

УДК 597.08.591.53

О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов

Ю.С. Решетников, О.А. Попова

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН, г. Москва)
e-mail: ysreshetnikov@gmail.com

Дан краткий обзор современных методов полевых ихтиологических исследований, оценка их возможностей и вероятные ошибки при их применении. При сравнении пластических признаков желательно использовать промеры, выполненные одним оператором. При сравнении счётных признаков необходимо добиваться, чтобы применялась единая методика подсчёта числа позвонков, чешуёй в боковой линии и лучей в плавниках. Показаны ошибки в подсчётах числа позвонков у лососёвых и карповых рыб, которые возникают из-за расхождений в том, что считать последним позвонком. При проведении анализа питания рыб предлагается новый индекс (IR), который учитывает частоту встречаемости (F) и долю по массе (P). Этот индекс особенно удобен при работе с малыми выборками, и он уже успешно применяется при анализе питания некоторых российских рыб. Обсуждаются такие понятия как «обеспеченность пищей», «пищевые потребности» и «накормленность рыб». «Обеспеченность пищей» близко к понятию «кормовой базы рыб» — это количество пищи в водоёме, которое может быть потреблено и переварено рыбами. «Пищевые потребности» — это количество корма, которое необходимо для данного количества рыб в водоёме для их нормального роста и размножения. «Накормленность рыб» (α) определяется как отношение реального рациона (R) к рациону максимальному (R_m) и выражается формулой $\alpha = R/R_m$. Точность в определении возраста рыб желательно проверять при просмотре разных регистрирующих структур и использовать разных операторов. Проводить экспертную оценку исходных данных и стараться определить погрешность применяемого метода. Рассмотрена актуальность оценки ошибок количественных исследований в экологии рыб. Приведена классификация источников погрешности анализируемых показателей. Показано, как оценить общую ошибку применяемых индексов и как планировать дальнейшие исследования на основе полученной информации.

Ключевые слова: методики, морфометрия, питание, рост, ошибки и точность методик.

Как правило, обучение методикам ихтиологических исследований проходит в полевых условиях, когда старший и более опытный коллега учит, как собирать материал, как правильно его обрабатывать и какие выводы на его основе можно сделать. Этот способ «мастер — подмастерье», или «из рук в руки», существует во многих ихтиологических школах, и он мно-

гое даёт молодому специалисту. Но тут многое зависит от уровня преподавателя и тех методических приемов, которые приняты в его окружении. К сожалению, в последние годы практически нет толковых руководств по методам ихтиологических исследований. Обычно в данном случае все ссылаются на методику Правдина [1966], которая на сегодня несколь-

ко устарела, поэтому все стараются добавить ссылки на последние методические поправки, предложенные разными авторами [Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980; Мина и др., 2005 и др.]. Однако это не спасает от некоторых методических просчётов.

Известно, что на сегодня некоторые общепринятые показатели настолько устарели, они обычно уже не используются в ихтиологических исследованиях, тем не менее их рекомендуют в некоторых методических изданиях [Правдин, 1966; Романов, Петлина, Бабкина, 2012; Журавлёв, 2014 и др.]. Это, прежде всего, метод морфо-физиологических индикаторов [Смирнов и др., 1972] и коэффициенты упитанности рыб.

Так уж повелось, что в ихтиологии со времён Г.В. Никольского [1944, 1974] для суждения об обеспеченности рыб пищей и условий питания использовали **коэффициенты упитанности** по Фультону и Кларк. Однако в последних работах показано, что коэффициенты упитанности вовсе не отражают упитанность рыб, а, наоборот, высокие значения коэффициентов упитанности иногда свидетельствуют о плохих условиях питания и низкой жизнеспособности молоди карпа [Аббасов, Поляков, 1978; Гершанович и др., 1984 и др.]. Простой пример: две особи какого-либо вида рыб одного возраста и размера имеют разное количество жира (у одной особи больше жира, а у другой — влаги); известно, что жир легче влаги, поэтому менее жирная рыба будет тяжелее, и соответственно рассчитанные коэффициенты упитанности у неё будут выше, поэтому менее жирная рыба окажется «более упитанной», что не соответствует действительности. Давно было подмечено ихтиологами разных стран и показано, что коэффициенты упитанности не отражают упитанности рыб, это просто одно из соотношений «длина — вес». По этой причине, если в вашей статье, присланной в редакцию одного из ведущих журналов, имеются коэффициенты упитанности, то вам предложат их убрать, или же последует заключение: «статья не может быть принята к публикации в нашем журнале».

Практически канула в Лету **методика морфо-физиологических индикаторов** (использование в виде индексов массы сердца, печени,

почек, селезенки, мозга и др.) [Смирнов и др., 1972]. Она была разработана для мелких млекопитающих и в 1960-е гг. пользовалась большим спросом у зоологов уральской школы. Однако на рыбах она не дала ничего стоящего, кроме потери времени при взвешивании мозга. Прежде всего, по той простой причине, что у рыб нет конечного веса, как это наблюдается у грызунов, вес рыб сильно меняется в зависимости от многих причин (а внутренние органы за ним не поспевают: так называемая аллометрия роста). Вторая сторона — это ошибка при взвешивании внутренних органов: если печень и сердце ещё можно извлечь с минимальной потерей части органа, то при извлечении почек и мозга возникали большие проблемы, что существенно влияло на получение точного веса этих органов. Метод морфо-физиологических индикаторов был отвергнут большинством ихтиологов как не прошедший апробацию. Однако и сейчас можно найти рекомендации по его применению в некоторых учебных пособиях [Романов и др., 2012].

Имеется много замечаний и по другим ихтиологическим методикам, поэтому кратко остановимся на основных на примере исследования сиговых и лососёвых рыб. В данной статье приводятся ссылки лишь на главные работы по теме.

МОРФОМЕТРИЯ

Обычно все морфологические промеры и просчёты делаются на свежепойманной рыбе. При любом анализе обычно делаются промеры длины, веса (массы), определяется пол и стадия зрелости рыбы, отмечается жирность и степень наполнения желудка или желудочно-кишечного тракта рыб. В дополнение к этому стандартному биоанализу часто используется морфометрия: промеры пластических признаков (длина головы, высота тела и т.п.) и просчёты меристических признаков (число чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок, лучей в плавниках и т.п.). Остановимся на основных трудностях, которые встречаются при морфометрии рыб.

Пластические признаки. На примере лососеобразных и других рыб многие авторы отмечали, что каждый водоём имеет рыб со своей

формой тела, несколько отличной от формы рыб из других водоёмов. Поэтому в 1960—1980 гг. все возлагали большие надежды на морфометрию при разделении популяций, экологических форм или стад рыб. Результаты морфометрических исследований служили основанием для суждений о фенетических отношениях, то есть отношениях, характеризующих сходство фенотипов особей и групп особей, а также для принятия таксономических решений. В ихтиологии промеры рыб обычно приводятся в относительном выражении — в процентах длины особи или длины головы (индексы).

Было установлено, что при сравнении необходимо учитывать возрастные изменения признаков и различия между самцами и самками, поэтому сравниваемые выборки должны быть представлены рыбами одного размера, одного пола и желательно со сходным темпом роста. К сожалению, «правило прочих равных условий» далеко не всегда соблюдается при таком сравнении. Уже давно известно, что для молодых рыб характерны большая голова, большой размер глаза, низкое и вытянутое тело, короткие плавники (такие признаки иногда называют инфантильными). С возрастом уменьшается голова и глаз и, наоборот, увеличиваются высота тела, межглазничное расстояние и другие признаки. Причём если построить кривые возрастных изменений признаков, то для рыб разных популяций они могут иметь разную форму и разный угол наклона (рис. 1), которые характерны для отдельных популяций. Наши материалы по сига́м показывают, что пластические признаки более тесно связаны не с возрастом, а с размерами и темпом роста рыб. Анализ возрастных изменений у мелкого сига-нельмушки и крупного сига-казарки из оз. Кубенского позволил установить, что крупные сига́ представляют собой не отдельную форму (популяцию), а являются старшими особями сига-нельмушки. На примере байкальского омуля было показано, что три расы (стада) байкальского омуля различаются по типу кривых возрастных изменений признаков. Не только размеры, но и темп роста влияет на пластические признаки рыб; обычно тугорослые особи имеют индексы головы и глаз больше по сравнению с быстрорастущими особями. Чтобы не увеличивать список литературы

отсылаем к монографии, где всё это подробно разобрано [Решетников, 1980].

В ихтиологической литературе за многие годы накоплен гигантский объём морфометрических данных, и с внедрением математических методов обработки [Андреев, Решетников, 1978, 1981 и др.] казалось, что наступили идеальные времена для ихтиологов, работающих с индексами. Вслед за Правдиным [1966] начали описывать новые виды, подвиды, различные нации и формы на основе морфометрических данных. Однако уже тогда многие авторы отмечали недостатки индексов, суще-

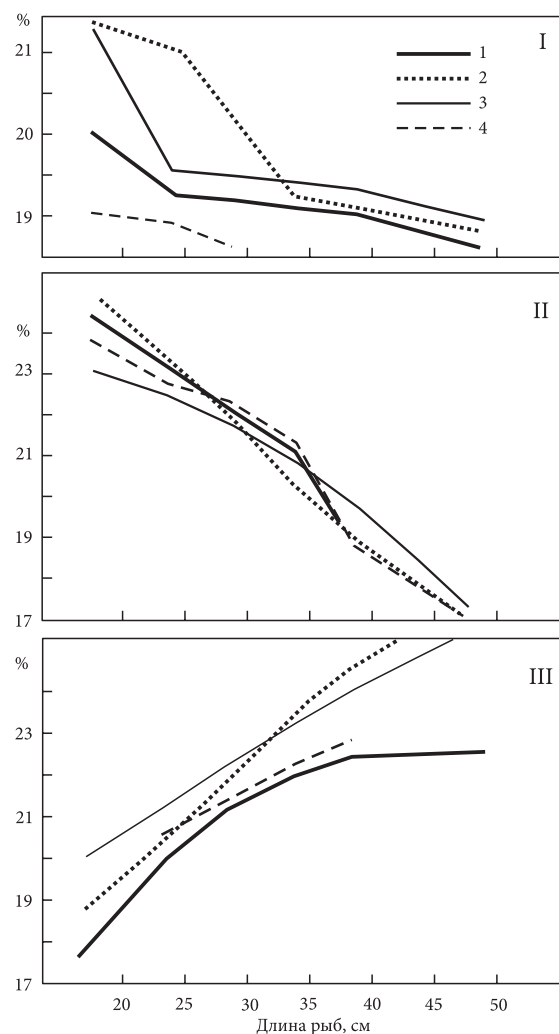


Рис. 1. Изменение длины головы (I), диаметра глаза (II) и наибольшей высоты тела (III) в связи с размерами тела у разных популяций сига [Решетников, 1980].

1 — Чуозеро, 2 — Имандра, 3 — Охтозеро,
4 — Чигильс-явр

ственно ограничивающие возможности их применения. Вместе с тем Сокал и Рольф [Sokal, Rohlf, 1981 — цит. по: Мина и др., 2005] полагали, что использование этих индексов глубоко внедрилось в процессы научного познания и вряд ли прекратится, поскольку это может быть единственным разумным способом понять и растолковать некоторые биологические процессы. Применение компьютеров и статистики значительно увеличило возможности исследователей. Однако были и другие точки зрения по оценке возможностей морфометрического анализа, в частности отмечалось, что «бум теории информации, наблюдавшийся в 1960–1970-х гг., принёс экологии, пожалуй, больше «шума в каналах связи», чем нетривиальное осмысливание информации» [Суханов, 1988. С. 795].

Однако техника машинной обработки данных ушла настолько далеко, что приподнесла и другой сюрприз: машина научилась различать данные, полученные разными операторами, которые принадлежали к одной школе и измеряли рыб, сидя рядом, «бок о бок», по одной и той же системе, передаваемой из рук в руки. Сначала это было показано при морфометрических промерах разными операторами выборки алтайских османов, ленка и арктических гольцов [Борисовец, 1982; Борисовец и др., 1983, 1984], а потом при анализе промеров черепа карпа [Мина и др., 2005]. Получается, что если промеры одной и той же особи разными операторами дают расхождение, то метод морфометрии можно использовать только в том случае, если все промеры выполнены одним оператором [Андреев, Решетников, 1977; Мина et al., 1996 и др.]. Из этого следует, что все многочисленные таблицы по пластическим признакам, которые имеются в литературе, сегодня практически бесполезны для нас. Отметим ещё одну деталь. Обычно все промеры делаются на свежей рыбе; рыба, которая долго лежала после вылова и потеряла тургор, даст другие показатели. Некоторые авторы делали промеры на свежпойманной рыбе, другие — после её фиксации в соли, формалине или спирте. Была проведена специальная серия промеров музейных экспонатов на протяжении ряда лет, они показали, что полученные индексы менялись по мере хранения одной и той же

особи в спирте, причем все промеры выполнялись одним оператором [Барсуков, Световидов, 1966].

В последние годы за рубежом и у нас [Бочкарев, Зуйкова, 2007; Романов и др., 2012 и др.] пропагандируется методика промеров рыб по фотографиям (truss network — метод обработки цифровых фотографий рыб). Методика основана на большой разрешающей способности современной цифровой фотографии, промеры пластических признаков рыб делаются по фотографиям с их последующей обработкой при помощи специальной программы Axio Vision или аналогичной. Считается, что различия между обычными промерами пластических признаков оператором на свежей рыбе и промерами по фотографии, выполненными тем же оператором, незначительны, К сожалению, сравнение данных, выполненных разными операторами по одной фотографии рыбы, не проводилось. Предложенный метод имеет положительные стороны: можно обмениваться фотографиями, создавать банк данных, каждый может на свой манер промерить рыбу, кроме того промеры делаются в лабораторных условиях, а не в поле. С нашей точки зрения, данная методика имеет больше отрицательных сторон: мы переносим трёхмерное изображение рыбы в двухмерное, поэтому такие признаки, которые в натуре не укладываются на плоскость (длина верхнечелюстной кости, высота и ширина рыльной площадки, диаметр глаза, ширина межглазничного пространства и др.) на фотографии будут промерены с занижением размеров. Кроме того, как бы мы не расправляли плавники перед фотографированием, всё же точно просчитать число лучей в плавниках невозможно. А основная идея — уход от промеров в поле и перенос их в лабораторию — чревата потерей информации по числу жаберных тычинок, числу позвонков, мы не получим данных о поле рыб и стадии зрелости гонад, о состоянии внутренних органов. Кроме того, «полевые условия» не предполагают обработку рыбы только на вьючных ящиках, на ветру или на морозе. Мы обрабатывали рыбу вместе с норвежскими коллегами в идеальных полевых условиях (под крышей, с электрическим светом, в тепле и с тёплой водой). Принципиально нельзя сравнивать полученные данные

по снимкам с табличным материалом по литературным источникам и обработанные по традиционной схеме промеров на живых объектах. Опять же промеры разных операторов могут быть несопоставимы. Таким образом, предлагаемая методика имеет больше отрицательных, чем положительных сторон. За рубежом появляются публикации с применением данной методики, в российские журналы уже начали поступать подобные статьи с промерами по фотографиям рыб, но пока в хороших журналах такие статьи отклоняются.

Меристические признаки. Кажется бы, проще дело обстоит с меристическими (счётными) признаками, но и тут есть свои подводные камни. Известно, что количество позвонков и лучей в плавниках закладывается на ранних стадиях развития, поэтому их число не зависит от возраста рыб (но могут быть различия между разными генерациями, поскольку эти признаки зависят от температуры инкубации). Окончательно число чешуй в боковой линии и число лучей в плавниках формируется позднее, обычно на стадии малька. Отметим, что каждый меристический признак необходимо просчитывать дважды, в случае несовпадения результатов необходимо повторить подсчёт. При этом необходимо использовать препаровальную иглу или другой инструмент, а также лупу или бинокляр при счёте некоторых признаков. Остановимся подробно на каждом признаке.

Число лучей в плавниках закладывается в первые месяцы личиночного развития, и обычно к концу первого месяца формируется окончательное число лучей [Европейцева, 1949 и др.; Кугаевская, Сергиенко, 1982; Черняев, 2004]. Обычно последний ветвистый луч у всех лососеобразных рыб в спинном и анальном плавниках разветвлён и считается за один луч. Особенно внимательно следует считать первые неветвистые лучи в плавниках *D* и *A*; они очень маленькие и плохо видны, без препаровальной иглы и лупы у мелких рыб их не разглядеть (рис. 2). Брюшные плавники у сиговых рыб имеют два неветвистых луча, причём первый луч лежит в другой плоскости, поэтому многие авторы его пропускают при подсчётах. Обычная формула брюшного плавника II 10,

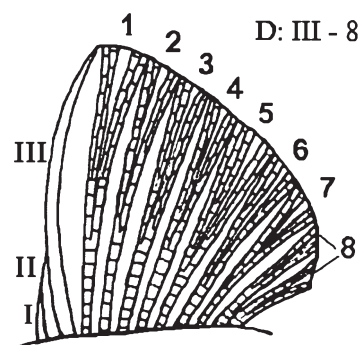


Рис. 2. Расположение и система подсчёта лучей в спинном плавнике сиговой рыбы [Романов и др., 2012]

грудного — I 15, возможны небольшие отклонения.

Число чешуй в боковой линии или в латеральной линии (*lineae lateralis*, *ll*) окончательно формируется в первые месяцы жизни и в течение всей жизни у каждой особи остаётся постоянным (если не происходит нарушения в боковой линии при нападении хищника или ранениях). Иногда расхождения средних значений этого признака обусловлены разными методами подсчёта. Число чешуй в боковой линии — это число прободённых чешуй; если считать все чешуи (у сиговых часто на хвосте имеются 2–3 чешуи без пор), то это — **число чешуйных рядов по боку тела**. Многие ихтиологи путают эти понятия, отсюда могут быть и различия в числе чешуй. Так у арктического гольца чешуя мелкая и число чешуй в *ll* 130–140, а поперечных рядов чешуй 190–240. У корюшковых рыб эти различия особенно велики: у европейской корюшки число чешуй по боку тела 61–75, но из них прободённых всего 2–14, поэтому число чешуй в *ll* равно 2–14 (табл. 1). Отметим, что некоторые американские авторы считают чешую только до конца позвоночника, другие считают все чешуи, в том числе и мелкие на хвосте без пор. Отсюда могут быть расхождения по чисто методической причине. Наши данные по сигам Лапландии показали, что практически со второго года жизни рыб число чешуй в боковой линии остаётся постоянным, не зависит от возраста и года сбора материала и мало меняется от поколения к поколению [Решетников, 1980].

Таблица 1. Число рядов чешуй (или общее число чешуй по боку рыбы, *cs*) и число прободённых чешуй в боковой линии (*ll*) у разных видов рыб

Виды рыб	<i>cs</i>	<i>ll</i>
<i>Coregonus albula</i>	69–100	67–98
<i>Thymallus thymallus</i>	75–103	72–98
<i>Salvelinus alpinus</i>	190–240	120–180
<i>Esox lucius</i>	105–144	56–65
<i>Osmerus eperlanus</i>	61–75	9–14

Число жаберных тычинок (*spina branchiales, sp.br.*) с давних пор используется при разделении видов и внутривидовых форм у сиговых. Подсчёт числа тычинок ведётся на левой первой жаберной дужке, при большом числе тычинок (ряпушки, пелядь, многотычинковые сиги) лучше использовать лупу. Прочитываются все тычинки, в том числе и зачаточные, которые бывают плохо видны без лупы. Некоторые авторы отмечали увеличение числа тычинок с возрастом рыб, часто это относилось к видам с большим числом тычинок (ряпушки, пелядь, омуль). Правда, такие вы-

воды иногда делали на малых выборках или на молодых особях, когда легко пропустить зачаточные тычинки. В то время как авторы, работавшие с большими выборками по ряпушке, байкальскому омулю и сигу, увеличения числа тычинок с возрастом не отмечали. В противоположность этому у нельмы наблюдали уменьшение числа тычинок с возрастом, что можно объяснить или редукцией крайних тычинок в связи с переходом к хищному образу жизни, или селективной смертностью особей с разным числом тычинок. Небольшое снижение числа тычинок отмечали и мы у крупных особей хищного озёрного гольца Камчатки [Решетников, 1961].

При анализе числа жаберных тычинок расхождение в просчётах на одну тычинку вполне возможно, поэтому считать их следует особенно тщательно, и делать это дважды. Например, Бергом [1948] была допущена ошибка, когда он описал новый вид гольца *Salvelinus andriashevi* Berg, 1948 из оз. Эстихет на основании малого числа жаберных тычинок (14) у одного музейного экземпляра. Барсуков [1960] при работе на оз. Эстихет не мог

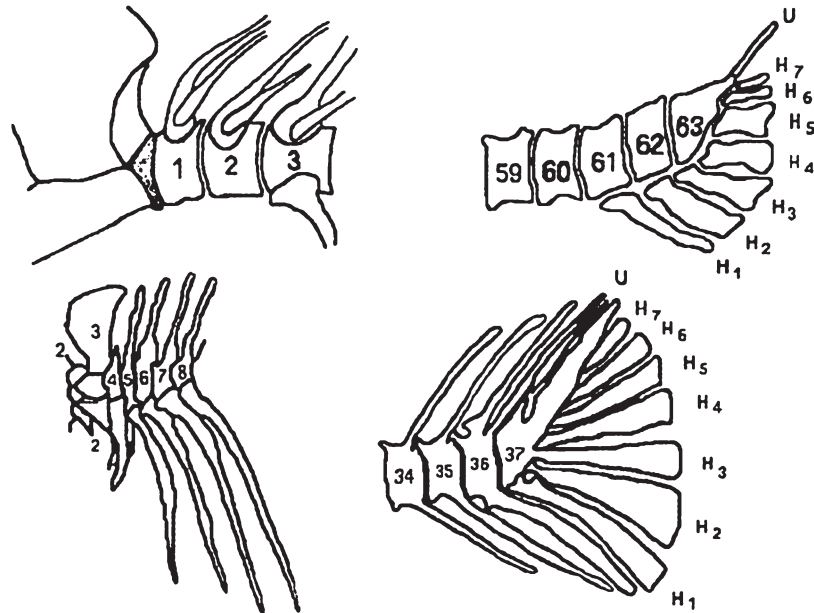


Рис. 3. Схема просчёта краниальных и каудальных позвонков у сиговых (сверху) и карповых рыб (внизу). Арабскими цифрами обозначены позвонки (1–63 — у сиговых и 2–37 — у карповых, у последних четыре первых позвонка срастаются и образуют Веберов аппарат); $H_1...H_7$ — гипуралии; *U* — уростиль; *R* — рудиментарный позвонок у сиговых находится слева от первого позвонка (тёмный)

поймать ни одного гольца с таким числом жаберных тычинок. При проверке оказалось, что этот музейный экземпляр в коллекциях ЗИН РАН имел 19 тычинок. Возможно, при работе с рыбой число 19 было записано Л.С. Бергом карандашом таким образом, что верхняя часть цифры 9 стерлась и потом была прочитана им как 14 [Барсуков, 1960].

Число позвонков (*vertebrae*, *vt.*) зависит от числа миомеров у эмбрионов, их окончательное число закладывается на ранних эмбриональных этапах и не меняется с возрастом; поэтому все большие расхождения в подсчётах числа позвонков связаны с методикой их счёта. Наша система подсчёта позвонков у сиговых рыб была описана нами ранее [Решетников, 1980], она показана на рисунке 3. У сиговых, лососёвых и хариусовых рыб первый позвонок срастается с черепом и его трудно отделить; обычно этот рудиментарный позвонок не учитывается. Первым считался такой позвонок, который имел два сочленения (справа и слева). Этот чёткий признак первого позвонка всегда позволяет фиксировать начало счёта позвонков (рис. 3, обозначен цифрой 1). Последние три позвонка у всех сиговых и лососёвых рыб загнуты вверх (61, 62 и 63), причём самый последний позвонок (63) имеет только одно, проксимальное, сочленение и в отличие от всех остальных позвонков имеет форму «флажка», или «вымпела». Из последнего позвонка выходит уростиль (*urostil*, *U*), который не учитывается при подсчёте числа позвонков.

Все расхождения в системах подсчёта числа позвонков прежде всего связаны с этим уростилем. Частично в этом есть и вина Берга [1948], который на примере карповых рыб писал, что последний позвонок со всеми гипуралиями (*hypuralia*, *H*) нужно принимать за один позвонок. Но у карповых рыб все гипуралии прикрепляются к одному последнему позвонку (рис. 3, номер 37), а у сиговых они прикрепляются к трём последним позвонкам (номера 61, 62, 63). Ещё во время совместной работы на Чукотке с А.С. Новиковым он говорил, что все сибирские ихтиологи считают три последних позвонка у сигов за один, что нашло отражение и в его монографии [Новиков, 1966], и в ряде публикаций сибирских ихтиологов.

Наши данные показывают, что обычно колебания числа позвонков у любого вида рыб не превышает 5–6. Приводимые иногда в литературе пределы колебания числа позвонков порядка 10–15 для нельмы, чира, сига, тугуна, пеляди и муксуна из разных водоёмов следует считать сомнительными и нуждающимися в проверке. Обычно перед началом работ по морфометрии следует заглянуть в обзорные работы по видам [Атлас пресноводных рыб России, 2002; Рыбы в заповедниках России, 2010], где эксперты проверили все имеющиеся данные по меристическим признакам и выбросили заведомо ложные. Если при подсчёте признаков ваши данные выходят за видовые пределы, то на это следует обратить особое внимание, пересчитать ещё раз, и, если вы уверены в подсчёте, зафиксировать материал (в спирте, засолить, сделать фотоснимки или рентгеноснимки) и направить эксперту для проверки. Нами были проверены подсчёты числа позвонков у ряпушки из ряда европейских озёр, по числу позвонков она причислялась к виду сибирской ряпушки. Однако наши подсчёты числа позвонков показали, что все особи относились к европейскому виду. Нами также были подсчитаны позвонки по рентгенограммам у рыб из тех регионов, которые вызвали большие сомнения в методике счёта. Например, Ф.Н. Кирилловым [1972. С. 178] была описана особая форма сига в ранге «нацио» — «ледовито-равнинный сиг» из оз. Лабанкыр; основной отличительный признак — малое число позвонков (54–60), в то время как у вида *Coregonus lavaretus* на всем ареале 58–65 позвонков. По нашей просьбе в этом озере М.М. Тяптиргяновым были пойманы сига и сделаны рентгенограммы; наш подсчёт числа позвонков дал колебания 60–63 (табл. 2) (данные за 1990 г.).

Это наглядный пример того, как неверная методика подсчёта числа позвонков приводит к неверным таксономическим выводам.

Число жаберных лучей (*radii branchiostegi*, *r.br.*) редко учитывается исследователями. Признак довольно постоянен для вида и малоэффективен при разделении внутривидовых форм и популяций.

Число пилорических придатков (*pyloric caeca*, *p.c.*) обычно редко используется при

Таблица 2. Число позвонков у сига *Coregonus lavaretus* (L.) из разных регионов России (наши данные за исключением оз. Лабынкыр, 1972)

Водоёмы	Позвонки												Пределы	Среднее	n
	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65			
р. Воронья	—	—	—	—	—	—	2	9	20	8	—	—	60–63	61,8	39
Чуозеро	—	—	—	—	—	15	69	352	683	421	69	—	59–65	62,0	1615
оз. Имандра	—	—	—	—	—	—	3	14	22	14	2	—	60–64	61,9	55
Сямозеро	—	—	—	—	4	13	27	29	24	7	3	—	58–64	60,8	107
Онежское озеро	—	—	—	—	5	21	39	45	48	10	2	—	58–64	61,1	185
Ладожское озеро	—	—	—	—	—	—	4	8	15	30	8	3	60–65	62,5	68
р. Нева	—	—	—	—	—	1	7	1	10	2	1	—	59–64	61,3	22
р. Сев. Двина	—	—	—	—	—	1	22	13	11	3	—	—	59–63	60,8	50
р. Печора	—	—	—	—	1	11	77	57	18	10	2	2	58–65	61,6	173
р. Уса	—	—	—	—	1	6	14	19	13	10	7	1	58–65	61,3	71
р. Обь	—	—	—	—	—	3	11	53	136	61	14	1	59–65	62,0	279
р. Лена	—	—	—	—	—	1	1	8	30	22	8	—	59–64	61,4	70
р. Анадырь	—	—	—	—	5	18	86	131	140	118	5	—	58–64	61,4	371
оз. Лабынкыр, 1972	1	1	19	12	14	8	1	—	—	—	—	—	54–60	57,3	59
оз. Лабынкыр, 1990	—	—	—	—	—	—	2	3	3	2	—	—	60–63	61,5	10

сравнительном анализе популяций. Отметим, что пилорические придатки располагаются позади желудка, их основная функция — обеспечить увеличение всасывающей поверхности кишечника и нейтрализовать кислую среду содержимого желудка (поэтому их больше у хищных рыб). Важно не столько число придатков, сколько их общая длина (или площадь всасывающей поверхности). У корюшковых рыб число придатков колеблется от 1 до 7. У большинства сиговых рыб — от 40 до 326, причём меньше придатков у планктофагов ряпушки и тугуна (12–100), больше у бентофагов чира (90–260) и муксуна (123–326), а также у хищника нельмы (150–259). У лососёвых рыб обычно число придатков колеблется от 15 до 90, лишь у тайменя оно достигает 150–250. У хариусовых рыб 10–37 пилорических придатков.

ПИТАНИЕ РЫБ

Обычно при анализе питания рыб все ссылаются на руководство по питанию [Методическое пособие..., 1974], которое является

лучшим из всех руководств, существующих на сегодняшний день. Чаще всего при анализе питания используются три индекса: число кормовых объектов на один желудочно-кишечный тракт (N , экз.), частота встречаемости (F , %) и доля каждого компонента пищи по массе (P , %). Такой показатель, как доля по числу найденных в желудке организмов (N), используется редко, особенно если в желудке рыбы находятся организмы разного размера и массы (например, босмина и моллюски). Если же спектр питания довольно широк, от зоопланктона до крупных моллюсков и рыбы, то применение этого показателя становится бесполезным, он не отражает реальный вклад каждой группы организмов в рацион рыбы. Отметим, что одна личинка ручейника по массе равна 100 личинкам хирономид.

Частота встречаемости (F) указывает лишь на то, как часто данный корм встречался в питании рыб данной выборки, но при большой разнице в массе кормовых организмов этот показатель завышает значение мелких и часто встречаемых организмов и занижает значение

крупных объектов. Например, личинок хирономид можно встретить в желудках сиговых рыб довольно часто ($F = 90\%$), но их доля в пищевом комке по массе обычно невелика ($P = 10\%$). В то же время моллюски встречаются реже ($F = 10\%$), но их доля в пищевом комке существенно выше ($P = 80\%$). Какой вид корма в данном случае является главным? Определить это можно будет лишь в том случае, если у нас есть возможность рассчитать рацион (суточный, месячный или лучше годовой). Но такой возможности обычно не бывает. Кроме того, исследователи часто имеют дело с небольшими выборками, поэтому значение крупных, но редко встречаемых кормовых объектов, как правило, переоценивается.

Нами был предложен новый показатель, который учитывает и частоту встречаемости (F), и долю по массе (P) [Решетников и др., 1993; Попова, Решетников, 2011]. Мы назвали его «индексом относительной значимости» (IR , index of relative significance), он рассчитывается по формуле:

$$IR = \frac{F_i P_i}{\sum F_i P_i} \times 100\%,$$

где F_i — частота встречаемости каждого вида корма; P_i — доля по массе; а сама величина

i меняется от 1 до n (n — число видов кормовых организмов). Индекс нормирован, поэтому его колебания находятся в пределах от 0 до 100% независимо от числа кормовых организмов. В результате получилось как бы новое значение каждого организма по массе в составе пищевого комка с поправкой на частоту встречаемости.

В таблице 3 показано его применение при анализе питания ряпушки оз. Воже (графа с данными $F_i \times P_i$ с общей суммой 1680,5 в окончательном виде не приводится, используется лишь следующая графа IR в процентах от общей суммы). Обращаем внимание, что сума всех значений индексов IR , как и доля по массе (P) должны иметь 100,0%; в то время как частота встречаемости (F) в сумме никогда не должна давать 100%. В питании ряпушки зоопланктонные организмы (*Daphnia*, *Mesocyclops* и *Eudiaptomus*) имеют равную частоту встречаемости (25%), но разную долю по массе (10,2; 3,2 и 10,0%); соответственно и индексы IR получились разные (15,2; 4,8 и 14,9). Если *Mesocyclops* имел небольшое значение по массе ($P = 3,2\%$), то его индекс $IR = 4,8\%$, то есть примерно такой же, как у рода *Leptodora* ($IR = 4,5\%$), хотя доля *Leptodora* по массе и была вдвое выше ($P = 7,5\%$), однако частота встречаемости

Таблица 3. Питание ряпушки в оз. Воже в период открытой воды [Зуянова, 1994]

Компоненты	Июль				Август	Сентябрь	Октябрь
	F	P	$F \times P$	IR	IR	IR	IR
Зоопланктон:							
<i>Bosmina</i>	20	25,0	500,0	29,8	17	60	40
<i>Daphnia</i>	25	10,2	255,0	15,2	44	11	35
<i>Leptodora</i>	10	7,5	75,0	4,5	0	5	—
<i>Sida</i>	15	5,0	75,0	4,5	0	2	—
<i>Mesocyclops</i>	25	3,2	80,0	4,8	2	3	—
<i>Eudiaptomus</i>	25	10,0	250,0	14,9	3	7	22
<i>Heterocopus</i>	5	5,1	25,5	1,5	1	1	1
Бентос:							
хирономиды	20	10,0	200,0	11,8	0	1	1
Возд. насекомые	10	20,0	200,0	11,8	33	5	1
Прочие	5	4,0	20,0	1,2	0	5	0
Сумма	—	100,0	1680,5	100,0	100	100	100

Примечание. F — частота встречаемости; P — доля по массе; IR — индекс относительной значимости.

этого рачка в питании ряпушки была в два с половиной раза ниже ($F = 10\%$). Данные наглядно демонстрируют, что индекс IR увеличивает значение организмов с высокой частотой встречаемости и понижает значение тех организмов, которые встречаются реже. Это выравнивание показателя P позволяет избежать завышенных оценок крупных организмов, которые встречаются редко (например, для воздушных насекомых $P = 20,0$, но индекс $IR = 11,8$). Подчеркнём, что высокий показатель частоты встречаемости мелких организмов (например, у хирономид $F = 20\%$) ещё не свидетельствует о большом значении их в питании рыб (практически они сравнялись с воздушными насекомыми). Отметим, что применение этого индекса уже начинает встречаться в литературе [Зуянова, 1994; Болотова и др., 1995; Журавлёв и др., 2014]. Тем не менее, бывают случаи, когда исследователь должен сам выбрать, какой показатель (P или IR) предпочтительнее использовать.

При анализе питания рыб следует более строго подходить к полученным результатам и их трактовке. Современный экологический подход к решению многих рыбохозяйственных задач предполагает оценку кормовой базы и степень её использования рыбами. Вместе с тем постоянно встречающиеся в рыбохозяйственных работах заключения о том, что кормовая база «недоиспользуется» или «хорошо используется» не обосновываются надёжными количественными расчётами и представляют собой в значительной мере произвольные и субъективные мнения [Оценка погрешностей методов..., 1982; Краснопёр, 1982, 1985 и др.].

Можно принять, что обеспеченность рыб пищей зависит от трёх факторов: кормовой базы водоёма, потребности рыб в пище (с учётом их численности) и условий, обеспечивающих эту потребность. Чаще всего об обеспеченности рыб пищей судят по косвенным показателям, таким как численность популяции, темп роста рыб, условия их нагула и наполнение пищеварительных трактов. Иногда для суждения об обеспеченности рыб пищей используются данные о спектре питания рыб: доля основного вида корма в рационе или количество пищевых компонентов в спектре пи-

тания [Никольский, 1953, 1974]. В этом плане узкий спектр питания рассматривается как показатель хорошей обеспеченности пищей. Однако на примере многих видов рыб показано, что узкий спектр питания бывает как при низкой, так и при высокой кормовой базе [Шорьгин, 1952; Решетников, 1964; Михайлов и др., 1983, 1985; Решетников, Михайлов, 1988 и др.].

Мы предлагали ещё больше ограничить понятие «обеспеченность пищей», определив его как отношение количества доступного для рыб корма к количеству потребного (необходимого) для рыб корма (конечно, с учётом качества корма). Под потребным кормом понимается необходимое количество корма для обеспечения нормального роста, созревания и протекания других процессов в данных условиях. Это совпадает с максимальным рационом в понимании Меншуткина [1971] и приближается к пищевым потребностям, определяемым по методу балансового равенства [Винберг, 1966]. В связи с этим о накормленности рыб (α) можно судить по отношению реального рациона (R) к рациону максимальному (R_m): $\alpha = R/R_m$. С учётом качества корма мы предлагали ввести также показатель удовлетворения пищевых потребностей [Решетников, Михайлов, 1988].

Самая распространённая ошибка — судить о накормленности рыб по индексам наполнения желудков. Накормленность рыбы — это именно соотношение реального суточного рациона к рациону максимальному в данных условиях ($\alpha = R/R_m$). Если мы знаем, при каких значениях индекса наполнения желудка достигается максимальный рацион, то тогда с известной долей вероятности можно судить и о накормленности рыб. Но беда в том, что часто мы не знаем величину суточного рациона в данных условиях и при питании данными видами корма.

Часто для суждений о конкурентных отношениях среди рыб используют различные индексы. Обычно это индекс пищевого сходства ($СП$) [Шорьгин, 1952] или применяемый за рубежом аналогичный индекс, называемый индексом Харлберта (C_{xy}). В последних работах используют показатель степени перекрытия пищевых ниш ($C\lambda$). Близким показателем является и коэффициент перекрытия

ниш Пьянки (O_{ij}). Ссылки на первоисточники можно найти в наших работах [Решетников, Михайлов, 1988; Сидоров, Решетников, 2014]. Не следует забывать, что все эти индексы перекрывания пищевых ниш могут отражать степень пищевой конкуренции только в случае дефицита корма, поэтому их нельзя использовать для суждения о пищевых взаимоотношениях рыб без привлечения других показателей. Например, в период массового вылета водных насекомых многие виды рыб переходят на потребление личинок, куколок и взрослых особей насекомых, но это не значит, что наблюдается жёсткая конкуренция; просто корма так много, что его в данный момент хватает всем, причём на него переходят даже те рыбы, которые насекомыми обычно не питаются. Так в Лапландском заповеднике в период вылета сосновой пяденицы вся поверхность озера была усеяна этими насекомыми, на «мушку» хорошо ловились хариус, кумжа и даже щука. Щука практически не питается воздушными насекомыми, но в период массового появления нового корма стала питаться и им.

Использование математических моделей позволяет полнее проанализировать пищевые взаимоотношения рыб в сравнительно простых экосистемах [Меншуткин, 1971; Решетников, Михайлов, 1988; Суханов, 1988; Решетников и др., 1990; Суханов и др., 1990 и др.].

В 1980-е гг. больше внимания стало уделяться оценке погрешностей применяемых методик и оценке ошибок. Стимулом послужила книга сотрудников Института биологии внутренних вод РАН (пос. Борок) «Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований» [1982]. В этот период в ихтиологию пришли профессиональные математики, вместе с тем ихтиологи сами стали активно осваивать и применять разнообразные математические методы в своих исследованиях. Весьма продуктивным оказалось сотрудничество ихтиологов с математиками. Основу питания составляют расчёты суточных рационов (СР). Точность определения СР зависит от скорости эвакуации пищи из желудка, которую обычно определяют в экспериментальных условиях. При правильной оценке скорости эвакуации ошибка СР не превышает 15%.

Было показано, что погрешности вычисления суточных рационов лежат в пределах 15–50%, при оценке продукции кормовой базы — до 50%, а при определении абсолютной численности или биомассы рыб — до 100% и более [Оценка погрешностей методов..., 1982; Краснопёр, 1985; Решетников и др., 1990; Цейтлин, 1991; Терещенко, Решетников, 2000]. Видимо, именно завышенная оценка кормовой базы при создании волжских водохранилищ стала причиной ошибки в определении их высокой рыбопродуктивности, первоначально оценённой в 30–50 кг/га; фактически же средний вылов по всем европейским водохранилищам России составил не более 10 кг/га. В связи с этим всегда следует осторожно писать о степени накормленности рыб, степени выедания кормовой базы и обеспеченности рыб пищей [Терещенко, Решетников, 2000]. Сначала стоит рассчитать погрешности в своих вычислениях.

ВОЗРАСТ

Возраст сиговых рыб, как правило, определяют по чешуе, хотя годовые кольца можно обнаружить на костях жаберной крышки и черепа, на клейтруме, телах позвонков и на спицах плавниковых лучей. На примере американского сига (*Coregonus clupeaformis*) показано, что число годовых колец на всех структурах обычно совпадает, различия отмечены только в сроках закладки. Годовые кольца первыми появляются на костях жаберной крышки, покровных костях черепа, чуть позднее — на клейтруме и телах позвонков, самыми последними — на чешуе.

Иногда на отолитах кольца бывают видны лучше, чем на чешуе. В середине 1990-х гг. американские ихтиологи перешли на определение возраста у сиговых по отолитам, так как опыты по мечению американского сига (*C. clupeaformis*) показали, что иногда у сига не закладывается годовое кольцо на чешуе. Их примеру последовали некоторые европейские ихтиологи. Однако результаты оказались странными. Так, по их данным, европейская ряпушка (*C. albula*) доживала до 25 лет, а некоторые европейские сики (*C. lavaretus*) из озёр — до 40–50 лет. Фактически все кольца на отолите принимались за годовые. При совместной работе с норвежскими коллегами

мы старались убедить их, что надо уметь различать обычные кольца на отолите от годовых колец. В последние годы все европейские ихтиологи, в том числе и наши иностранные коллеги, вновь вернулись к определению возраста сиговых рыб по чешуе.

Точность в определении возраста довольно условна. В литературе можно найти много противоречивых суждений о точной датировке возраста, о сроках закладки годового кольца, о наличии «нерестовых отметок». Иногда годовые отметки плохо видны или совсем отсутствуют, а в других случаях может закладываться несколько колец в год [Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980]. Известно, что есть расхождения при просмотре чешуи разными операторами; ошибка в датировке возраста разными операторами может достигать 10%. Во многом определение возраста зависит от опыта оператора.

Мы различаем два понятия: «годовая зона» на чешуе (зона прироста за год с определённым числом склеритов) и «годовое кольцо» (признак, который отделяет одну годовую зону роста от другой). На чешуе сиговых рыб нет чёткого чередования зон широкого и узкого расположения склеритов, что свойственно рыбам из водоёмов средних широт. Равномерное расположение склеритов на чешуе нарушается тем, что 2–3 последних склерита зоны годового роста не обходят всю чешую, а выклиниваются при переходе с переднего сектора чешуи на боковой. Первый же склерит следующей зоны роста охватывает всю чешую (обегающий, или охватывающий, склерит). Вот эта граница между последним выклинивающимся склеритом и следующим склеритом, охватывающим всю чешую, мы и считаем годовым кольцом, или границей между зонами роста.

По нашим данным по сигам Лапландии закладка годового кольца и окончание роста зависят от возраста рыб и характера роста отдельных особей. Первые 3–4 кольца закладываются весной или в начале лета (май-июнь), что совпадает с началом роста особи в начале вегетационного сезона, и число отложенных колец на чешуе всегда соответствует числу прожитых рыбой лет. Ни у одной рыбы в возрасте 2+ и 3+ осенью не отмечалось образование кольца. Однако у некоторых половозрелых сигов в возрасте 5+ и выше отмечено начало

закладки годового кольца уже осенью (сентябрь-октябрь). На чешуе таких сигов отмечалось не только выклинивание склеритов, но имелся склерит, охватывающий всю чешую — характерный признак годового кольца. Проведённый анализ позволяет сделать вывод, что есть даже «запретное время» для сбора чешуи на определение возраста, оно совпадает со временем закладки годового кольца на чешуе.

Подобное явление (образование кольца осенью) послужило основой для предположения о возможных «нерестовых метках» на чешуе сиговых [Протопопов, 1980]. Нечто подобное отмечалось у амурского сига и байкальского омуля. Но образование кольца осенью отмечалось не только у рыб, готовых к нересту, но и у особей с гонадами в стадии зрелости II–III (в том числе и у рыб, пропускающих нерест). По данным Козьмина [1994] у печорского сига-пыжьяна склериты новой зоны роста обычно появляются в мае-июне, у некоторых особей даже в июле. В начале роста на последней зоне обычно бывают видны 2–3 склерита, в августе их число удваивается. В конце сентября рост тела и чешуи замедляется. У рыб, готовых к нересту в текущем году, прирост чешуи замедляется в августе; в то же время у рыб младшего возраста и рыб, пропускающих нерест, даже в августе отмечался интенсивный прирост новых склеритов (табл. 4)

Большие трудности возникают и в определении малькового кольца, некоторые принимают его за годовое. Для его определения нужно иметь данные по сезонному росту сеголетков, учитывая и зону прироста на чешуе и число склеритов (табл. 4.). Обычно к концу нагульного периода мальковое кольцо содержит 5–15 склеритов.

Таким образом, в определении возраста рыб есть много субъективных оценок, а само это определение находится на грани между наукой и искусством.

О ТОЧНОСТИ ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Биология из науки описательной стремится стать точной наукой, как химия, физика и математика. Здесь уместно вспомнить высказывание Любищева [1969 а, 1969 б] о том, что «точные науки называются точными не пото-

Таблица 4. Число склеритов в последней зоне роста чешуи печорского сига в период открытой воды (июнь—ноябрь 1971 г.) по [Козьмин, 1994]

Возраст	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
0+	—	—	—	5–8 6,8	5–10 7,3	6–12 7,3
1+	0–2 0,3	1–7 2,2	2–8 4,6	4–13 5,2	5–12 7,0	6–13 7,4
2+	0–1 0,2	1–7 3,2	0–6 3,5	2–10 6,2	4–9 5,1	5–9 6,9
3+	0–4 0,3	0–7 2,5	1–12 4,4	4–15 6,2	4–13 7,8	5–15 6,5
4+	0–5 0,2	0–5 0,5	0–9 6,0	5–12 7,3	5–11 7,5	5–13 8,0
5+	0–2 0,1	0–3 2,3	3–7 6,8	3–10 6,4	8–10 6,8	6–10 6,7
6+	0–1 0,1	0–2 2,5	3–7 6,6	3–8 5,2	4–8 6,1	4–8 6,3
7+	0–3 0,3	1–5 4,2	3–6 6,2	4–7 6,0	4–6 6,0	5–7 6,4
8+	0–4 0,5	1–6 4,6	3–7 6,5	3–9 6,0	3–9 5,0	4–9 6,6
<i>n</i>	125	138	160	200	87	45

му, что они достоверны, а потому, что в точных науках учёные знают меру неточности своих утверждений». Биологи, в том числе и ихтиологи, стремятся использовать статистику в своих исследованиях и приводить в своих работах как можно больше цифр, не задумываясь о степени их достоверности.

Однако это часто делается без должного понимания сути самих чисел, а ряд методических вопросов вообще остаётся вне поля зрения большинства биологов. В этих условиях такой методический вопрос, как оценка точности (погрешности) получаемых результатов, приобретает важное методологическое значение, поскольку он затрагивает практически каждого исследователя и определяет качество его работ.

В 1926 г. видный российский ихтиолог Баранов писал: «Исследователь должен установить степень точности получаемых результатов и отметить это при их публикации, чтобы не вводить в заблуждение читателей» [цит. по: Баранов, 1971]. Однако и по сей день многие исследователи не только не привыкли оценивать погрешность получаемых результатов, но они ещё и вводят в заблуждение читателей из-

лишним количеством публикуемых значащих цифр.

Есть группа исследователей, которые относятся к статистике как к неизбежному, модному элементу исследования, такому «статистическому бантику», призванному придать результатам «глянец научности», и в силу этого они воспроизводят в своих статьях как наиболее популярные правильные решения, так и ошибки и заблуждения, присущие их коллегам. Статистика обычно отвечает на вопросы, сколько объектов надо взять в выборку и как именно их выбрать, а в дальнейшем её применение преследует 2 цели:

1) получить сводные показатели исследуемой группы;

2) распространить выводы, полученные на исследуемой выборке, на генеральную совокупность (на всю популяцию рыб).

Часто шокирует излишняя точность приводимых цифр. Так, в работах по питанию авторы часто приводят данные по частоте встречаемости (F) с точностью до 0,1%. А нужна ли такая точность? Возьмём нормальную выборку в 26 экз., вид *B. coregoni* отмечен в желудках ряпушки 10 раз ($10:26 = 38,5\%$), автор за-

писывает $F = 38,5\%$. Предположим, что при определении кормовых объектов автор в одном из желудков не обнаружил этот вид (вполне возможно) и отметил частоту встреч только в 9 желудках, тогда $F = 34,6\%$. Различия составили 3,9%, или примерно 4%. Тогда зачем давать этот показатель с точностью до 0,1%, когда чисто методическая ошибка составляет 4%. Все данные по частоте встречаемости можно смело округлить до 1%. Другое дело — доля по массе (P), там сумма по всем кормовым организмам должна быть 100%, а доля некоторых настолько мала, что мы завышаем её до 0,1%. Здесь точность до 0,1% вполне уместна и даже необходима (отметим, что сумма всех данных по F не может быть 100%; если же в таблице в сумме F даёт 100%, значит, автор что-то напутал).

Не следует приводить пределы варьирования числа позвонков (или любого другого меристического признака) таким образом — 60,0—64,0. Дело в том, что не может быть у особи 60,3 позвонка, их число всегда целое, и нет смысла давать пределы колебаний с точностью до 0,1 позвонка. Среднюю можно давать с точностью 0,1, но всегда нужно помнить, что при просчёте позвонков можно пропустить один позвонок, и тогда ошибка оператора будет около 4%.

По нашим данным погрешности многих показателей, используемых для анализа водных экосистем, могут достигать десятков и даже сотен процентов. В этих условиях наиболее корректно будет округлить результат до одной-двух значащих цифр. Это положение можно назвать «правило двух значащих цифр». Например, при оценке биомассы популяции сига в водоёме достаточно привести цифру 240 000 кг (вместо 241 175 кг) или проше 240 т; при оценке какого-либо коэффициента в уравнении роста достаточно написать 0,00043 вместо 0,0004285. Кроме того, что такая запись будет более правильной, она облегчит ещё и восприятие материала.

В последнее время внимание многих экологов направлено на создание баз данных, необходимых для решения различных теоретических и практических задач. При использовании в базе данных количественных индексов необходимым её элементом становятся

погрешности этих индексов. В противном случае создаётся иллюзия повышенной точности используемой информации и опасность появления неверных суждений, основанных вроде бы на имеющихся объективных данных. Гипнотическое действие цифр может привести к тому, что люди станут верить им, а не реальности. Опасность заключается в том, что неверные выводы вроде бы получены при использовании экологической базы данных, в которой накоплена вся информация о происходящих в экосистеме изменениях. Отметим, что во вновь создаваемой базе «Генетический банк данных» уже отмечены ошибки: полное несовпадение полученных данных по строению мтДНК некоторых видов бычков Чёрного моря с данными «Генетического банка данных»; неизвестно, кто определял таксономический статус вида для помещения данных по ДНК в Банк, насколько профессионально это сделано.

О необходимости оценки точности получаемых результатов писали многие исследователи. Однако достаточно взглянуть на статьи любого журнала или побывать на конференции даже самого высокого уровня, чтобы убедиться в том, что данный вопрос всё ещё остаётся весьма актуальным. Сейчас широко используются компьютеры и статистические пакеты, которые выдают результаты с большим числом значащих цифр. Но, приводя в результатах цифр больше, чем позволяют реальные приборы и методы, автор вводит в заблуждение читателей. Большое количество значащих цифр создаёт иллюзию повышенной точности работы. Хотя в действительности дело обстоит не так.

Возьмём, к примеру, стол. Проведи мы хоть тысячу измерений его длины портняжным метром, получить результат с точностью до миллиметра мы не сможем никогда. Это связано с реальными ограничениями применяемого измерительного прибора с ценой деления 0,5 см, имеющими не случайный характер. Аналогично, если мы измеряем рыбу с точностью до 1 см и определяем массу с точностью до 1 г, то и приводить среднее значение с тремя знаками после запятой нет никакой надобности.

Погрешность — это отклонение полученных результатов от истинного значения измеряемой величины. Если известно истинное

значение измеряемой величины, то легко можно найти погрешность измерений и/или провести калибровку применяемого метода и прибора. Для примера рассмотрим пруд, в который выпущено точно известное количество рыб. Если ни одна рыба за время между выпуском и проведением работ по оценке численности рыб в водоёме не погибла (и не была съедена наземными или воздушными хищниками), то легко можно оценить погрешность используемого метода при повторном вылове.

Погрешности бывают разные.

Инструментальные погрешности связаны с ограничением возможностей реальных средств измерения. Погрешность измерительного прибора (линейки, весов и т.д.) согласована с классом его точности. Так, класс точности многих стрелочных индикаторов — 2. Это значит, что только за счёт индикатора относительная погрешность вашего прибора будет составлять не менее 2%.

Методическая погрешность возникает из-за ограничения применяемого метода измерений. Так, при измерении размера или веса гидробионтов, помещённых перед этим в формалин, возникает погрешность (до 10%), связанная с изменением длины и веса после фиксации. Известно, что все промеры пластических признаков должны проводиться на свежих рыбах, так как фиксация в спирте или в формалине приводит к большим изменениям в пропорциях тела, причём эти изменения зависят от сроков хранения [Барсуков, Световидов, 1966].

Личные погрешности, или погрешности оператора. С такими ситуациями мы встречаемся повсюду и в гидробиологии, и ихтиологии. Взять хотя бы определение прозрачности воды по диску Секки. Аналогично при определении возраста рыб по чешуе одни операторы постоянно завышают или занижают возраст на год, а другие нет.

Погрешность, связанная с вариабельностью объекта исследования, достаточно хорошо известна биологам из курса биометрии. Её оценивают методами статистики. Единственное, что нужно помнить: для её определения необходимо особым образом организовать наблюдение, а именно соблюдать правила прочих равных условий. Конечно, разнокачественность — одна из основных черт живого; но,

начав изучение вариабельности на примерах, в которых систематическая погрешность гораздо меньше случайной, чётко не говоря, а порой и забывая об этих ограничениях, методы биометрии автоматически были перенесены на все живые объекты. В полевых ихтиологических исследованиях эти методы нередко используют уже за пределами их применимости, то есть когда с методологической точки зрения более правильно применять не методы, разработанные для исследования разнокачественности, а методы теории погрешности измерений. Однако это уже математические тонкости, которые подробно разобраны в других работах [Оценка погрешностей методов, 1982; Суханов и др., 1990; Терещенко, Решетников, 2000 и др.].

Завершая обсуждение по методикам ихтиологических исследований, обращаем внимание лишь на *экспертную оценку исходных данных*. Прежде чем переходить к оценке точности результатов, следует обратить внимание на исходный материал, который должен быть биологически однородным. То есть должно быть устранено влияние на исходные данные таких факторов, как: различие в признаках у самцов и самок; изменения их с размерами или возрастом особей; изменения, связанные со сбором проб в разных биотопах и т.п. Прежде чем запускать данные в компьютер и подвергать их статистической обработке, автор должен быть убежден, что имеет дело с биологически однородным материалом (правило прочих равных условий). Кроме того, нужно помнить о том, что многие статистические методы требуют независимости результатов наблюдения и распределения случайных величин по нормальному закону. К сожалению, эту экспертную оценку исходных данных мало кто из исследователей проводит, а отсюда следует серия неверных заключений о якобы достоверных различиях между выборками.

И последнее: доверяя вычисление той или иной программе, проверьте полученные результаты другим методом. Так, генетики строят дендрограммы филогенетического сходства разными методами, и в результате получают кластеры разного вида. Какому из них верить? Следует помнить, что последнее слово всегда должно быть за исследователем, а не за машиной.

ЛИТЕРАТУРА

- Аббасов Г.С., Поляков Г.Д. 1978. Оценка условий питания и биологического состояния стада рыб с помощью коэффициента упитанности // Вопросы ихтиологии. Т. 18. № 3. С. 444–459.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1977. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопросы ихтиологии. Т. 17. № 5. С. 862–878.
- Атлас пресноводных рыб России. 2002. В двух томах / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. Т. 1. 379 с. Т. 2. 253 с.
- Баранов И.В. 1971. О точности вычислений // Избранные труды. Т. 3. М.: Пищ. пром-сть. С. 205–213.
- Барсуков В.В. 1960. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus* // Вопросы ихтиологии. Вып. 14. С. 3–17.
- Барсуков В.В., Световидов А.Н. 1966. Изменение длины и пропорций тела рыб при фиксации // Вопросы ихтиологии. Т. 6. № 3. С. 486–496.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М. — Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 468 с.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Решетников Ю.С. 1994. Сиговые рыбы Вологодской области // Мат-лы V Всерос. совещания. СПб: ГосНИОРХ. С. 24–28.
- Борисовец Е.Э. 1982. Дискриминантный анализ проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) Чукотки // Вопросы ихтиологии. Т. 22. № 3. С. 365–373.
- Борисовец Е.Э., Алексеев С.С., Мина М.В. 1983. Многомерный статистический анализ симпатрических форм ленка рода *Brachymystax* (Salmonidae) водоёмов бассейнов рек Лены и Амура // Вопросы ихтиологии. Т. 23. № 2. С. 193–208.
- Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1984. Опыт исследования морфологической изменчивости рыб рода *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae) методами многомерной статистики // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 4. С. 563–572.
- Бочкарёв Н.А., Зуйкова Е.И. 2007. Дополнительные возможности сбора морфологических данных у рыб // Биологические аспекты рационального использования и охрана водоёмов Сибири. Томск: Лито-Принт. С. 24–25.
- Винберг Г.Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та. 251 с.
- Гершанович А.Д., Маркевич Н.Б., Дергалёва Ж.Т. 1984. Об использовании коэффициента упитанности в ихтиологических исследованиях // Вопросы ихтиологии. Т. 24. № 5. С. 740–752.
- Европейцева И.В. 1949. Морфологические черты постэмбрионального развития сига // Тр. лаб. основ рыбоводства. Т. 2. С. 229–249.
- Зуянова О.В. 1994. Изменения в структуре рыбной части сообщества озера Воже. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб: ГосНИОРХ. 25 с.
- Журавлёв В.Б. 2014. Методы ихтиологических исследований малых водоёмов. Барнаул: Алтайск. гос. ун-т. 135 с.
- Журавлёв В.Б., Ломакин С.Л., Решетников Ю.С. 2014. Морфоэкологическая характеристика обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (L.) озера Сорлукель в Республике Алтай // Экология. № 5. С. 376–384.
- Зуянова О.В., Решетников Ю.С., Болотова Н.Л. 1994. Ряпушка озёр Белое и Воже (Вологодская область) // Мат-лы V Всерос. совещания. СПб: ГосНИОРХ. С. 62–64.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука. 360 с.
- Козьмин А.А. 1994. Морфо-экологическая характеристика печорского сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) (Coregonidae) и вопросы рационального использования его запасов. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПГУ. 23 с.
- Краснопёр Е.В. 1982. Оценка точности при определении пищевых потребностей рыб // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. Вып. 49 (52). С. 24–42.
- Краснопёр Е.В. 1985. О соотношении коэффициентов переваримости и ассимиляции корма у рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 25. № 4. С. 692–694.
- Любищев А.А. 1969 а. Об ошибках в применении математики в биологии. Ч. I. Ошибки от недостатка осведомлённости // Журн. общ. биологии. Т. 30. № 5. С. 572–584.
- Любищев А.А. 1969 б. Об ошибках в применении математики в биологии. Ч. II. Ошибки от избытка энтузиазма // Журн. общ. биологии. Т. 30. № 6. С. 715–723.
- Менишуткин В.В. 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. М.: Наука. 196 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука. 292 с.
- Мина М.В., Лёвин Б.А., Мироновский А.Н. 2005. О возможности использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полу-

- ченных разными операторами // Вопросы ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 331–341.
- Михайлов В.В., Решетников Ю.С., Смолей А.И. 1983. Моделирование популяции севанского сига. Л.: Препр. науч. — исслед. вычислит. центра АН СССР. 48 с.
- Михайлов В.В., Решетников Ю.С., Щёголев А.Г. 1985. Имитационная модель рыбной части сообщества озера Севан // Проблемы автоматизации научных и производственных процессов. Л.: Наука. С. 56–61.
- Никольский Г.В. 1944. Биология рыб. М.: Советская наука. 230 с.
- Никольский Г.В. 1953. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб // Очерки по общему вопросу ихтиологии. М. — Л.: АН СССР. С. 261–281.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высшая школа. 367 с.
- Новиков А.С. 1966. Рыбы реки Колымы. М.: Наука. 134 с.
- Новосёлов А.П., Решетников Ю.С. 1988. Пелядь в новых местах обитания // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 78–114.
- Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. 1982 // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 49 (57). 165 с.
- Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Решетников Ю.С. 1961. О связи между количеством жаберных тычинок и характером питания у голцов рода *Salvelinus* // Зоол. жур. Т. 40. Вып. 10. С. 1574–1576.
- Решетников Ю.С. 1964. Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озёр Лапландского заповедника // Вопросы ихтиологии. Т. 4. № 4. С. 679–694.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 300 с.
- Решетников Ю.С., Богданов В.Д. 2011. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 51. № 4. С. 502–525.
- Решетников Ю.С., Михайлов В.В. 1988. Исследование пищевых взаимоотношений рыб и обеспеченности их пищей на модели // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 63–77.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2013. Естественное воспроизводство сиговых рыб // Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб. СПб: ГосНИОРХ. С. 327–331.
- Решетников Ю.С., Суханов В.В., Стерлигов А.В. 1990. Математическая модель питомника молоди сиговых рыб. М.: Наука. 148 с.
- Решетников Ю.С., Сабино Атенцио Л., Проворова Г.В. 1993. Питание рыб в бассейне р. Укаяли // Экология и культивирование амазонских рыб. М.: Наука. С. 66–143.
- Романов В.Н., Петлина А.П., Бабкина И.Б. 2012. Методы исследования пресноводных рыб Сибири. Томск: ТГУ. 252 с.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Тов-во научных изданий КМК. 627 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоёмов Европейского Северо-Востока. М.: Тов-во научных изданий КМК. 346 с.
- Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П., Добринская Л.А. 1972. Применение морфо-физиологических индикаторов в экологии рыб. Петрозаводск: Карелия. 168 с.
- Суханов В.В. 1988. Моделирование стационарной полифагии // Вопросы ихтиологии. Т. 28. № 5. С. 790–801.
- Суханов В.В., Решетников Ю.С., Стерлигов А.В. 1990. Оценивание точности прогноза при имитационном моделировании сложной экологической системы (на примере питомника молоди сиговых рыб) // Вопросы ихтиологии. Т. 30. № 2. С. 276–285.
- Тереженко В.Г., Решетников Ю.С. 2000. О значении работ по оценке точности результатов экологических исследований // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 198–208.
- Цейтлин В.Б. 1991. Оценка суточных рационов рыб, получаемых в естественных условиях // Вопросы ихтиологии. Т. 31. № 2. С. 266–271.
- Черняев Ж.А. 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Лёгк. и пищ. пром-сть. 128 с.
- Черняев Ж.А. 2004. Эколого-физиологические особенности эмбриогенеза сиговых рыб (*Coregonidae*) как представителей «пагофильной» группы размножения // Тр. каф. зоол. позвоночных ИГУ. Т. 2. С. 132–147.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 286 с.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Y.Y. 1996. Lake Tanalarge Barbs: Phonetics, Growth and Diversification // J. Fish. Biol. V. 63. P. 383–404.

About Field Ichthyological Methods and Errors in Our Conclusions

Yu.S. Reshetnikov, O.A. Popova

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (Moscow)

A short survey of the main ichthyological methods and possible errors in our conclusions is given. During the morphometric investigations it is very necessary, that all measuring had to be made by one operator only. When we compare data from different publications concerning the number of vertebrae, the scales in the lateral line or number rays in the fins we have to use a singular method. The complex index of relative significance (IR) may be used along with the traditional indices as the frequency of occurrence of food objects (F) and their part by weight (P). Its advantages are especially clear when working with small samples. It may be noted that this index was already used in the scientific literature in Russia concerning the analysis of the fish diet. The using of such terms as «food supply», «food consumed» or «food requirement» and index of «food fullness» are discussed. «Food supply of food security» is considered as food present in a body of water that could be consumed and digested by its fish. «Food requirements» is the food, which is need for normal feeding of all fishes. «Food fullness» (α) is a relation between real food ration (R) and maximal food ration (R_m) and may be described by formula: $\alpha = R/R_m$. The urgency of errors of quantitative researches assessment in fish ecology is considered. Classification of errors source of analyzed parameters is presented. It is shown how to estimate the general error of applied indexes, and how to plan the further researches on the basis of the received information.

Key words: ichthyological methods, morphometric investigations, fish feeding, growth, quantitative level, error, research planning.