерения животных.

Из литературных источников известно, например, что логнормальное распределение успешно используется в практике биологических исследований /2,29/. Логической предпосылкой его применения (мультипликативность роста не подразумевается/ могут служить многочисленные работы по росту разных видов рыб и других водных животных. Смысл предпосылки заключается в том, что при определенных условиях роста объектов наблюдения кривые, отражающие распределение личинок рыб по этапам развития, размерный или весовой состав молоди и взрослых рыб в изучаемых совокупностях, положительно асимметричны. Причины возникновения положительной асимметрии кривых распределений разных показателей у рыб наиболее полно обобщены и всесторонне проанализированы в работе Г.Д.Полякова /30/. В работах, выполненных в плане исследования действий "эффекта группы" и "метаболического фона" в популяциях водных животных, размерная и весовая дифференциации животных представлена особо контрастно (см.обзор 38/. Обширность литературных сведений о феномене "положительная асимметрия" кривых распределений разных мерных показателей, а также собственные наблюдения за ростом личинок и молоди карпа в условиях прудовых хозяйств /4/, позволяют считать это явление правилом, по крайней мере объективно отражающим наиболее общую закономерность роста отдельных генераций водных животных на отрезке времени их жизни с момента перехода личинок на питание внешними кормами и до момента массового наступления половой зрелости.

Следует подчеркнуть, что во всех без исключения литературных источниках "положительная асимметрия" зарегистрирована в тех случаях, когда для выборочных распределений x_i значений показателей рассчитывались параметры нормального

распределения. То есть предполагалось, что x_i значения мерных показателей распределены нормально. Можно ли считать это свидетельством тому, что в случае "положительной асимметрии" выборочного распределения x_i, логарифмы x_i распределены нормально? Ответить на данный вопрос попытаемся на примере материалов наблюдений по росту молоди карпа в рыбоводном пруду.

Сеголетки карпа выращивались в вырастном пруду Билейского рыбопитомника Свердловской области в летний период 1975 года. Пробы молоди (по 50 экз.) отбирались ежедекадно, при контрольном облове пруда мелкоячеистым неводом. Анализ соотносительной динамики длины, высоты, толщины и веса тела у молоди проводится по материалам ее измерений на протяжении семи декад роста.

Первоначально, для каждого из 28 выборочных распределений x_i четырех показателей вычислили параметры нормального распределения: среднюю арифметическую, среднее квадратическое отклонение и коэффициент асимметрии (А). В пяти случаях из 28 асимметрия кривых оказалась отрицательной (от -0.03 до -0.39, отличие от нормальной кривой не достоверно). В 23 случаях асимметрия кривых выборочных распределений показателей была положительной (от +0.05 до 2.22, в шести случаях отличие от кривой нормального закона следовало считать достоверным). Последнее позволило предположить, что по крайней мере в шести случаях не исключена вероятность распределения вариант в выборочных совокупностях по логнормальному закону.

Для выяснения закона распределения вариант в отдельных выборочных совокупностях был использован более строгий критерий - χ^2 Пирсона, значения которого вычислялись по методу равной вероятности /27/. Вначале было выдвинуто предположение, что x_i выборочных совокупностей распределены нормально, и для его проверки рассчитали значения χ^2. Аналогичным образом расчет χ^2 произвели из предположения, что выборочные x_i распределены логнормально.

Вычисленные значения χ^2 (на 5% уровне значимости) не позволили однозначно классифицировать ожидаемый тип распределения x_i. Лишь в одном случае выборочное распределение

по длине тела можно было считать нормальным (третий облов, A = -0.37; χ^2 = I9.6). Распределенными логнормально оказались значения веса тела у молоди в выборках пятого и шестого обловов (A= +0.7I; A= +0.98; χ^2 =20.2; χ^2 = I4.8) и длины тела у молоди в выборках второго и шестого обловов (A= -0.09; A= +0.76; χ^2 =I8.4; χ^2 =I8.4). Подчеркнем еще раз - значения коэффициента асимметрии (A) рассчитаны из предположения о нормальном распределении выборочных x_i ! В девяти случаях одни и те же выборочные распределения x_i были и нормальными и логнормальными (пять распределений по весу тела, три распределения по длине тела, одно распределение по высоте тела). Соответствие какому-либо из двух предполагаемых теоретических распределений определить не удалось для четырнадцати выборочных распределений. В эту группу вошли семь выборочных распределений по толщине тела, шесть распределений по высоте тела и одно распределение по длине тела у молоди в первом облове.

Итак, несмотря на кажущуюся неопределенность, результаты статистической проверки позволяют считать, что x_i в отдельных выборках разных мерных показателей, отражающих элементы строения тел молоди карпа, одинаково или большее число раз действительно были распределены по логнормальному закону. Последнее заключение и послужило основой для проведения анализа по оценке изменений в форме тела молоди карпа, происходящих по мере роста рыб в длину, с использованием расчетных параметров логнормального распределения.

Расчетная часть анализа представлена тремя таблицами. В табл.I помещены средние геометрические значения длины, веса, высоты и толщины тела молоди карпа, вычисленные по результатам измерения рыб в каждом из семи обловов пруда, проводимых ежедекадно, по мере роста молоди. В графы табл.2, со второго по седьмой обловы, помещены теоретически ожидаемые средние геометрические значения веса, высоты и толщины тела молоди. Их расчет осуществлен при помощи уравнения (4), в котором в качестве показателя-аргумента использовались средние значения длины тела (см.табл.I). В совокупности с измеренной средней геометрической длиной тела сеголетков, значения всех показателей в каждой из колонок табл.2 вос-

Таблица I

Средняя геометрическая длина (ℓ), вес (Q), высота (H) и толщина тела (B) у молоди карпа в подекадных обловах пруда

Показатели	Облова						
	I	2	3	4	5	6	7
ℓ, см	I.9I ± I.0I	4.43 ± I.02	5.40 ± I.02	6.40 ± I.02	7.45 ± I.02	7.50 ± I.02	8.34 ± I.02
Q, г	0.I6 ± I.05	2.66 ± I.05	5.06 ± I.055	8.92 ± I.06	I4.I8 ± I.05	I4.05 ± I.06	I9.23 ± I.05
H, см	0.5I ± I.02	I.53 ± I.02	I.88 ± I.02	2.3I ± I.02	2.78 ± I.02	2.69 ± I.02	2.99 ± I.02
B, см	0.28 ± I.04	0.78 ± I.02	I.02 ± I.03	I.I5 ± I.03	I.44 ± I.02	I.43 ± I.05	I.49 ± I.02

Таблица 2

Прогностические значения* среднего геометрического веса, высоты и толщины тела молоди во втором-седьмом обловах пруда

Показатели	Облова					
	2	3	4	5	6	7
Q, г	2.00 ± I.05	3.62 ± I.05	6.02 ± I.05	9.49 ± I.05	9.69 ± I.05	I3.32 ± I.05
H, см	I.I8 ± I.02	I.44 ± I.02	I.7I ± I.02	I.99 ± I.02	2.00 ± I.02	2.23 ± I.02
B, см	0.65 ± I.04	0.79 ± I.04	0.94 ± I.04	I.09 ± I.04	I.I0 ± I.04	I.22 ± I.04

Примечание: * - прогностические значения показателей, в совокупности с длиной тела (см.табл.I), воспроизводят средние пропорции тел молоди карпа первого облова.

производят, в среднем, ту же самую количественную определенность пропорций тела, которая была свойственна рыбам в первом облове пруда. Соответственно условию геометрической трансформации распределений X_i на метрической оси (см.выше соотношение I), ошибки средних геометрических всех показателей трансформированы без изменений.

Разности от сравнения средних геометрических - измеренных (см.табл.I) и теоретически ожидаемых (см.табл.2) значений веса, высоты и толщины тела, соответствующих определенной средней геометрической длине тела сеголетков в конкретные моменты времени их роста, помещены в табл.3 (верхняя цифра отдельной клетки таблицы). Достоверность каждой разности оценивалась t-критерием Стьюдента (нижняя цифра отдельной клетки таблицы), по логарифмированным значениям средних геометрических и их ошибок.

Таблица 3

Изменение исходных пропорций тела молоди карпа в процессе ее роста

Показатели	Обловы					
	2	3	4	5	6	7
Q , г	+0.66 +4.I3	+I.44 +4.62	+2.90 +5.I7	+4.69 +5.82	+4.36 +4.89	+5.9I +5.32
H , см	+0.35 +9.27	+0.44 +9.52	+0.60 +I0.74	+0.79 +II.94	+0.69 +I0.58	+0.76 +I0.47
B, см	+0.I3 +4.I5	+0.23 +7.67	+0.2I +4.I0	+0.35 +6.34	+0.33 +4.I9	+0.27 +4.53

Из табл.3 видно, что по мере роста молоди карпа в длину исходные пропорции их тел, в среднем, однонаправленно изменялись с первого по пятый обловы. Тело рыб утолщалось, увеличивалась его высота. В период с пятого по шестой обловы молодь практически не росла. В это время высокотелость рыб снизилась, они стали более прогонистыми. На последней декаде наблюдений сеголетки увеличили свой вес в среднем на 5.I8 г. При аналогичном изменении всех других показателей, тело рыб все же не восстановилось в тех пропорциях, которые были ему

свойственны в пятом облове. В целом, однако, в завершающем облове высота, толщина и вес тела у молоди, по отношению к длине тела, были выше, чем в первом облове пруда. Во всех случаях достоверность изменения исходных средних пропорций тел у сеголетков была значимой.

Таков краткий итог анализа по оценке динамики пропорций тел молоди карпа, происходившей на протяжении семидесяти дней ее роста в пруду. Вероятно, следовало бы выяснить, значения каких показателей на отдельных отрезках и в течение всего времени роста изменялись быстрее, а какие медленнее, то есть, что превалировало в процессе роста рыб - утолщение их тел или увеличение высокотелости. Ответить на эти и другие вопросы мы попытаемся в следующей главе. Здесь же отметим то главное, ради чего были написаны все предыдущие строки.

Впервые в практике исследований роста животных, если не считать одну попытку /6/, в настоящей работе результаты анализа соотносительного изменения значений разных показателей представлены в абсолютных, а не в относительных величинах. В итоге облегчено их зрительное осмысливание. Главное же заключается в том, что впервые взаимосвязаны логическая и прикладная сторона проблемы изучения и количественной оценки роста животных - мультипликативный характер роста живых организмов и логнормальность выборочных распределений измеренных значений разных мерных показателей. При этом, использование прикладных методов исследований утверждается логической определенностью картины роста животных, а не наоборот, как общепринято в практике. Следует обратить особое внимание на использование в анализе группового роста животных модели изометрического роста, которая представляется нам смысловым аналогом таких физических понятий, как идеальный газ, абсолютный ноль, черное тело.

2. МОДЕЛЬ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА

Как отмечалось выше (см.табл.3), исходная прогонистость тел у молоди карпа в среднем однонаправленно изменялась на протяжении пяти первых декад их жизни в вырастном пруду. Иначе говоря, строгое условие изометрического роста в той форме,

в какой мы его себе представляем, не выполнялось. Рост тела молоди в длину, ширину, высоту соответствовал скорее понятию аллометрический рост, то есть понятию такого типа роста животных, при котором значения показателей, отражающих соотносительное увеличение отдельных промеров тел в процессе роста организмов на каком-то промежутке времени, увеличивались по отношению друг к другу в разное число раз. Соотносительную динамику значений двух таких показателей принято описывать уравнением (4). Известны и другие типы роста животных. Однако, рассмотрение всех других типов роста, а также математических функций, пригодных для их аппроксимации, в нашу задачу не входит - все они достаточно хорошо описаны /I4,I6,25,28/. Здесь мы попытаемся выделить и обсудить лишь некоторые свойства математических соотношений и способов вычисления их параметров.

Все без исключения математические функции, используемые для количественного выражения процесса роста животных, являются функциональными зависимостями, то есть в таких соотношениях значения показателя y функционально зависимы от значений показателя x .

Вычисление параметров уравнений регрессии проводится при помощи метода наименьших квадратов (МНК) по моделям линейной регрессии или линейной корреляции, "...который по существу совпадает с методом максимального правдоподобия в случае нормально распределенных наблюдений" /I7, с.I99/. В этой же работе указано, что для применения МНК необходимо, чтобы связь между переменными x_i и y_i была линейной, а на с.206 приведены некоторые наиболее часто употребляемые для описания роста животных математические функции и методы их линеаризации. В частности, выпрямление кривой уравнения (4), при $\alpha \neq I$, может быть осуществлено путем логарифмирования исходных x_i и y_i . Итак, мы выделили два необходимых условия для применения МНК - линейность переменных x_i и y_i в регрессионной модели и распределенность значений каждой из переменных по нормальному закону. Проверим, как выполняется на практике второе условие.

Предположим, например, что требуется количественно оценить процесс роста группы изучаемых объектов, представляющих

собой популяцию животных одного вида. Рост животных популяции можно описать по результатам изменения во времени средних значений одного показателя - длины их тела, либо по результатам соотносительного изменения средних значений двух и более показателей (длине, высоте, весу тела и т.д.). Чтобы воспользоваться МНК, во всех случаях прежде всего требуется устранить криволинейность выбранной за основу теоретической связи переменных. Если в качестве аппроксимирующей функции использовать уравнение (4), то для линеаризации регрессии необходимо логарифмировать средние значения и показателя-аргумента, и показателя-функции и только после этой операции рассчитывать МНК параметры уравнения. При этом естественно, следует либо быть уверенным, либо хотя бы помнить о том, что используемые в регрессионной модели средние значения каждой из переменных описываются или должны описываться кривой нормального распределения.

Проверку последнего положения проводить не принято. В пособиях по биометрии или доказывают, или просто рекомендуют соглашаться с мнением, следуя которому исходные совокупности данных, с которыми работают биологи, во многих случаях хорошо описываются кривой нормального распределения /2,17,31 и мн.др./. В лучшем случае предложено как-то оценивать и устранять асимметричность выборочного распределения значений признака: правило 3σ, коэффициент асимметрии.

Итак, параметры α и B уравнения (4) можно рассчитать МНК после логарифмирования средних значений исходных данных. Следует ли из этого, что после операции логарифмирования средних появилась возможность для их описания кривой нормального распределения? Попытаемся выяснить, возможно ли вообще описать кривой нормального распределения совокупность средних значений или совокупность логарифмов средних значений какого-либо показателя, полученную по результатам измерения животных в разные моменты времени их роста.

Для примера обратимся к рядам измеренных значений времени. Временной ряд данных представляет собой совокупность последовательно увеличивающихся чисел - арифметическую прогрессию из выбранных для отсчета времени роста животных астрономических единиц измерения времени (день, декада, ме-

сяц, год и т.д.). Числа временного ряда не могут быть распределенными нормально. Поэтому, если требуется оценить рост животных по значениям какого-то одного показателя (длине тела, например), то есть использовать время в модели линейной регрессии в качестве аргумента - временной ряд данных принято кодировать. Отыскивают не среднее значение конкретного отрезка временного ряда, а скорее его центральное значение, по отношению к которому, при нечетном числе членов ряда, например, сумма отклонений первой степени всех других членов ряда равна нулю.

Наглядные примеры кодирования временных рядов разными авторами, при вычислении МНК параметров линейных регрессий, приведены в учебном пособии по биометрии /I7, с.202-205/. В тех же примерах дается порядок вычислений, осуществляемых с данными, представленными в модели линейной регрессии в качестве показателя-функции. Видим, что в основу вычислений положены фундаментальные теоретические представления о нормальном распределении независимых случайных величин. С точки зрения математика, вероятно, следует согласиться с авторами в том, что в модели линейной регрессии каждому значению аргумента x_i (время) может соответствовать совокупность случайных величин y_i, независимых и нормально распределенных с параметрами μ_i и σ_i^2 /I7, рис.48, с.I92/. С точки зрения практика, однако, когда им по модели линейной регрессии вычисляется среднее арифметическое значение показателя-функции по средним арифметическим его значениям в разных выборочных совокупностях, все же возникает вопрос - каков закон распределения выборочных средних? В этой связи, возникает и другой вопрос - что представляет собой среднее арифметическое из средних арифметических выборочных распределений признака - математическое ожидание генеральной совокупности всех значений (промеров) данного признака?

Предположим, что в нашем распоряжении имеются результаты измерений одного какого-то показателя, характеризующего размер животных в популяции. Промерены все животные данной популяции, численность которой составляет I0 000 особей. Допустим, далее, что все x_i значения показателя в генеральной совокупности распределены нормально с параметрами

μ_i и σ_i^2 . Если теперь из всей совокупности промеров отбирать случайным образом (наудачу) по 100 промеров, а затем для каждой выборки рассчитать среднее арифметическое - вероятно, можно согласиться с тем, что выборочные средние могут быть распределены нормально.

Последнее возможно, если рассматривается статическая модель генеральной совокупности признака, когда все особи в популяции промерены одновременно. Рост животных - процесс увеличения во времени жизни размерных характеристик их тел. По мере роста всех и каждого организма в отдельности биологическое качество отдельных организмов и всей исходной генеральной совокупности организмов изменяется. Молодые и половозрелые животные по своим биологическим свойствам различны, хотя последние воспроизведены (выросли) из первых. А это значит, что в разные моменты времени роста каждая возрастная группа представляет собой, выражаясь языком математики, самостоятельную генеральную совокупность с присущим ей качественным своеобразием.

Действительно, любое последующее по времени роста состояние особей отдельной генерации и всех особей в изучаемой популяции определяется их предшествующим состоянием в этой популяции и условиями жизни на отрезке времени между предыдущим и последующим измерениями. События взаимосвязаны, зависимы. Не может быть никакой речи об их независимости, случайности. Влияние среды, как бы ни были случайны ее отклонения от нормы, осуществляется все же в рамках (пределах) существующих адаптивных реакций, присущих основной массе особей популяции. Если же рассматривать рост одновозрастных особей в популяции с позиции закона геометрического роста, становится очевидной определенность и обусловленность положения каждой особи в иерархии всей совокупности особей данной генерации. Ясно, что практически биологи не в состоянии измерить всех особей в изучаемой популяции. Поэтому не удивляет факт, если при отборе проб животных из популяции может проявиться элемент случайного попадания в выборку или чуть более крупных, или более мелких животных. С этих позиций очевидна необоснованность трактования взаимосвязанных и взаимообусловленных (в доступных для вида пределах) биологиче-

ских событий с позиции их независимости и случайности проявления. Вероятно, посредством математической логики должны решаться не вопросы подгонки биологических явлений под известные математические принципы и закономерности, но разрабатываться методы количественной оценки этих явлений с учетом особенностей проявления и закономерностей их динамики.

Итак, каковы различия между рядом чисел, количественно регистрирующим последовательные качественные превращения биологических объектов в процессе их роста, и числами временного ряда? Ответ на вопрос очевиден - принципиальных различий нет. Хотя это и не ряд, в котором числа изменяются в арифметической или геометрической прогрессии, но это ряд увеличивающихся чисел, в среднем или индивидуально отражающий и рост во времени и изменение качественного своеобразия группы или отдельного организма. При этом, не вызывает сомнения, что и числа временного ряда отражают те же самые качественные превращения биологических объектов. Отмеченное смысловое сходство числовых рядов позволяет количественно оценивать результаты качественных превращений животных, происходивших по мере их роста в среде обитания. Следовательно, как числа временного ряда, так и числа рядов измеренных значений разных показателей, не могут быть описаны кривой нормального распределения.

Таким образом, и в модели линейной регрессии, и в модели линейной корреляции, если они используются для количественной оценки качественных превращений, происходящих в процессе роста животных, необходимые условия для совпадения МНК с методом максимального правдоподобия не выполняются. Совпадение методов можно ожидать, вероятно, лишь в том случае, если при помощи вышеупомянутых моделей оценивать функциональную зависимость значений двух показателей, отражающих качественно определенное состояние животных в популяции в какой-то момент времени их жизни. А для этого, как известно, можно использовать только отдельные выборочные совокупности измеренных значений разных показателей, в каждой из которых кривой нормального распределения описываются логарифмы измеренных значений показателей.

Подвергать сомнению или отвергать сложившееся пред-

ставление о методах оценки разных биологических явлений всегда трудно, а порой и небезопасно. Для этого, очевидно, недостаточно просто показать или как-то доказать несостоятельность общепризнанного методического подхода. Требуется предложить новый подход к решению тех же практических задач, который бы к тому же еще и не слишком противоречил теоретическим основам науки, на базе которой он сформирован. Без профессиональной математической подготовки, эвристические нововведения в область фундаментальной науки могут стоить биологу его репутации. Во избежание последнего советуют ничего не придумывать, а просто пользоваться проторенными дорожками - общепринятыми методами математической обработки. Подобного рода рекомендации авторам порой прослеживаются в рецензиях к работам, посылаемым ими в центральные журналы. Вместе с тем, профессиональная заинтересованность исследователя требует максимального осознания всей полноты производимых им действий, в том числе и осознания сущности используемых методов. И если последнее не всегда возможно, главным образом в силу ограниченности знаний в смежной научной дисциплине, не исключается вариант, когда биолог предлагает методический прием количественной оценки отдельных биологических явлений или процессов, более доступный ему в понимании смысла проводимых операций и конкретности получаемых результатов. Мы воспользуемся таким вариантом и, по аналогии с моделью изометрического роста биологических объектов в соответствии с законом геометрического роста, предложим модель аллометрического роста.

Для примера используем данные табл.I (см.I главу). В системе прямоугольных координат с логарифмической шкалой нам предстоит построить линию, отражающую картину совместного увеличения логарифмов средних значений длины ($\ln \tilde{M}x_i$) и веса тела ($\ln \tilde{M}y_i$) у молоди карпа в процессе ее роста в пруду. Для этого на плоскость координат нанесем все точки ($\ln \tilde{M}x_i$; $\ln \tilde{M}y_i$) и соединим их отрезками прямой (рис.I). В результате получим экспериментальную кривую соотносительного увеличения логарифмов средних значений показателей x и y . Наша дальнейшая задача заключается в том, чтобы на плоскости координат, в интервале значений признака x ($\ln \tilde{M}x_{i1} - \ln \tilde{M}x_{i7}$)

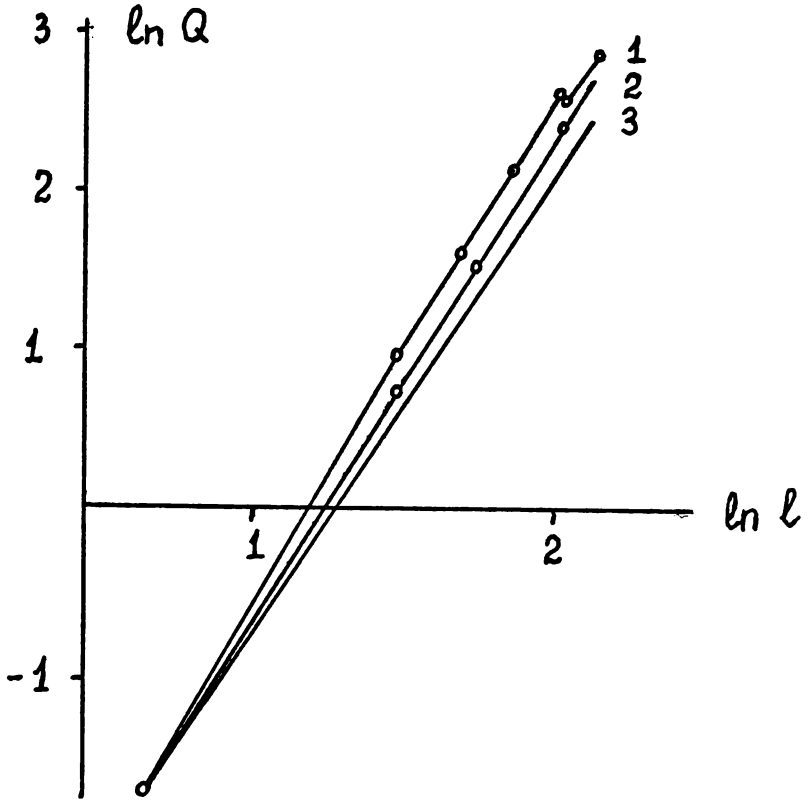

Рис.I. Линии связи логарифмов средних значений длины (l) и веса тела (Q). I - экспериментальная кривая роста; 2 - линия аллометрической связи: $Q = 0.02124 \cdot l^{3.1206}$ ($\alpha = 3.1206$, см.табл.4); 3 - линия изометрической связи: $Q = 0.02296 \cdot l^{3}$.

и признака y ($\ln \tilde{M}y_{i1} - \ln \tilde{M}y_{i7}$), провести такую прямую линию, которая бы в среднем отражала соотносительное увеличение логарифмов средних значений этой пары показателей на всем указанном интервале их значений. Для этого, очевидно, необходимо вычислить параметры соответствующей математической функции.

Построить прямую линию на плоскости прямоугольных координат с логарифмической шкалой можно при помощи линейной формы уравнения (4) $\ln y = \ln B + \alpha \ln x$. Искомую среднюю величину углового коэффициента α (тангенс угла наклона прямой к оси OX) получим путем усреднения всех α_i, вычисленных для прямолинейных отрезков экспериментальной кривой. Так, например, для первого прямолинейного отрезка экспериментальной кривой, ограниченного на плоскости координат точками ($\ln \tilde{M}x_{i1}$;

$\ln \tilde{M}_{y_{i1}}$) и ($\ln \tilde{M}_{x_{i2}}$; $\ln \tilde{M}_{y_{i2}}$), значение α_1 отыщем по формуле $\alpha_1 = \frac{\ln \tilde{M}_{y_{i2}} - \ln \tilde{M}_{y_{i1}}}{\ln \tilde{M}_{x_{i2}} - \ln \tilde{M}_{x_{i1}}}$ (5). Тем же способом не составляет труда вычислить α_i и всех последующих прямолинейных отрезков экспериментальной кривой.

Тип средней величины, необходимой для усреднения α_i , выведем из соотношения (5). Видим, что значение углового коэффициента представляет собой отношение разностей. Средняя из отношений, как уже отмечалось в первой главе, есть средняя геометрическая $(\tilde{\alpha})^n = \prod_{i=1}^{n} (\alpha_i)$, где $\ln \alpha_i$ должны быть распределены нормально. Значение параметра В для линейной формы уравнения (4) рассчитаем по средним геометрическим длины и веса тела у молоди карпа в первой пробе (см.табл.I). То есть, на плоскости прямоугольных координат с логарифмической шкалой точка ($\ln \tilde{M}_{x_{i1}}$; $\ln \tilde{M}_{y_{i1}}$) будет являться не только началом модельной прямой изометрического роста, но и началом модельной прямой аллометрического роста.

Как видим, в предложенном способе расчета параметров уравнения (4), призванного количественно отражать взаимосвязь значений двух мерных показателей - характеристик роста животных, не требуется соблюдение нормальности ни для распределения значений показателя y (как в модели линейной регрессии), ни для распределений значений показателей x и y (как в модели линейной корреляции). Становится очевидной правомочность использования в качестве показателя x не только рядов значений разных мерных показателей, но и временных рядов данных. Поскольку, однако, нормальность двумерного распределения точек (x_i ; y_i) в предложенной модели аллометрического роста не выполняется, исключается возможность использования такого статистического показателя, как коэффициент корреляции. Кроме того, необходимо помнить, что информативность среднего геометрического значения $\tilde{\alpha}_i$ самым непосредственным образом зависит от распределения величин $\ln \alpha_i$, вычисленных для прямолинейных отрезков экспериментальной кривой роста. Иллюстрация этого положения приведена в табл.4.

В горизонтальные графы табл.4 помещены значения α_i , вычисленные по данным табл.I и соотношению (5). Обозначения (l-t), (Q-t) и т.д. означают, что α_i вычислялась для

Таблица 4

Величины α_i отрезков экспериментальных кривых и средние геометрические ($\tilde{\alpha}_i$) модельных линий связи значений разных показателей

α_i	между измерениями						$\tilde{\alpha}_i$
	I-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	
l-t	I.2I37	0.5389	0.5906	0.6808	0.0369	0.6887	0.7I05
Q-t	4.0553	I.5859	I.9707	2.0773	-0.0505	2.0360	2.2I74
H-t	I.5850	0.508I	0.7I60	0.8300	-0.I805	0.6859	0.8003
B-t	I.4780	0.66I6	0.4I70	I.0078	-0.0382	0.2666	0.6426
Q-l	3.34I2	2.9428	3.3368	3.05I2	-I.3686	2.9563	3.I206
H-l	I.3059	0.9428	I.2I23	I.2I9I	-I.89I6	0.9960	I.I263
B-l	I.2I78	I.2277	0.706I	I.4803	-I.0352	0.3878	0.9044

линий связи значений показателей: средней длины тела и единиц измерения времени, среднего веса тела и единиц измерения времени и т.д. (все обозначения показателей роста смотреть в табл.I). В правой вертикальной колонке помещены средние геометрические ($\tilde{\alpha}_i$) каждой из совокупностей α_i. Проанализируем ряд значений α_i экспериментальной линии связи средней длины тела молоди и единиц измерения времени. Максимальное значение $\alpha_1(l-t)$ получено для интервала времени роста рыб между первым и вторым измерениями (I.2I37). На двух последующих промежутках времени роста $\alpha_2(l-t)$ и $\alpha_3(l-t)$ были ниже в 2 - 2,3 раза. Но на четвертой и шестой декадах их значения возросли. Как отмечалось выше (см.табл.I), в период времени между пятым и шестым обловами пруда средняя длина тела у молоди карпа практически не увеличилась. То же самое видим и в табл.4, где величина $\alpha_5(l-t)$ (0.0369) на этом пятом отрезке времени в пятнадцать и тридцать три раза меньше, чем ее максимальное и минимальное значения на первом и втором отрезках времени роста рыб. Из общего понятия о средней величине следует, что $\alpha_5(l-t)$ = 0.0369 не может быть использована для вычисления выборочного значения средней геометрической.

Отличительной чертой изменения величин α_i экспериментальных линий связи значений веса, высоты и толщины тела рыб и единиц измерения времени роста (2, 3 и 4 горизонтальные графы табл.4) явилось то, что на том же пятом отрезке времени роста рыб их значения оказались отрицательными. Логарифмы отрицательных величин не существуют, то есть $\alpha_i < 0$ не могут быть использованы для вычисления $\tilde{\alpha}_i$. С другой стороны, отрицательные значения α_i прямолинейных отрезков экспериментальных кривых роста противоречат понятию роста, как процесса увеличения во времени размерных и весовых характеристик тел животных. Значит, отрицательные α_i и резко уклоняющиеся по величине от одноименных им α_i других отрезков экспериментальных линий связи следует исключать из этих совокупностей при вычислении соответствующих $\tilde{\alpha}_i$. Поэтому, при вычислении $\tilde{\alpha}_i$ по наборам α_i каждой из семи экспериментальных линий связи, все значения α_i пятого отрезка времени роста рыб не использовались (табл.4).

Если оценивать результаты вычисления $\tilde{\alpha}_i$ с бо́льшей строгостью, следует отметить не совсем удовлетворяющую нас величину $\tilde{\alpha}_{i(B-t)}$ модельной линии связи средних значений толщины тела и единиц измерения времени. Казалось бы, что по результатам анализа данных табл.3, ее значение должно было быть выше, чем $\tilde{\alpha}_{i(\ell-t)}$. Причина несоответствия полученного и ожидаемого результата, на наш взгляд, состоит в следующем. Так же как и $\alpha_{5(\ell-t)}$, $\alpha_{6(B-t)}$ = 0.2666 (см. табл.4) существенно отличается по величине от одноименных $\alpha_{i(B-t)}$ других отрезков времени. То есть, при вычислении $\tilde{\alpha}_{i(B-t)}$ величину $\alpha_{6(B-t)}$ следовало не использовать. Но тогда, при аналогичном вычислении $\tilde{\alpha}_i$ всех других модельных линий связи, мы должны были исключить одноименные им α_6. Дело в том, что величины α_i отрезков экспериментальных линий связи значений разных показателей, вычисленные для какого-то одного отрезка времени, сопряжены между собой. Так, например, имеем $\alpha_{1(\ell-t)}$ = 1.2137, $\alpha_{1(Q-t)}$ = 4.0553 и $\alpha_{1(Q-\ell)} = \alpha_{1(Q-t)}/\alpha_{1(\ell-t)}$ = 3.3412 (см.табл.4). Это естественно, так как α_i вычислялись по соотношению (5). Но точно также, напрямую, соотносятся $\tilde{\alpha}_{i(Q-t)}$ и $\tilde{\alpha}_{i(\ell-t)}$. В табл.4 $\tilde{\alpha}_{i(Q-\ell)}$ вычислена по набору $\alpha_{i(Q-\ell)}$, но ее

можно получить просто путем деления $\tilde{\alpha}_{i(Q-t)}$ на $\tilde{\alpha}_{i(\ell-t)}$, если значения последних известны. Соотношение $\tilde{\alpha}_{i(Q-\ell)} = \tilde{\alpha}_{i(Q-t)}/\tilde{\alpha}_{i(\ell-t)}$ не выполняется, если по тем же рядам исходных данных (длина, вес, время) вычисление параметров α_i соответствующих регрессий проводилось МНК.

Прямая связь значений $\tilde{\alpha}_i$ модельных линий связи показателей роста животных и единиц измерения времени позволяет вычислить $\tilde{\tilde{\alpha}}_i = \sqrt[4]{\tilde{\alpha}_{i(\ell-t)} \cdot \tilde{\alpha}_{i(Q-t)} \cdot \tilde{\alpha}_{i(H-t)} \cdot \tilde{\alpha}_{i(B-t)}}$ такой модельной линии связи, при помощи которой возможно получить единую оценку изменения во времени средних значений всех мерных показателей, отражавших рост группы животных, в нашем случае - рост молоди карпа. Очевидно, для того, чтобы оценки $\tilde{\alpha}_i$ и $\tilde{\tilde{\alpha}}_i$ были несмещенными и эффективными, не как в нашем случае с $\tilde{\alpha}_{i(B-t)}$ и $\tilde{\alpha}_{i(B-\ell)}$, следует привлекать для количественной оценки роста животных более длинные, чем в табл.I, ряды средних значений показателей, а также большее число мерных показателей, чтобы было возможно определить нормальность распределения совокупностей $\ln\alpha_i$ и $\ln\tilde{\alpha}_i$ одним из методов статистики.

До сих пор мы не затрагивали вопрос, что представляет собой величина α_i или $\tilde{\alpha}_i$, кроме того, что это есть тангенс угла наклона прямолинейного отрезка, построенного на плоскости прямоугольных координат. Показано, например, что при любом типе роста: параболическом, экспоненциальном или S-образном самую строгую оценку относительного прироста значения какого-то показателя на отрезке времени можно получить путем вычисления значения параметра C экспоненциального уравнения $y = Ae^{Ct}$ (6) по формуле $C = \frac{\ln y_{i+1} - \ln y_i}{t_{i+1} - t_i}$ (7). Подразумевается, что C отражает удельную скорость роста значений показателя на отрезке времени. В связи с этим, не удивляет, но обращает на себя внимание тот факт, что зачастую аппроксимацию некоторых рядов исходных данных, отражающих рост животных, рекомендуют проводить по одному уравнению, а удельную скорость роста для прямолинейных отрезков экспериментальных кривых роста, построенных по тем же рядам данных, вычислять по формуле (7). Заметим, однако, что правомочность

такого методического подхода к оценке роста животных обсуждается рядом авторов критически /8, 9, I4, 23, 24/.

Нет надобности доказывать, что удельная скорость роста на элементарном отрезке выражается как $\frac{dy}{dx} = Cy$ (8). Вместе с тем, из соотношений (6) и (7) видно, что значения единиц измерения астрономического времени ($x = t$), где в качестве единиц отсчета времени могут быть использованы интервалы времени, равные дню, декаде, месяцу, году и т.д., изменяются в арифметической прогрессии. Каждый последующий член ряда отличается от предыдущего на величину выбранной за основу единицы отсчета времени: $(t_{i+1} - t_i) = (t_{i+2} - t_{i+1}) = (t_{i+3} - t_{i+2})$ и т.д.. Запишем уравнение (4) в экспоненциальной форме: $y = Be^{\alpha \ln x}$ /5/. Если $x = t$ - единица астрономического времени, логично утверждать, что параметр α степенной функции (4) является оценкой относительного прироста значения показателя y в логарифм единицы астрономического времени: $\alpha y = \frac{dy}{d(\ln x)}$ (9), то есть отражает удельную скорость роста значений показателя y на элементарном отрезке (см.соотношение 5). Но тогда мы увидим, что отрезки времени $(\ln t_{i+1} - \ln t_i)$, $(\ln t_{i+2} - \ln t_{i+1})$, $(\ln t_{i+3} - \ln t_{i+2})$ и т.д., где t_i, t_{i+1}, t_{i+2}, ..., t_{i+n} в совокупности представляют собой арифметическую прогрессию из единиц астрономического времени, не равны между собой. Каждый последующий отрезок времени меньше предыдущего. Можно ли сделать так, чтобы разности логарифмов были численно равны? Можно, но для этого следует признать, что время жизни животных протекает мультипликативно, то есть шкалу времени для измерения роста животных следует выразить в форме геометрической прогрессии. Реально ли предполагать мультипликативный характер процессов жизнедеятельности животных? На этот вопрос мы попытаемся ответить ниже.

Попытки замены шкалы единиц астрономического времени шкалой других единиц измерения длительности процессов роста и развития биологических объектов известны /см.обзор 2I/. Так, например, при изучении закономерностей индивидуального развития растений и животных разными авторами "...во всех случаях время было определено не в единицах астрономического времени, а в долях (или числе) того или иного периода разви-

тия, продолжительность которого была принята за единицу времени" /там же, с.31/. В своих исследованиях авторы упомянутой работы в качестве единицы продолжительности развития (эталонного периода развития) использовали продолжительность одного митотического цикла в период первых синхронных делений дробления (τ_0), равную интервалу между одноименными фазами митоза двух последовательных делений дробления /см.также 20/. Выбор такой единицы продолжительности развития обусловлен тем, что период синхронных делений дробления описан в эмбриогенезе животных, имеющих разные типы дробления и относящихся к разным классам: к моллюскам, червям (коловраткам), ракообразным, насекомым, асцидиям, рыбам, амфибиям и птицам /см. также 18,33/. Кратко проанализируем результаты проведенных авторами исследований.

На примере эмбрионального развития водных животных (рыбы, амфибии) показано, что продолжительность эталонного периода (τ_0) развития так же, как и некоторых четко засекаемых периодов зародышевого развития (τ_n) животных изучаемого вида, зависит от температуры развития. Однако, если животные данного вида развивались при разных (фиксированных) температурах, величины одноименных индексов τ_n / τ_0 - отношение продолжительности любого четко засекаемого периода развития к продолжительности эталонного периода, в этих разных условиях развития не отличались по величине. Изменение температуры развития приводило к численно однозначному пропорциональному изменению (увеличению или уменьшению) продолжительности разных периодов развития.

В соответствии с каким принципом изменялась длительность отдельных периодов развития и всей совокупности периодов зародышевого развития? Вспомним, что требуется для того, чтобы одно или группа физических тел, по мере увеличения исходных размеров (в процессе роста), оставались геометрическими аналогами предшествующих тел. Очевидным является условие роста таких тел по закону геометрического роста, в соответствии с которым значение каждой отдельной характеристики (показателя) и всей совокупности значений характеристик, отражающих рост физических тел и выраженных одноименными единицами измерения, увеличиваются мультипликативно, в какое-то число раз за один

и тот же промежуток времени. При этом, отношение значений двух любых характеристик - индекс значений, есть величина постоянная. Последнее и является ответом на поставленный в начале этого абзаца вопрос - длительность (время) отдельных периодов развития, как и всего зародышевого развития, изменялась мультипликативно. Но если в эмбриональный период развития (и роста, естественно) животных время их жизни изменялось мультипликативно, имеет смысл утверждать, что и на других отрезках онтогенеза оно протекало и протекает точно таким же образом. Если же попытаться отвергнуть последнее, то тогда мы окажемся не в состоянии даже просто сравнивать животных одного вида в разные моменты времени их жизни, как и в случае аппроксимации выборочных распределений значений мерных показателей, отражающих рост животных в разные моменты времени, разными аппроксимирующими функциями (см. первую главу).

Итак, на примере работ, в которых детально рассматриваются особенности зародышевого развития разных видов животных мы выяснили, что время развития, а следовательно, и время роста животных можно считать изменяющимся мультипликативно. Последнее не исключает, что и средняя продолжительность периода зародышевого развития, продолжительность периода жизни до наступления половой зрелости, других периодов жизни и общей продолжительности жизни животных могут соизмеряться друг с другом на основе принципа мультипликативности.

В своей работе мы не занимаемся анализом особенностей эмбрионального развития животных. В ней делается попытка представления и апробирования единого метода количественной оценки роста животных. Однако, количественная оценка процессов роста и процессов развития животных, на наш взгляд, должна осуществляться одними методами, на основе одних исходных принципов, позволяющих сформировать одно определенное представление о превращениях, происходящих в разных, но взаимообусловленных природных процессах.

Предположим, например, что требуется проверить, как соотносятся продолжительность какого-то периода развития τ_n и продолжительность эталонного периода развития τ_0 у животных конкретного вида при разных температурах развития. Ясно, что для выяснения этого вопроса прежде всего требуется про-

инкубировать отдельные партии оплодотворенных яйцеклеток данного вида животных при разных температурах и измерить τ_o и τ_n.

На оси абсцисс прямоугольной системы координат отметим точку, численно соответствующую длительности (времени прохождения) эталонного периода (τ_o) у партии зародышей, развивавшихся при какой-то одной фиксированной температуре (I8°, например). На оси ординат аналогичным образом отметим точку, численно соответствующую длительности периода развития (τ_n) этих зародышей при той же температуре. Теперь на плоскости координат можно нанести точку ($X_{t°1}$; $y_{t°1}$), численно соответствующую времени прохождения периодов развития τ_o и τ_n при температуре I8°С. Теоретическую (прямолинейную) зависимость между продолжительностью периода τ_o и τ_n при разных температурах в области оптимальных температур развития на плоскости координат выразим отрезком прямой, проходящим через точку ($X_{t°1}$; $y_{t°1}$). Для проведения прямолинейного отрезка воспользуемся уравнением (4) - $y = BX^{\alpha}$, где α =I, $B = \frac{y_{t°1}}{X_{t°1}}$. Предположим, что другую партию яйцеклеток инкубировали при температуре 20°С и получили $\tau_o = X_{t°2}$ и $\tau_n = y_{t°2}$. Если действительно выполняется условие $\tau_n / \tau_o = const$, точка ($X_{t°2}$; $y_{t°2}$) окажется лежащей на отрезке прямой, проведенной по уравнению (4) с известными α и B через точку ($X_{t°1}$; $y_{t°1}$).

Модель прямолинейной (изометрической) связи продолжительности двух разных стадий в эмбриональном развитии животных одного вида построена. Очевидно, что аналогичную модель нетрудно построить, если в качестве τ_n использовать продолжительность другой стадии развития.

Эмпирический статус модели, воспроизводящей закономерность в чистом виде, следует, пожалуй, уже из самих способов получения величин τ_o и τ_n в эксперименте - как в процессе созревания ооцитов, так и в развитии зародышей разных видов животных. Продолжительность τ_o и τ_n измеряют по передовым ооцитам или передовым зародышам, а не по выборке, в среднем характеризующей развитие группы /II,I2,I9 и мн.др./. Полученные таким способом τ_o и τ_n, а следовательно, и значения τ_n / τ_o, как у одного вида, так и у разных видов

животных в зоне субоптимальных температур различаются, а численно совпадают практически лишь в зоне оптимальных температур развития /2I, рис.5/. Очень близки, но все же не совсем одинаковы и значения τ_o у животных разных видов.

Покажем, как использовать модель изометрической связи τ_o и τ_n для количественной оценки действительной связи τ_o и τ_n в параллельно проводимых опытах по развитию зародышей одного вида животных при разных температурах. Представим, что в нашем распоряжении имеется партия оплодотворенных яйцеклеток какого-то вида животных. Всю партию яйцеклеток разделим случайным образом на n равных по численности групп. Каждой группе яйцеклеток создадим условия для развития при конкретной температуре. Используем весь известный для данного вида животных интервал температур развития. В качестве эталонной температуры выберем какое-то конкретное ее значение в области оптимальных температур развития зародышей данного вида животных. Группу яйцеклеток, развитие которых будет осуществляться в условиях эталонной температуры обозначим как эталонную группу. Выборочное среднее $\tilde{\tau}_{oi}$, а также выборочные средние $\tilde{\tau}_{ni}$ всех других, четко фиксируемых стадий развития, вычисленные по результатам измерений их продолжительности у зародышей эталонной группы, используем для построения исходных моделей изометрической связи $\tilde{\tau}_{oi}$ и $\tilde{\tau}_{ni}$.

Последовательность построения модельной линии связи значений двух показателей и схему анализа покажем на примере использования средних выборочных $\tilde{\tau}_{oэ}$ и $\tilde{\tau}_{nэ}$ - средней продолжительности эталонного периода и средней продолжительности какого-то другого, конкретного периода развития зародышей при эталонной ($t^{o}_{э}$) температуре. Параметры уравнения $y = Bx^{\alpha}$, где $x - \tilde{\tau}_{oэ}$, $y - \tilde{\tau}_{nэ}$, призванного отразить связь $\tilde{\tau}_{oi}$ и $\tilde{\tau}_{ni}$, будут равны: α =I, $B = \frac{\tilde{\tau}_{nэ}}{\tilde{\tau}_{oэ}}$. Использовав одно произвольное значение τ_o ($\tau_o < \tilde{\tau}_{oэ}$ или $\tau_o > \tilde{\tau}_{oэ}$), по уравнению (4) с известными α и B вычислим соответствующее произвольное значение τ_n и на рисунке плоскости координат без труда построим отрезок прямой, проходящий через точки ($\tilde{\tau}_{oэ}$; $\tilde{\tau}_{nэ}$) и (τ_o ; τ_n). Оценку линейности связи $\tilde{\tau}_{oi}$ и $\tilde{\tau}_{ni}$ при разных температурах осуществим тем же спо-

собом (и в той же последовательности), которым оценивалось изменение соотносительности средних значений двух показателей по мере роста молоди карпа. Вначале, например, на оси абсцисс рисунка отложим значение $\tilde{\tau}_{o1}$, а на оси ординат - $\tilde{\tau}_{n1}$, полученные по результатам инкубации группы зародышей при температуре $(t+1)^{o}C$. На плоскости координат точка ($\tilde{\tau}_{o1}$; $\tilde{\tau}_{n1}$) может оказаться расположенной либо на отрезке модельной прямой, либо выше или ниже от него. Подставим в уравнение (4) с известными α и B $x=\tilde{\tau}_{o1}$ и вычислим прогностическое значение $\tilde{\tau}'_{n1}$. Разность ($\tilde{\tau}'_{n1}-\tilde{\tau}_{n1}$) между средней прогностической и средней экспериментальной продолжительностью периода развития τ_{n1}, положительная или отрицательная покажет, на какую величину, в среднем, отклонилась $\tilde{\tau}_{n1}$ от ожидаемой $\tilde{\tau}'_{n1}$, соответствующей условию выполнения прямой пропорциональной связи между $\tilde{\tau}_{oi}$ и $\tilde{\tau}_{ni}$ при изменении температуры развития на $1^{o}C$. Этим способом можно вычислить прогностические значения $\tilde{\tau}'_{ni}$ и определить отклонения (разности) в длительности периода τ_n для любой из температур развития, в условиях которых проводились наблюдения по развитию зародышей данного вида животных. Статистическая значимость полученных разностей может быть оценена с учетом особенностей геометрической трансформации выборочных распределений значений признака на любой из осей прямоугольной системы координат или особенностей геометрической трансформации выборочного распределения точек (x_i ; y_i) на плоскости координат (см.первую главу).

Сказанное выше и рассмотренную схему последовательности использования модели изометрической связи τ_o и τ_n вовсе не следует принимать как доказательство того, что отмеченная многими исследователями закономерная прямолинейная связь между τ_o и τ_n в области оптимальных температур развития не выполняется. Вместе с тем, анализ литературных источников все же позволяет предполагать, что изменение средних значений ($\tilde{\tau}_o$ и $\tilde{\tau}_n$) может осуществляться и не в полном соответствии с моделью изометрической связи τ_o и τ_n, а как-то иначе. Если это действительно так, то есть, если возникнут основания считать, что связь между τ_o и τ_n криволинейна, такую ситуацию можно описать моделью, по аналогии соответ-

ствующей модели аллометрического роста животных. Назовем ее моделью аллометрической связи τ_0 и $\tau_п$. Вычисление параметра α уравнения (4) проводится тем же способом, что и в модели аллометрического роста животных, и в той же последовательности - от точки ($\tau_{0i\,min}$; $\tau_{пi\,min}$). Значение параметров В, на наш взгляд, следует вычислять по $\tau_{0э}$ и $\tau_{пэ}$ эталонной группы.

Подведем краткие итоги. Модель изометрической связи продолжительности двух периодов развития животных, с первоначально заданными значениями параметров уравнения (4) так же, как и модель изометрического роста животных, на первый взгляд являются как бы аналогами общеизвестной модели линейной регрессии - по значениям одной переменной отыскиваются все прогностические значения другой переменной. Это единственное и скорее поверхностное сходство отмеченных типов моделей. Отличие изометрических моделей от модели линейной регрессии состоит в том, что первые сугубо прогностически отражают закономерность в чистом виде. Использование же модели линейной регрессии предполагает лишь установление какой-то функциональной зависимости одной переменной от другой. Функциональной зависимости, но не функциональной связи переменных. Условию отражения функциональной связи переменных, на наш взгляд, в полной мере соответствуют представленные здесь модели аллометрического роста и аллометрической связи продолжительности двух периодов развития в процессах зародышевого развития животных, протекающих при разных температурах.

В модели изометрического роста значения переменных взаимосвязаны на основе определенной закономерности. Трансформируя исходное распределение точек (x_i ; y_i) на плоскости координат в соответствии с модельной закономерностью, мы тем самым воспроизводим условие роста исходной группы организмов без каких-либо изменений в их строении (пропорции тел) и иерархии группы (исходное распределение по размерам тел). По отношению к такому росту группы появляется возможность оценки отдельных изменений в соотношении двух показателей, формы выборочных распределений значений одного показателя и совместных распределений значений разных показателей, происходящих последовательно, одно за другим, по мере измерения ра-

стущих в популяции животных. Получить единую количественную оценку всем перечисленным изменениям при помощи модели изометрического роста невозможно. Для решения такой задачи и предлагается использовать модель аллометрического роста - модель функциональной связи переменных, а не их функциональной зависимости.

В этом плане модели изометрической и аллометрической связи τ_o и τ_n не являются моделями процесса развития одной группы животных при каких-то конкретных условиях развития. Они позволяют представить в идеале или описать реальное изменение соотносительности значений двух каких-то характеристик (периодов τ_o и τ_n, например) в разных условиях развития групп зародышей животных одного вида (при разных температурах развития). Не исключено, что две последние модели по каким-то соображениям невозможности или неудобства их использования будут отвергнуты исследователями, занимающимися изучением развития животных. Действительная их ценность заключается в одном - отражая реальные события, что следует из многочисленных литературных источников, они позволяют увидеть мультипликативный характер течения времени развития, а следовательно и времени роста и времени жизни животных. Но тогда в уравнении (4), призванном характеризовать рост животных - отражать, например, увеличение значений какого-либо показателя во времени, параметр α отражает удельную скорость роста значений данного показателя во времени.

3. ПРАКТИЧЕСКАЯ ПРИЛОЖИМОСТЬ МОДЕЛИ АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА

В предыдущем разделе показано, каким образом, не используя традиционные методы, по сопряженным рядам средних значений двух показателей можно рассчитывать параметры α и B уравнения (4) и строить линию аллометрического роста, в среднем характеризующую рост группы (популяции) животных. Однако, каким бы из известных методов не вычислялись параметры уравнения (4) - напрямую, по всей совокупности данных, в конечном итоге мы всегда строим лишь такую линию аллометрического роста, которая отражает динамику значений двух показателей,

протекавшую естественным образом, а не по какому-то заранее предполагаемому нами направлению. Предложенный выше метод расчета параметров α и B уравнения (4) позволяет строить и такие линии аллометрического роста значений разных показателей, которые совпадают с прогнозируемым нами изменением значений этих показателей. Для этого следует использовать не все результаты измерения животных, а лишь часть из них, которые по некоторым соображениям соответствуют планируемому направлению роста значений тех или иных показателей, а, следовательно, соответствуют и планируемому направлению роста животных. Иллюстрацию этого положения осуществим по материалам наших наблюдений за ростом молоди карпа в прудах рыбоводного хозяйства Талицкого района Свердловской области, проведенных в 1976-1979 гг.

Одной из задач в выполненных нами исследованиях явилось выяснение особенностей соотносительного увеличения размеров тела и веса некоторых внутренних органов у молоди карпа в процессе ее роста в летнее время, а также изменения веса органов в процессе зимнего содержания. Измерение веса тела и веса внутренних органов: селезенки, сердца, печени, почки у рыб в летнее время проводилось ежедекадно. Оценка динамики значений тех же показателей в зимнее время осуществлялась ежемесячно и каждый раз по выборке рыб, имевших одинаковую, в среднем, длину тела.

Рыбоводам средней полосы нашей страны хорошо известно, сколь важно выращивать молодь карпа, способную выдерживать в зимовальных прудах или бетонных бассейнах длительное воздействие низких температур среды обитания. Для оценки зимостойкости молоди карпа разработаны и утверждены к применению различные рыбоводно-биологические показатели и нормативы. К ним, в частности, относятся нормативы по выращиванию сеголетков карпа с определенным весом тела, упитанностью /30/, содержанию жира на внутренних органах. Оценка состояния молоди в период летнего выращивания или в осеннее время по гематологическим или биохимическим показателям в условиях рыбоводных хозяйств практически не проводится, в силу отсутствия оборудования и соответствующих специалистов.

В годы нашей работы в Талицком хозяйстве, стремясь по-

лучать осенью максимальное количество сеголетков, систематически перезарыбляли вырастные пруды личинками карпа, доводя исходную плотность посадки до 100-150 тыс.шт. на гектар площади пруда. В отдельные годы, с благоприятным температурным режимом в период выращивания молоди, гибель за летнее время составляла 30-40 процентов. Благодаря гибели части сеголетков, оставшиеся в живых к осеннему облову не только достигали, но и порой даже перекрывали установленные нормативы в росте по весу тела, коэффициенту упитанности, содержанию жира на внутренних органах. При благоприятных условиях выдерживания сеголетков в зимовальном комплексе (наличие водообмена, насыщенность среды кислородом от 4 до 8 г/л, температура среды от 2 до 4°С, стандартная антипаразитарная обработка в растворах малахитовой и бриллиантовой зелени) уже в середине декабря, как правило, начинался отход молоди в бассейнах. Основная масса рыб поднималась к поверхности воды и, при насыщенности водной среды кислородом в 6-8 г/л, пыталась заглатывать атмосферный воздух. Если рыб тревожили сачком, выбирая погибших, некоторые из них опрокидывались на бок и их тело начинало судорожно подергиваться. Создавалось впечатление, что такие особи как бы коченели от причиненного им беспокойства. С наступлением января жаберный аппарат рыб практически полностью забивался слизью и грязью и прекращал функционировать. Отход молоди в бассейнах резко усиливался. В лучшем случае, к началу апреля в живых оставалось не более 5 процентов посаженных на зимовку сеголетков. Аналогично протекала зимовка молоди в зимовальном пруду деревни Грозиной.

В общей сложности за четыре года исследований наблюдения за зимовкой молоди карпа проведены по результатам ее выращивания в девяти вырастных прудах. Не выдержали зимних условий и погибли практически все сеголетки из семи прудов, в двух случаях зимовка молоди прошла успешно. В одном из этих двух случаев сеголетков в пруду не подкармливали в летнее время, и к осени оставшиеся в живых имели среднюю длину тела 7.76 см и средний вес тела 8.66 г. В другом пруду, где выращивалась молодь карпа с нормальным чешуйным покровом (только чешуйчатые карпы), исходная плотность посадки составляла 35-40 тыс.

штук на гектар площади пруда. При осеннем облове пруда выяснилось, что отход сеголетков за период выращивания достиг 45-50 процентов, но зато средняя длина тела оставшихся в живых рыб была 10.72 см, а средний вес тела - 33.70 г.

Отличительная черта сеголетков карпа из этих прудов заключалась в том, что по отношению к длине их тела вес селезенки и вес почки во второй половине лета и в осеннее время были, в среднем, значительно меньше, чем у одноразмерных сеголетков других прудов. В период зимовки у сеголетков наблюдалось увеличение веса селезенки. Тем не менее, по завершению зимнего периода жизни вес селезенки численно не увеличился до значений, какие отмечались у одноразмерных рыб из других прудов в осеннее время.

На рис.2 и 3 представлены результаты соотносительного роста средних значений длины тела и средних значений веса селезенки и веса почки у молоди в разных выростных прудах. В моменты проведения первых измерений рыб, то есть на первом месяце после пересадки личинок карпа в пруды, соотносительный рост длины тела и веса селезенки (рис.2) и длины тела и веса почки (рис.3) у сеголетков в разных прудах протекал примерно одинаково, кривые соотносительного роста расположены на рисунках однонаправлено. В дальнейшем, по мере увеличения размеров тела рыб, кривые, отражающие соотносительный рост длины тела и веса органа у рыб в каждом из прудов, отклоняются от исходного, общего для них направления. Следовательно, в разные годы в середине или во второй половине летнего периода жизни молоди карпа в прудах складывались такие условия для ее роста, при которых нарастание веса селезенки и веса почки, по отношению к росту рыб в длину, происходило быстрее.

Молодь карпа в третьем пруду (см.рис.2 и 3) росла в летний период 1977 г. значительно быстрее, чем в другие годы в этом и других прудах. Причины ускоренного роста мы уже оговаривали, так же как и отметили, что именно молодь из этого пруда хорошо перенесла зимовку. На рис.2 и 3 видно, что кривые соотносительного роста веса селезенки и длины тела и веса почки и длины тела у молоди третьего пруда проходят как бы по касательной к кривым соотносительного роста тех же показателей у молоди других прудов. Однако, как и у рыб других

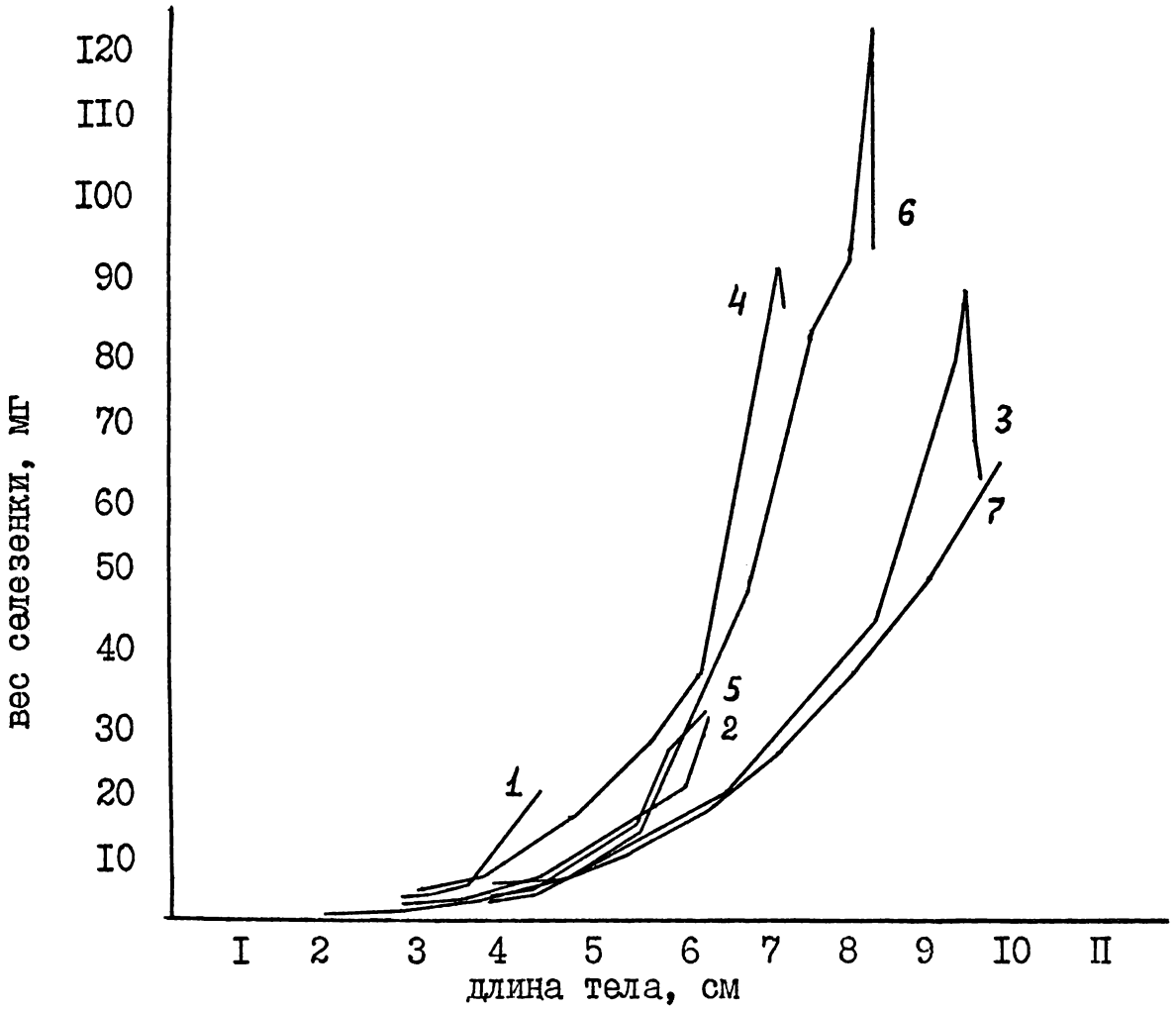

Рис.2. Соотносительный рост средних значений веса селезенки и длины тела у молоди карпа в прудах. I-6 - номера прудов; 7 - кривая уравнения $У = 0.0299 \cdot X^{3.1725}$.

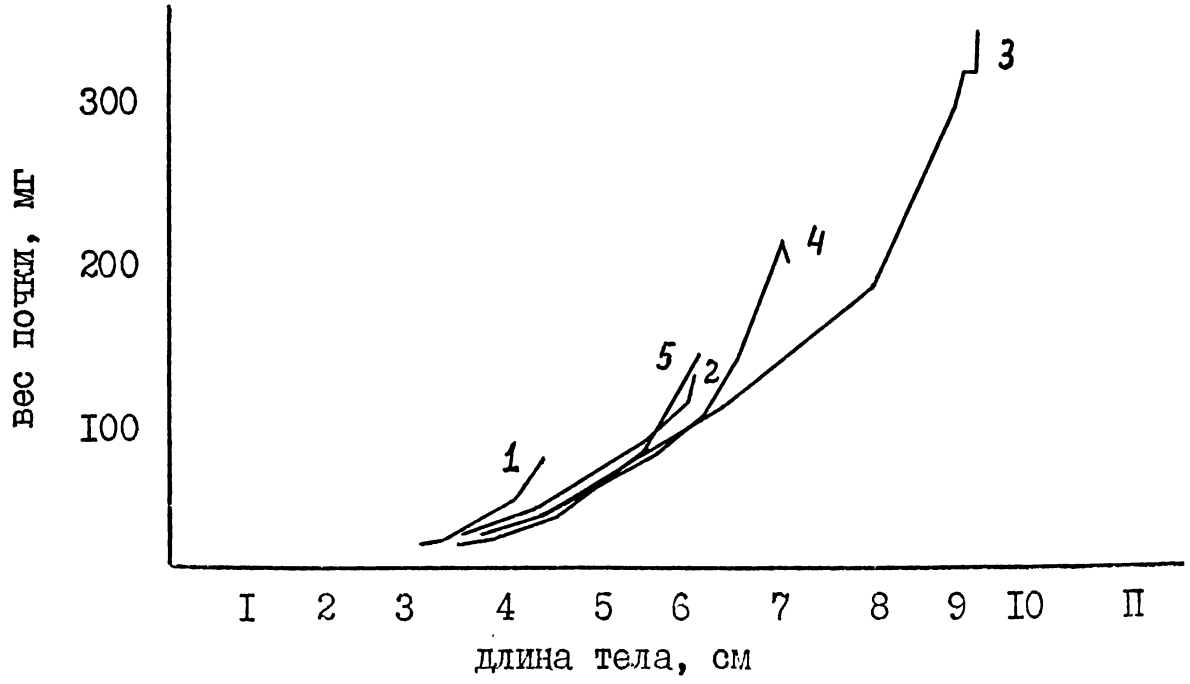

Рис.3. Соотносительный рост средних значений веса почки и длины тела у молоди карпа в прудах. I-5 - номера прудов.

прудов, после третьего измерения рыб, при средней длине тела 9.34 см, в этом пруду направление кривых соотносительного роста веса органов и длины тела рыб изменилось из-за более быстрого роста в последующий промежуток времени веса селезенки и веса почки.

Казалось бы, процесс нарастания веса селезенки и веса почки по отношению к длине тела у рыб в этом пруду ничем принципиально не отличался от динамики значений тех же показателей у рыб в других прудах. В общих чертах последнее справедливо, но лишь для динамики соотносительного роста веса почки и длины тела (см.рис.3). В главном же различия принципиальны, так как кривые соотносительного роста показателей молоди третьего пруда проходят по касательной к аналогичным кривым, отражающим изменение значений тех же показателей у молоди в других прудах.

Принципиально иной результат соотносительной динамики веса селезенки и длины тела молоди карпа третьего пруда в конце летнего роста.

За одну-две декады до окончательного облова вес селезенки у рыб в трех из шести рассматриваемых случаев (см. рис.2) изменялся по отношению к длине тела иначе, чем в начале или середине летнего времени роста. Максимальное значение среднего веса селезенки у рыб в третьем пруду отмечено в пятом контрольном облове - 83 мг, при средней длине тела у сеголетков 10.58 см. В окончательном, седьмом облове, средняя длина тела практически не изменилась (10.72 см), но средний вес селезенки у рыб снизился до 57.7 мг. Примерно такое же снижение среднего веса селезенки, при некотором увеличении или той же средней длине тела в последующем облове, отмечено и по результатам роста молоди карпа в четвертом и шестом прудах. Однако, средний вес селезенки у сеголетков третьего пруда понизился до величины, которая, при соответствующей средней длине тела, зрительно совпала с кривой соотносительного роста значений этих показателей у рыб в первой половине летнего роста. Причина падения среднего веса селезенки в трех модельных популяциях молоди карпа осталась невыясненной. Тем не менее, опираясь на результаты последующей зимовки молоди этих прудов, можно с уверенностью предполагать, что с наступлением осени, в период быстрого снижения

температуры среды обитания, в прудах произошла массовая гибель сеголетков с очень крупной селезенкой.

Представленные здесь результаты наблюдений по росту молоди карпа в вырастных прудах, анализ последующей ее зимовки в зимовальном комплексе и зимовальном пруду позволяют считать, что по весу селезенки и в какой-то мере по весу почки у рыб можно судить о степени жизнестойкости сеголетков карпа в летнее, осеннее и зимнее время. Следовательно, представляется возможным определить норму выраженности веса упомянутых органов для сеголетков карпа разного размера, которая соответствует их нормальной жизнеспособности при росте в летнее время и может служить подтверждением их жизнестойкости перед наступлением периода низких температур среды обитания.

Вычисление параметров уравнения (4) для построения регрессий веса селезенки по длине тела и веса почки по длине тела, призванных отражать графически норму выраженности веса органов у разных по длине тела сеголетков, провели по материалам наблюдений за ростом молоди карпа в третьем пруду (см. рис.2, 3). Помня об особенностях динамики веса органов и длины тела у рыб в осеннее время, вычисление α регрессии веса селезенки по длине тела осуществили по средним значениям показателей трех первых и последнего измерений молоди карпа в третьем пруду. Параметр α уравнения регрессии веса почки по длине тела вычисляли по средним значениям показателей трех первых измерений сеголетков в том же, третьем пруду. Значения α на каждом из отрезков времени роста рыб между измерениями определили по формуле (5). Окончательное значение параметра α в уравнении (4) вычислили как среднее геометрическое из его значений на разных отрезках роста рыб. В итоге, для уравнения регрессии веса селезенки по длине тела получено значение α = 3.1725, а для второго уравнения α = = 2.5356. По средним значениям длины тела, веса селезенки, веса почки в первой пробе молоди третьего пруда и соответствующим α нашли величину параметра В для каждого из двух уравнений регрессии.

Таким образом, исходное уравнение регрессии для отражения нормы выраженности веса селезенки по длине тела сеголетков предстало в виде $y = 0.0299 \cdot X^{3.1725}$ (10), а уравнение регрессии веса почки по длине тела - $y = 0.6192 \cdot X^{2.5356}$ (11).

Построенная по уравнению (I0) кривая практически совпала с экспериментальными точками, по значениям которых вычислены параметры уравнения (см.рис.2). Из литературных источников, однако, известно, что в естественных популяциях разных видов рыб скорость увеличения веса этого органа несколько ниже скорости увеличения размеров и веса рыб /38/. В связи с этим для коррекции кривой уравнения (I0) мы посчитали допустимым внести поправку в величину параметра α уравнения и заменить вычисленное значение (3.I725) на α =3. Тем самым, для отражения нормы выраженности веса селезенки у сеголетков разного размера выбрали изометрическую зависимость между весом этого органа и длиной или весом их тела. С измененными значениями параметров уравнение (I0) приняло вид $y = 0.0396 \cdot X^3$ (I2). На рис.4 его кривая расположилась несколько ниже экспериментальной кривой соотносительного роста средних значений веса селезенки и длины тела у сеголетков карпа в третьем пруду.

Необходимость определения верхней границы нормы выраженности веса селезенки к длине тела у сеголетков проявилась совершенно естественно. Для решения этого вопроса мы воспользовались материалами измерения веса селезенки и длины тела рыб в первых обловах всех прудов. По отношению к кривой уравнения (I2) просчитали, во сколько раз, при одной и той же длине тела, средний вес селезенки у рыб в первых обловах всех прудов отличается от его значений на прогностической кривой. Средняя геометрическая величина (средняя из отношений) отклонения оказалась равной I.07I63. Перерасчет значения параметра В в уравнении (I2) позволил получить уравнение $y = 0.0424 \cdot X^3$ (I3), кривая которого и была выбрана в качестве верхней границы нормы выраженности веса селезенки при соответствующей длине тела у молоди карпа (см.рис.4). Аналогично, после перерасчета значения параметра В в уравнении (II), было получено уравнение $y = 0.65I \cdot X^{2.5356}$ (I4) для определения верхней границы нормы выраженности веса почки к длине тела молоди карпа. Мы не утверждаем, что кривые уравнений (I3, I4) являются пределом для верхней границы нормы выраженности веса упомянутых органов к длине тела рыб. Не исключено, что в разных условиях

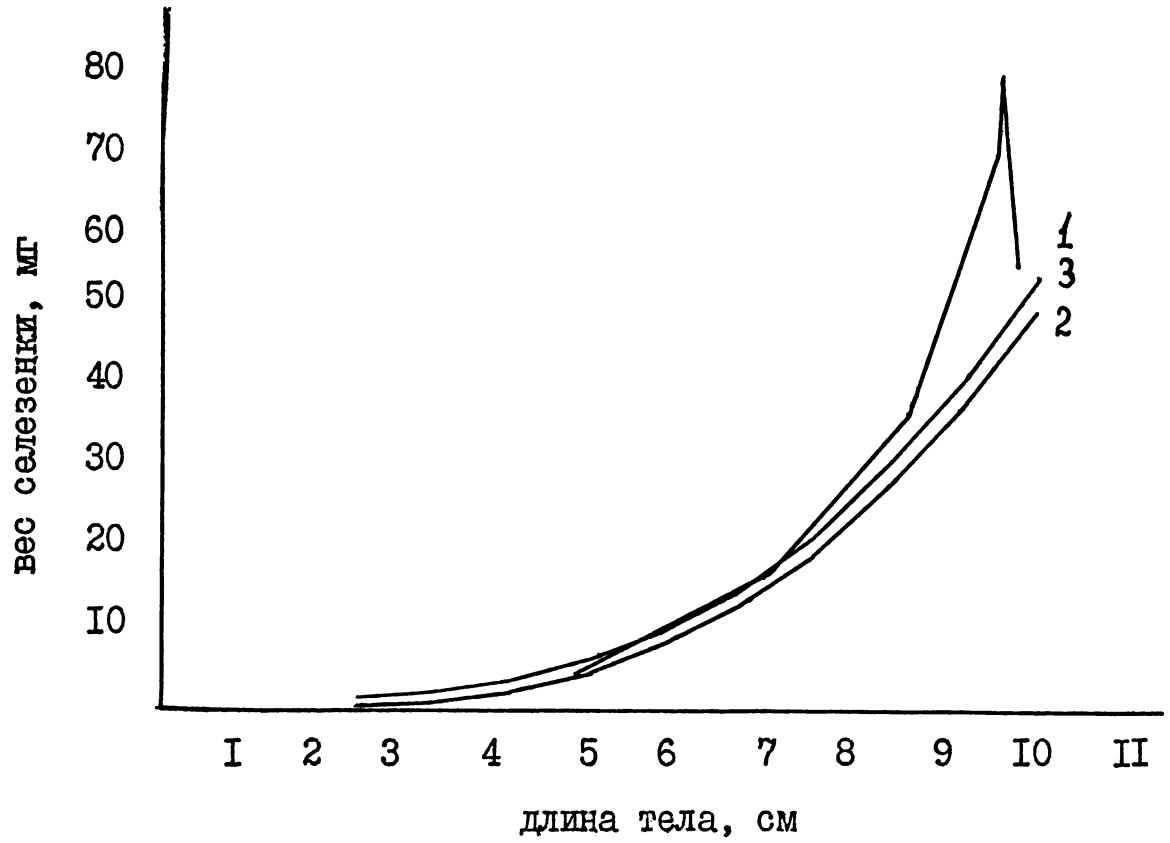

Рис.4. I - экспериментальная линия соотносительного роста средних значений длины тела и веса селезенки у молоди карпа в третьем пруду. 2 - прогностическая кривая нормы выраженности среднего веса селезенки у разной по длине тела молоди карпа: $У = 0.0396 \cdot X^3$. 3 - кривая, отражающая верхний предел нормы выраженности среднего веса селезенки у разной по длине тела молоди карпа: $У = 0.0424 \cdot X^3$.

выращивания и при ином, чем в нашем примере, генотипическом составе модельных (прудовых) популяций молоди карпа, верхние границы нормы выраженности веса органов могут быть смещены в сторону бо́льших значений веса органов.

Уравнения (I3, I4) могут быть использованы для осуществления контроля за ростом молоди карпа в летнее время в условиях рыбоводных хозяйств. Оценка морфо-физиологического состояния сеголетков по весу внутренних органов не предполагает никаких дополнительных затрат на приобретение дорогостоящего оборудования в рыбоводные лаборатории. Необходимо иметь штангенциркуль для измерения длины тела сеголетков, весы для измерения веса рыб и торзионные весы для взвеши-

вания внутренних органов. Наряду с мероприятиями по контролю за средой обитания рыб, оценка морфо-физиологического состояния сеголетков в разные моменты летнего выращивания рыб вполне доступна любому рыбоводу-практику. Вместе с тем, осуществление контроля за ростом сеголетков по предложенному методу, на наш взгляд, позволит: определять оптимальные плотности посадки личинок в пруды, выращивать к осени жизнестойкую молодь карпа, способную благополучно переносить зимний период, предотвращать бессмысленную трату корма в летнее время на выращивание крупной, но не зимостойкой молоди карпа.

ЛИТЕРАТУРА

I. Аббасов Г.С., Поляков Г.Д. Оценка условий питания и биологического состояния стада рыб с помощью коэффициента упитанности. - Вопросы ихтиологии, 1978, т.18, № 3 (110), с.443-459.

2. Аксютина Э.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.,1968.- 288 с.

3. Беляев В.И. К изучению фенотипической изменчивости длины и веса тела сеголетков карпа.- В сб.: Экологические основы повышения продуктивности прудовых экосистем. Труды ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1979, вып.120, с.25-35.

4. Беляев В.И. Зависимость изменчивости и роста личинок карпа от их численности.- Там же, с.47-55.

5. Беляев В.И. Степень соответствия экспоненциального и степенного уравнений для описания роста молоди карпа в длину.- В сб.: Количественные методы в экологии позвоночных. Труды ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1983, с.127-133.

6. Беляев В.И. Соотношение между длиной и весом тела в онтогенезе молоди карпа.- Там же, с.134-140.

7. Беляев В.И., Венглинский Д.Л. Морфологические особенности пеляди бассейна реки Северной Сосьвы.- В сб.: Закономерности роста и морфологические особенности рыб в различных условиях существования. Труды ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1976, вып.99, с.12-22.

8. Брюзгин В.Л. О методах изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Журн."Вопросы ихтиологии", 1963, т.3, вып.2, с.347-365.

9. Брюзгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев, "Наукова думка", 1969, 186 с.

10. Бурмакин Е.В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди.- Труды Барабинского отд.ВНИОРХ, Новосибирск, 1953, т.6, вып.1, с.25-89.

11. Васецкий С.Г. Динамика первого деления созревания в ооцитах на примере осетровых рыб. Журн. общ.биологии, 1970, т.31, № 1, с.84-93.

12. Васецкий С.Г. Мейотические деления.- В кн.: Актуальные проблемы оогенеза.- М., Наука, 1977, с.145-172.

13. Васнецов В.В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых.- Зоол.журн.,1934, т.XIII, вып.3, с.540-583.

14. Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.- Усп.совр.биол.,1966, т.61, 2, с.274-283.

15. Винберг Г.Г. Общие закономерности роста животных. Минск, Вышейшая школа, 1968, с.45-59.

16. Винберг Г.Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных.- В сб.: Количественные аспекты роста организмов.- М., Наука, 1975, с.7-25.

17. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия.- Л., Изд.ЛГУ, 1982,- 264 с.

18. Детлаф Т.А. Некоторые температурно-временные закономерности эмбрионального развития пойкилотермных животных.- В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М., Наука, 1977, с.269-287.

19. Детлаф Т.А. Адаптация пойкилотермных животных к развитию в условиях колеблющихся температур и проблема целостности развивающихся организмов. Онтогенез, 1981, т.12, № 3, с.227-242.

20. Детлаф Т.А., Детлаф А.А. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии.- Докл. АН СССР, 1960, т.134, № 1, с.199-202.

21. Детлаф Т.А., Детлаф А.А. Безразмерные критерии как метод количественной характеристики развития животных.- В кн.: Математическая биология развития. М., Наука, 1982, с.25-39.

22. Джини К. Средние величины.- М.,1970.- 447 с.

23. Дячук И.Е. О показателях темпа роста рыб.- Гидробиол.журн.,1974, т.10, вып.2, с.105-110.

24. Живков М. Критический анализ некоторых относительных показателей интенсивности роста рыб.- Изв. на зоолог. инст. с музей, 1972, кн.36, с.81-101.

25. Зотина Р.С., Зотин А.И. Объединенные уравнения роста.- Журн.общ.биол.,1973, т.34, № 4, с.606-616.

26. Каминский Л.С. О применении геометрической средней в биологии.- В сб.: Применение математических методов в биологии. № 3, Л., 1964, с.6-18.

27. Кендалл М., Стьюарт А. Статистические выводы и связи.- М., Наука, 1973, 900 с.

28. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных.- М., Наука, 1976.- 293 с.

29. Несис К.Н. Применение геометрической средней при изучении распределения водных организмов.- В кн.: Проблемы промысловой гидробиологии. М., 1969, с.304-309.

30. Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб.- М., Наука, 1975.- 159 с.

31. Плохинский Н.А. Биометрия.- М.,1970, с.367.

32. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб.- М., Пищевая промышленность, 1966, с.320.

33. Ротт Н.Н. Клеточное деление в предгаструляционный период развития.- Онтогенез, 1980, т.II, № I, с.3-23.

34. Сметанин М.М., Баканов А.И. Об использовании средней арифметической и средней геометрической в гидробиологических и ихтиологических исследованиях.- В сб.: Биология внутренних вод. Л., Наука, 1980, Информ.бюлл. № 48, с.74-78.

35. Смирнов В.С. Изменчивость биологических явлений и коэффициент вариации.- Журн.общ.биологии, 1971, т.32, № 2, с.152-162.

36. Хастингс Н., Пикок Д. Справочник по статистическим распределениям.- М., Статистика, 1982.- 96 с.

37. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.- Труды ИЭРиЖ УФАН СССР, Свердловск, 1968, вып.58,- 388 с.

38. Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология.- М., Наука, 1976.- 152 с.

39. Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста.- В сб.: Рост животных. М., Биомедиздат, 1935, с.8-60.

40. Fulton F.W. The sovereigny of the sea. Edinburgh, London, 1911.- 799 p.

41. Reeve E., Huxley J. Some problems in the stady of allometric growth.- In Essayes on growth and form. Oxford Univ. Press, 1945, p.121-156.

42. Richards O.W., Kavanagh A.J. The analysis of growing form.- In Essayes on growth and form. Oxford Univ. Press, 1945, p.188-229.

Печатается в соответствии с решением Ученого совета
Института экологии растений и животных
Уральского научного центра
А Н С С С Р
от 21 марта 1985 года

В печать от 3.6.85
Тир. 1 Цена 5-40 Зак. 32792

Производственно-издательский комбинат ВИНИТИ
Люберцы, Октябрьский пр., 403