

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА РЕЗУЛЬТАТОВ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ УРАВНЕНИЙ, ОПИСЫВАЮЩИХ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ ЭМБРИОНОВ КИЖУЧА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

Е. В. Тарасюк

Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск)

Интересы рационального ведения лососевого хозяйства Дальнего Востока требуют расширения видового состава разводимых объектов за счет лососей с длительным пресноводным периодом. Одним из перспективных объектов заводского разведения является кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). На Сахалине он встречается в реках восточного и южного побережья острова. Наиболее крупные стада обитают на северо-востоке острова в реках Тымь, Набилы и ряде других, а также в бассейне реки Поронай (зал. Терпения). В годы депрессии численность стад отдельных рек составляет несколько сотен особей, в годы подъема – несколько тысяч, а в реке Тымь – несколько десятков тысяч. Основным фактором, ограничивающим его численность, является вылов производителей и молоди в реках рыбаками-любителями (Гриценко, 2002). Реальным выходом для увеличения численности может быть создание промысловых стад кижуча за счет его искусственного разведения.

Несомненно, что основу всех проводимых мероприятий по искусственному разведению этого объекта должна составить хорошо разработанная, учитывающая все региональные особенности биотехника, предусматривающая выпуск молоди на стадии смолта.

Основные трудности в получении жизнестойкой и физиологически полноценной молоди связаны с ранними этапами онтогенеза, так как именно они, в первую очередь, определяют успешность выращивания молоди. Сочетание длительности эмбрионально-личиночного развития, продолжительности периода смешанного питания, соотношение длительности периодов эндогенного и экзогенного питания до перехода в мальковое состояние во многом определяют уровень устойчивости организма от воздействий неблагоприятных факторов внешней среды (Новиков, 2000). Зная закономерности влияния факторов среды, в частности температуры, на характер роста на ранних этапах онтогенеза, и их количественное выражение, можно не просто копировать естествен-

ные условия, а перейти к конструированию технологических режимов искусственного разведения (Новиков, Строганов, 1991; Новиков, 2000).

В основе количественных описаний роста и развития костистых рыб лежит их связь с температурой (Медников, 1977). Эта связь использована для описания биологического возраста рыб на основе данных эмпирических наблюдений за длительностью тех или иных этапов онтогенеза (Детлаф, Детлаф, 1960; Детлаф, 2001; Городилов, 1980) либо расчета продолжительности развития при помощи математических моделей (Тарасюк, 1994, 2000, 2001; Тарасюк, Тарасюк, 1989).

Для оценки влияния температуры на продолжительность развития привлекаются различные эмпирическим образом подобранные уравнения. Их обзор и анализ эффективности применения достаточно подробно проведены Б. М. Медниковым (Медников, 1965, 1977), Г. Г. Винбергом (Методы..., 1968; Винберг, 1983), Д. Крипом (Crisp, 1981). Чаще с этой целью используются три группы уравнений, описывающие гиперболические, экспоненциальные и степенные функции. Для пяти видов лососей, в том числе для двух, относящихся к роду *Oncorhynchus* (*O. keta* и *O. tshawytscha*), применялись пять различных уравнений, которые хорошо аппроксимировали исходные данные наблюдений (Crisp, 1981). Д. А. Павловым для 11 представителей семейства лососевых было использовано экспоненциальное уравнение Таути (Павлов, 1989). Для аппроксимации данных по продолжительности развития тихоокеанских лососей ранее применялся подсчет числа «градусодней» (Смирнов, 1975), для горбуши и кеты – уравнение Таути (Тарасюк, Тарасюк, 1989), а также уравнение экспоненциальной параболы второго порядка (Тарасюк, 2001). Вместе с тем каких-либо проработок по выявлению количественных связей длительности развития эмбрионов кижуча в зависимости от температуры почти не проводилось (Жульков, 1984).

Целью работы является поиск математических моделей, адекватно описывающих связь между длительностью развития эмбрионов кижуча и температурой, как основы для дальнейшего конструирования технологических режимов его искусственного разведения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для решения задачи количественного описания связи между длительностью развития эмбрионов кижуча и температурой использовали данные по инкубации икры кижуча на сахалинских лососевых рыбозаводах (ЛРЗ): «Буюкловский», «Адо-Тымовский», «Пиленга-98» и «Залом». Анализировали данные (248 партий) по продолжительности инкубации кижуча до стадии массового вылупления (50%), хорошо различимой в практическом рыбозаводстве, и температуре, при которой протекало развитие эмбрионов. Температура воды в период наблюдений за инкубацией икры на ЛРЗ имела естественный ход динамики: постепенное понижение от максимальных значений в начале инкубации (третья декада сентября – вторая или третья декада октября) до минимальных значений во время вылупления (третья декада декабря – первая декада апреля).

Для количественного описания зависимости длительности развития эмбрионов кижуча от температуры использованы как двух-, так и трехпараметрические функции, которые приведены в таблице 1. Коэффициенты уравнений вы-

числялись способом наименьших квадратов. Статистическая оценка моделей выполнена с применением показателей коэффициента детерминации (R^2) и среднего квадратичного остатка (RMS) по следующим уравнениям (Elliott et al., 1987):

$$R^2=1-((1-r_s^2)(n-1)/(n-k));$$

$$RMS=(\sum((d-d_{pred})^2))/n,$$

где n – количество пар значений длительности и температуры (пар значений наблюдаемой и рассчитанной по модели длительности); k – количество параметров функции; r_s^2 – отношение суммы квадратов регрессии к общей сумме квадратов средних значений зависимой переменной; $(d-d_{pred})$ – разность между наблюдаемым (d) и рассчитанным по модели (d_{pred}) значением зависимой переменной (в данном случае – длительности развития).

При анализе результатов исходили из того, что достоверность аппроксимации тем выше, чем выше значение R^2 , а наименьшее значение показателя RMS свидетельствует о более высокой достоверности выбранной для описания математической модели.

Таблица 1

Уравнения, использованные для количественного описания связи между температурой воды (T°, C) и временем (d , сутки), необходимым для инкубации до вылупления 50% эмбрионов; ссылки на источники по: Elliott et al. (1987), с дополнениями

Функциональный тип уравнения	Общий вид уравнения	Авторы, использовавшие уравнения
(1) Гиперболический	$d = \frac{a}{(T-T_0)}$	Lindroth (1946), Hayes (1949), Hayes et al. (1953), Kwaib (1975), Guma'a (1978), Alderdice & Velsen (1978), Crisp (1981), Elliott (1984), Павлов (1989)
(2) Экспоненциальный	$d = a \cdot e^{(-bT)}$	Higurashi, Tauti (1925), Kawajiri (1927a, b), Leiner (1932), Yamamoto (1933), Embody (1934), Lindroth (1946), Blaum (1964), Kamler & Kato (1983), Тарасюк, Тарасюк (1989)
(3) Степенной	$d = a \cdot T^{-b}$	Lillelund (1966), Crisp (1981), Elliott (1984), Humpesch (1985), Павлов (1989)
(4) «Белерадека»	$d = a(T-T_0)^{-b}$	Alderdice & Velsen (1978), Crisp (1981), Jungwirth & Winkler (1984), Herzig & Winkler (1985), Павлов (1989)
(5) Квадратичный (а)	$d = a \cdot e^{(-b_1 \cdot T - b_2 \cdot T^2)}$	Colby & Brooke (1973), Brooke (1975), Crisp (1981), Luczynski & Kirklewska (1984), Павлов (1989), Городилов (1992), Тарасюк (2001)
(6) Квадратичный (б)	$d = a \cdot T^{-b_1 - b_2 \cdot \ln T}$	Colby & Brooke (1973), Brooke (1975), Crisp (1981), Luczynski & Kirklewska (1984), Павлов (1989)
(7) Квадратичный (в)	$d = a - b \cdot T + \frac{c}{T^2}$	Жульков (1984)
(8) Логистический (а)	$d = a \cdot [1 + e^{(b-cT)}]$	Alderdice & Velsen (1978)
(9) Логистический (б)	$d = a + b \cdot e^{(-cT)}$	Alderdice & Velsen (1978)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Температурный диапазон развития эмбрионов кижуча на сахалинских ЛРЗ

Температура является одним из важнейших факторов окружающей среды, влияющих на процессы эмбриогенеза. Известно, что в зоне температурного оптимума зародыш находится в состоянии метаболического гомеостаза, когда на обеспечение процесса развития расходуется минимальное количество энергии (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 2000). Анализ математических зависимостей скорости эмбриогенеза от температуры имеет смысл только в том случае, если развитие происходит в зоне температурного оптимума (Медников, 1977). Как правило, границы оптимальной зоны устанавливаются в эксперименте по числу нормально развившихся и способных к дальнейшей жизнедеятельности особей (Резниченко, 1983) либо с помощью наблюдений в природных условиях, где вид успешно воспроизводится (Медников, 1977; Новиков, 2000).

Экспериментальные работы по изучению выживаемости эмбрионов кижуча в зависимости от температуры были проведены Мюрреем (Muirau, McPhail, 1988). Им было выяснено, что при постоянных температурах от 5 до 11°C выживаемость была максимальной и составляла 84–86%, при понижении температуры до 2°C она уменьшалась до 62%, а при повышении до 14°C – до 17%. Наблюдения, выполненные Басовым также при постоянных температурах, позволили ему сделать заключение о том, что наиболее благоприятными для инкубации икры кижуча являются температуры 8–9°C (Басов, 1977, 1978). Инкубация икры кижуча при средней температуре 11,4°C приводила к повышенному отходу эмбрионов (Смирнов, 1960).

В природных условиях развитие икры происходит при переменном температурном режиме. Как правило, на Сахалине нерест кижуча протекает со второй половины октября до конца второй декады ноября и к середине декабря практически заканчивается. Среднесуточная температура от начала нереста к его концу понижается от 9 до 1°C (Гриценко, 1973, 2002). Нерест в реках отмечен в широком диапазоне температур от 0,8–7,7 до 15,5–17,7°C, но при значительном повышении температуры воды производители придерживаются участков с выходом холодных грунтовых вод (Смирнов, 1975).

По мере развития эмбрионов температура воды в буграх постепенно снижается: в октябре – до 4,8–6,5°C, в ноябре – до 3,6–4,8°C, а в последующие месяцы – до 2,5°C (Смирнов, 1975). Поскольку развитие кижуча в нерестовых буграх происходит в условиях постепенного понижения температуры, можно предположить, что для него, также как и для большинства других лососей, в процессе развития температурный оптимум смещается (Алексеева, 1987). Однако отсутствие экспериментальных работ по инкубации кижуча в переменном температурном режиме не позволяет определить зоны температурного оптимума по мере его развития.

В этом плане имеются наблюдения за развитием близкого по экологии вида лососей – кеты. Начало зародышевого развития этого вида протекает также при более высокой температуре, чем окончание. Наблюдениями было показано, что положение минимума суммарного потребления кислорода, свидетельствующего о температурном оптимуме, смещалось в ходе эмбриогенеза с более высоких в сторону низких температур с одновременным расширением их зоны (Зиничев, Зотин, 1988). Расширение зоны температурного оптимума ин-

терпретировалось как увеличение адаптационных возможностей вида в процессе зародышевого развития (Озернюк, 2000).

А. И. Смирновым (1960), на основании наблюдений за выживаемостью эмбрионов кижуча при низких температурах, было сделано предположение о том, что этот вид на ранних этапах развития может характеризоваться как весьма холодостойкий. Так, на Воскресеновском ЛРЗ (северный Сахалин), где в начале осени температура резко снижалась до $0,5-0,2^{\circ}\text{C}$, выжила только икра кижуча, в то время как икра кеты и горбуши погибла (Смирнов, 1960).

Результаты анализа литературных данных позволяют заключить, что верхним пределом зоны толерантности для эмбрионального развития кижуча может являться температура, близкая к 13°C , нижним – около $1,0^{\circ}\text{C}$. Зона оптимальных температур лежит в диапазоне $5-11^{\circ}\text{C}$, и по мере эмбрионального развития она, вероятно, смещается в сторону более низких значений.

Наши данные по эмбриональному развитию эмбрионов кижуча на лососевых рыбодоводных заводах дали возможность проследить изменение температур в условиях, приближенных к природным. На заводах, использующих смешанное водоснабжение, закладка оплодотворенной икры на инкубацию производится в тех же температурных условиях и в те же сроки, что и естественный нерест кижуча. Закладка первых партий икры на инкубацию производилась, начиная с третьей декады сентября – первой декады октября («Адо-Тымовский» и «Буюкловский» ЛРЗ) и с первой–третьей декад октября («Пилленга-98» и «Залом»). Разница в сроках закладки первых и последних партий икры в некоторых случаях достигала месяца и более. В это время происходит осеннее выхолаживание грунтовой воды, используемой для инкубации. Поэтому различие в температуре воды на момент закладки для производственных партий на отдельных лососевых заводах могло составлять до одного-двух градусов, Температуры, при которых начиналось развитие эмбрионов кижуча на всех ЛРЗ, варьировались в пределах от $4,4$ до $11,5^{\circ}\text{C}$.

За период инкубации температура постепенно понижалась. Если на ЛРЗ «Адо-Тымовский» и «Пилленга-98» это понижение было практически прямолинейным, имеющим размах от $6,0-6,3^{\circ}\text{C}$ в первой декаде октября до $3,2-3,4^{\circ}\text{C}$ в третьей декаде февраля, то есть около $0,20^{\circ}\text{C}$ за декаду, то на ЛРЗ «Залом» темп снижения температур был существенно меньшим (рис. 1). В третьей декаде октября температура в начале инкубации составляла в среднем $6,8^{\circ}\text{C}$, а в первой декаде января, когда инкубация завершалась, – $6,0^{\circ}\text{C}$, то есть около $0,10^{\circ}\text{C}$ за декаду. Иначе изменялась температура в период инкубации на ЛРЗ «Буюкловский». В первой декаде октября средняя температура воды на этом заводе составляла $7,9^{\circ}\text{C}$, а к третьей декаде декабря она понизилась уже до $3,0^{\circ}\text{C}$ ($0,54^{\circ}\text{C}$ за декаду). Затем, на протяжении января–апреля, температура изменялась незначительно, имея минимальное значение в первой декаде марта ($2,3^{\circ}\text{C}$), а затем вновь возрастая до $3,0-3,2^{\circ}\text{C}$ ко второй–третьей декадам апреля.

Массовое вылупление личинок кижуча на всех заводах протекало в диапазоне температур от $0,9$ до $6,3^{\circ}\text{C}$. Средние температуры развития кижуча в целом укладывались в довольно широкий температурный диапазон – от $2,4$ до $8,4^{\circ}\text{C}$ (табл. 2). Чаще инкубация протекала при средней температуре около $4-5^{\circ}\text{C}$, длительность инкубации при этом составляла около $100-110$ суток. При более высоких температурах период развития сокращается до 60 суток, а при низких увеличивается до 160 суток (рис. 2а, б). Выживаемость

эмбрионов кижуча по рыбоводным данным во всех случаях была очень высокой и составила 93–96%. Высокая степень выживаемости эмбрионов свидетельствует о том, что на сахалинских ЛРЗ эмбриональное развитие кижуча происходит при температурах, не выходящих за пределы диапазона толерантности вида на ранних этапах онтогенеза. Это дает основание к использованию данных для количественного описания связи между длительностью развития эмбрионов кижуча и температурой.

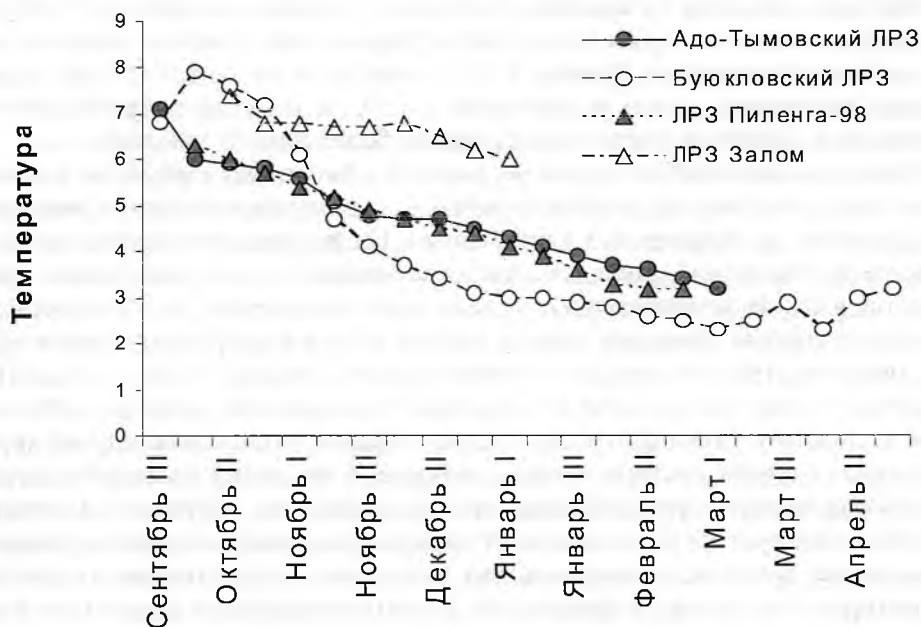


Рис. 1. Динамика декадных температур во время инкубации эмбрионов кижуча на сахалинских лососевых рыбоводных заводах

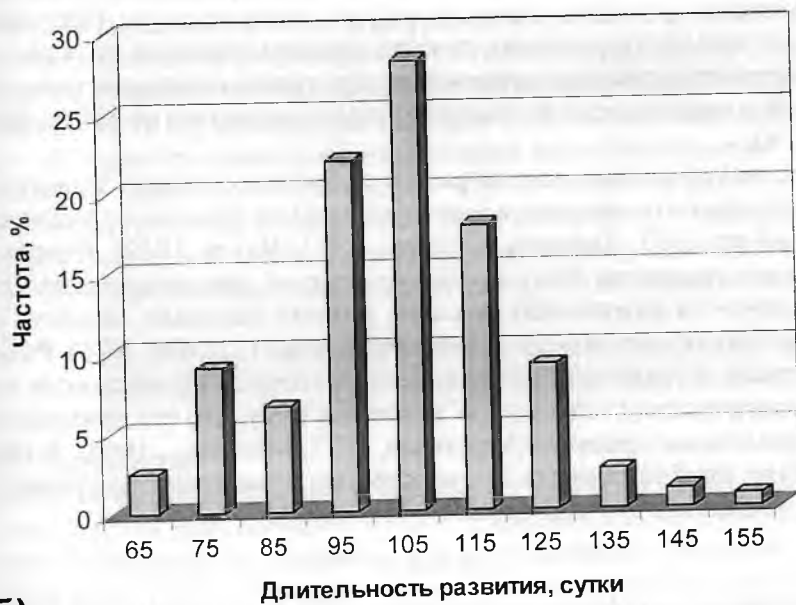
Таблица 2

Температура и продолжительность инкубации икры кижуча от оплодотворения до массового вылупления (50% эмбрионов) на лососевых рыбоводных заводах Сахалина

Лососевый рыбоводный завод	Годы инкубации	Количество партий, штук	Температура, градусов по Цельсию (°C)		Длительность развития, сутки
			диапазон	средняя	
«Буюкловский»	1974–2002	91	11,5–0,9	8,41–2,36	61–158
«Пиленга-98»	1993–2001	56	6,8–0,7	5,76–4,10	92–124
«Адо-Тымовский»	1987–2002	98	7,7–1,8	5,61–3,49	82–129
«Залом»	1994–2002	3	7,5–5,7	6,94–5,96	72–88
Всего	1974–2002	248	11,5–0,9	8,41–2,36	61–158



a)



б)

Рис. 2. Средние температуры (а) и длительность (б) развития эмбрионов кижуча на сахалинских ЛРЗ

2. Применение различных математических уравнений для описания длительности развития эмбрионов кижуча в зависимости от температуры

Достаточно полный статистический анализ результатов применения различных математических уравнений для описания длительности развития пресноводных рыб в зависимости от температуры сделан Эллиотом с соавторами (Elliott et al., 1987). Им было исследовано 11 различных уравнений в применении к шести видам пресноводных рыб: *Salmo gairdneri*, *S. trutta*, *Salvelinus alpinus*, *S. fontinalis*, *Hucho hucho*, *Thymallus thymallus*. Было выяснено, что из двухпараметрических функций наиболее предпочтительной является степенная, в то же время она хуже любой из трехпараметрических функций. Из трехпараметрических наилучшим образом описывала эмпирические данные квадратичная функция.

Самым известным из математических описаний скорости развития в зависимости от температуры является уравнение так называемой «суммы градусодней», введенное еще в XIX веке, для описания роста растений Эттингеном, а для рыб – Метцгером (цитировано по: Медников, 1977):

$$d = \frac{a}{T - T_0}, \quad (1)$$

где a – константа; d – продолжительность развития; T – температура и T_0 – нижний термический порог развития.

Часто на практике эта формула используется без определения T_0 , что и приводит к заведомо неверным результатам (Методы..., 1968). Полученные без учета нижнего термического порога развития величины «градусодней» не могут удовлетворительно описывать длительность развития при той или иной температуре (Медников, 1965, 1977; Hayes, 1949; Никифоров, 1956; Гордилов, 1979, 1980; Детлаф, 1986). Тем не менее, в рыбоводстве такой способ применения уравнения довольно широко распространен. Например, в данных по длительности развития кижуча с использованием показателя градусодней наглядно показана неприменимость такого описания, поскольку этот показатель в зависимости от температуры варьировался от 380 до 486 (Басов, 1977, 1978).

Связь между длительностью развития пойкилотермных животных и температурой хорошо описывается экспоненциальной функцией (Медников, 1965, 1977; Винберг, 1983; Кафанов, Суханов, 1983; Hayes, 1949). Впервые экспоненциальное уравнение Вант-Гоффа–Аррениуса, предназначенное для определения скорости химических реакций, в целях описания скорости развития биологических объектов было применено Крозье (Crozier, 1926). Размерность используемых в уравнении коэффициентов, которые не поддаются однозначному биологическому толкованию, привела к тому, что его применение стало чисто формальным приемом (Медников, 1977; Методы..., 1968). В преобразованном виде, приближенном к биологическим процессам, это уравнение было впервые применено Таути (Higurashi, Tauti, 1925):

$$d = a \cdot e^{(-bT)}, \quad (2)$$

где e – основание натурального логарифма; b – коэффициент термочувствительности ($b < 0$); a – константа, равная продолжительности развития при 0°C ; при этом величина a имеет биологический смысл только для особо холодостойких организмов (Медников, 1977).

Из степенных функций, имеющих общий вид:

$$d = a \cdot T^{-b}, \quad (3)$$

где b – показатель степени, наиболее известно эмпирическое уравнение Белерадека (цитировано по: Медников, 1977), чаще используемое в варианте, предложенном Криспом (Crisp, 1981):

$$d = a(T - T_0)^{-b}, \quad (4)$$

где a , T_0 и b – константы, а выражение в скобках, по-видимому, представляет собой попытку учесть нижний порог развития, как в уравнении (1).

К трехпараметрическим относятся несколько вариаций квадратичных уравнений:

$$d = a \cdot e^{(-b_1 T - b_2 T^2)}, \quad (5)$$

где a , b_1 и b_2 – коэффициенты;

$$d = a \cdot T^{-b_1 - b_2 \ln T}, \quad (6)$$

где a , b_1 и b_2 – коэффициенты;

$$\text{и} \quad d = a - b \cdot T + \frac{c}{T^2}, \quad (7)$$

где a , b и c – коэффициенты.

Из квадратичных уравнений наибольший биологический смысл имеет уравнение (5), которое было использовано для лососей Д. Криспом (Crisp, 1981) и Ю. Н. Городиловым (Городилов, Свимонишвили, 1979). Последним, в частности, было показано, что коэффициент термоллабильности уравнения Таути (2), описывающего изменение времени образования одной пары сомитов у атлантического лосося в зависимости от температуры, не является константой и, в свою очередь, также изменяется в зависимости от температуры. Причем, эта связь прямолинейна. Очевидно, что уравнение (5) легко выводится из экспоненциального уравнения Таути (2), в которое внесен дополнительный модуль, отражающий линейный характер изменения коэффициента термоллабильности.

Для описания зависимости длительности развития не только в зоне оптимальных температур, но и за ее пределами, Дэвидсон в 1944 г. (цитировано по: Медников, 1977) предложил применять уравнение логистической функции, которое в преобразованном виде (Alderdice, Velsen, 1978) выглядело следующим образом:

$$d = a \cdot [1 + e^{(b-cT)}] \quad (8)$$

$$\text{и} \quad d = a + b \cdot e^{(-cT)}, \quad (9)$$

где c , a и b – константы.

Широкого применения данные уравнения не нашли.

Известны случаи использования и иных уравнений, также хорошо аппроксимирующих эмпирические данные, например, вариаций уравнения цепной линии (Elliott et al., 1987). С помощью имеющихся программных средств нам, к сожалению, не удалось рассчитать параметры уравнений цепной линии, поэтому мы не рассматривали их в дальнейшем анализе.

Данные по наблюдениям за скоростью развития эмбрионов кижуча позволили определить коэффициенты описанных выше уравнений методом наимень-

ших квадратов (табл. 3). Хотя использование результатов наблюдений за инкубацией производственных партий вносит определенные погрешности в измерения, они компенсируются массовым характером данных. Уравнения регрессии, коэффициенты которых определяются методом наименьших квадратов, позволили получить статистические характеристики достоверности регрессии.

Оказалось, что все использованные уравнения достаточно хорошо аппроксимируют имеющиеся данные, объясняя от 85,3 до 90,5% дисперсии зависимой переменной. Это дает основания для использования любого из них с целью предварительного описания зависимости между температурой и длительностью развития кижуча. Из двухпараметрических функций наилучшим образом описывает данные уравнение Таути (2), при применении которого коэффициент детерминации достигает 90,2%, а средний квадратичный остаток составляет 26,34. Из трехпараметрических функций самыми достоверными (уровень аппроксимации более 90%) оказались четыре уравнения, а именно: степенное уравнение Белерадека (4), квадратичные уравнения (6) и (5) и уравнение логистической функции (8). Причем, по коэффициенту детерминации эти уравнения не отличались, а показатели среднего квадратичного остатка варьировались в крайне незначительных пределах – от 25,35 до 25,40 (табл. 4). По существу, результаты применения этих четырех трехпараметрических функций оказались равнозначными.

Таблица 3

Значения параметров уравнений, описывающих количественную связь между температурой воды (T° , C) и временем (d , сутки), необходимым для инкубации до вылупления 50% эмбрионов

Уравнение	Параметры уравнений				
	a	T_0	b (или b_1)	b_2	C
(1)	642,695	-1,558	–	–	–
(2)	226,395	–	0,166	–	–
(3)	319,027	–	0,734	–	–
(4)	45842,060	9,230	-2,314	–	–
(5)	255,745	–	0,219	-0,0055	–
(6)	186,151	–	-0,024	0,262	–
(7)	136,329	–	9,840	–	291,941
(8)	27,925	–	2,074	–	0,230
(9)	68663,140	–	-68487,600	–	-0,00022

Уравнение Белерадека (рис. 3а) имеет следующие коэффициенты регрессии:

$$d = 45842.060 \cdot (T - 9.230)^{2.314} \quad (10)$$

Значение коэффициента детерминации составило 0,905, а среднего квадратичного остатка – 25,353. Коэффициент, соответствующий нижнему температурному порогу (T_0), имеет значение 9,23. Очевидно, что такое высокое значение коэффициента лишено биологического смысла, так как развитие кижуча вполне успешно протекает при гораздо меньших, чем это значение, температурах. Вторым моментом, который не позволяет рекомендовать применение данного уравнения, является отсутствие сходимости в ходе реализации метода наименьших квадратов. Процесс выполнения программы был прерван пользова-

телем после выполнения 300 итераций. Максимум значения коэффициента детерминации, как показано ранее в случае использования данного уравнения (Elliott et al., 1987), достигался при увеличении значения коэффициента T_0 до непомерно больших величин, приводящих к полной потере биологического смысла данного коэффициента.

Таблица 4

Статистические показатели, описывающие степень аппроксимации взаимосвязи между температурой воды и продолжительностью инкубации при применении различных уравнений регрессии (1–9): множественный коэффициент корреляции (R), коэффициент детерминации (R²) и средний квадратичный остаток (RMS)

Уравнение	R	R ²	RMS
(6)	0,952	0,905	25,353
(5)	0,951	0,905	25,381
(8)	0,951	0,905	25,382
(4)	0,951	0,905	25,398
(2)	0,950	0,902	26,340
(1)	0,948	0,899	26,942
(7)	0,947	0,897	27,577
(3)	0,944	0,890	29,418
(9)	0,923	0,853	39,492

Квадратичное уравнение (6), применение которого позволило получить коэффициент детерминации 0,905 и минимальное значение показателя RMS=25,353, имеет следующий вид:

$$d = 186.151 \cdot T^{0.024 - 0.262 \cdot \ln T} \quad (11)$$

График уравнения (рис. 3в) хорошо описывает совокупность эмпирических точек, в том числе и в краевых областях. Данное уравнение вместе с тем является производным от уравнения Белерадека – через степенное уравнение, в которое уравнение Белерадека превращается при редукции одного из его коэффициентов ($T_0=0$). В свою очередь, в то же самое степенное уравнение превращается и квадратичное уравнение (6) – при $b_2=0$.

Хотя результаты применения уравнения (6) более достоверны, к его недостаткам следует отнести отсутствие какого-либо биологического толкования его коэффициентов.

Квадратичное экспоненциальное уравнение (5) описывается коэффициентом детерминации 0,905 и показателем RMS=25,381. Оно имеет следующие коэффициенты:

$$d = 255,745 \cdot e^{(-0.219 \cdot T + 0.0055 \cdot T^2)} \quad (12)$$

Как уже говорилось выше, уравнение (5) является частным случаем экспоненциального уравнения (2), наиболее широко применяемого в исследованиях, и коэффициенты которого имеют четкий биологический смысл. В частности, значение 255,745 соответствует длительности эмбриогенеза кижуча до вы-

лушения при условной температуре 0 градусов, а коэффициенты-экспоненты характеризуют линейный характер изменения коэффициента термолабильности Медникова (k) в зависимости от температуры (T): $k=0,219+0,0055 T$. График уравнения (рис. 3б) также хорошо описывает совокупность эмпирических точек на всем протяжении температурного диапазона, в том числе и в краевых областях. Высокая степень аппроксимации и наличие биологической интерпретации коэффициентов уравнения (12) позволяют рекомендовать его для прогнозирования длительности эмбриогенеза в зависимости от температуры.

Легко преобразуется в экспоненциальную форму и логистическое уравнение (8), находящееся на третьей позиции по степени аппроксимации (Elliott et al., 1987). Оно характеризуется коэффициентом детерминации 0,905 и практически совпадающим с предыдущим уравнением значением показателя $RMS=25,382$ и имеет следующие коэффициенты регрессии:

$$d = 27,925 \cdot \left[1 + e^{(2,074 - 0,230 T)} \right]. \quad (13)$$

Перевод в экспоненциальный вид (2) осуществляется через преобразование коэффициента (a) путем его умножения на выражение, содержащееся в скобках, что приводит к уравнению (2) со сдвигом по оси ординат, определяемым полученным коэффициентом. По этой причине степень аппроксимации применения данного уравнения практически совпадает с результатами применения рассмотренного выше уравнения. График уравнения также хорошо описывает эмпирические данные. Поэтому уравнение (13) можно с успехом применять для прогнозирования длительности эмбриогенеза в зависимости от температуры (рис. 3г). Однако коэффициенты уравнения не поддаются биологическому толкованию, что ограничивает область его применения.

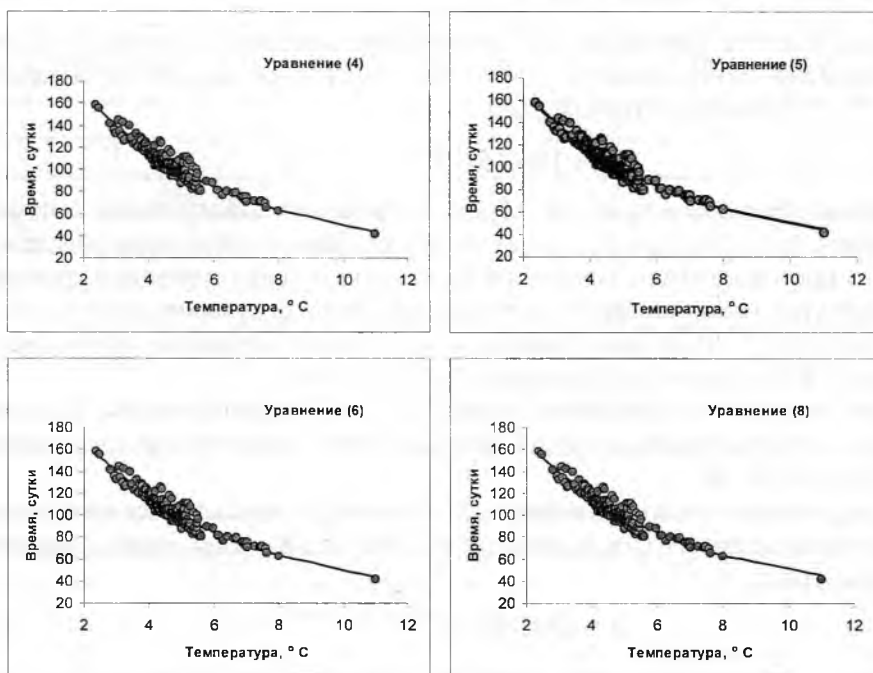


Рис. 3. Графики уравнений, описывающих длительность развития эмбрионов кижуча в зависимости от температуры: а) степенного уравнения Белерадека (4); б) экспоненциального квадратичного уравнения (5); в) квадратичного уравнения (6) и г) уравнения логистической функции (8)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Инкубация эмбрионов кижуча на сахалинских ЛРЗ проходила в температурном диапазоне от 2,4 до 8,4°C, не выходящем за пределы диапазона толерантности. Это дало основание к использованию рыбоводных данных для количественного описания связи между длительностью развития эмбрионов кижуча и температурой.

Проведенный статистический анализ позволил выяснить, что из девяти проанализированных математических моделей четыре с одинаково высокой степенью аппроксимации (во всех случаях $R^2=90,5\%$) количественно описывают продолжительность развития эмбрионов кижуча в зависимости от температуры. Это следующие модели:

- 1) уравнение Белерадека, значение среднего квадратичного остатка 25,353:

$$d = 45842.060 \cdot (T - 9.230)^{2.314} ;$$

- 2) квадратичное уравнение, значение показателя $RMS=25,353$:

$$d = 186.151 \cdot T^{0.024-0.262 \cdot \ln T} ;$$

- 3) квадратичное экспоненциальное уравнение, показатель $RMS=25,381$:

$$d = 255,745 \cdot e^{(-0.219 \cdot T + 0.0055 \cdot T^2)} ;$$

- 4) логистическое уравнение, значение показателя $RMS=25,382$:

$$d = 27,925 \cdot \left[1 + e^{(2,074 - 0,230 \cdot T)} \right] .$$

Вместе с тем, несмотря на сходство статистических критериев, характеризующих успешность аппроксимации данных по развитию эмбрионов кижуча четырьмя уравнениями, наиболее предпочтительным, исходя из наличия биологического смысла коэффициентов, является квадратичное экспоненциальное уравнение (3). Значение масштабного коэффициента, равное 255,745, соответствует длительности эмбриогенеза кижуча до вылупления при условной температуре 0°C, а коэффициенты-экспоненты характеризуют линейный характер изменения коэффициента термолабильности Медникова для этого вида в зависимости от температуры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеева, Т. А. Влияние температуры на потребление кислорода зародышами радужной форели / Т. А. Алексеева // Онтогенез. – 1987. – Т. 18. – С. 308–312.
2. Басов, Ю. С. О возможном использовании кижуча в марикультуре / Ю. С. Басов // Рыб. хоз-во. – 1977. – № 3. – С. 14–17.
3. Басов, Ю. С. Акселерация развития и роста кижуча с применением геотермальных вод / Ю. С. Басов // Биология лососевых. – Владивосток, 1978. – С. 110–12.
4. Винберг, Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии / Г. Г. Винберг // Журн. общей биологии. – 1983. – Т. 44. – С. 31–42.
5. Гордилов, Ю. Н. Диапазон устойчивости к температуре у зародышей атлантического лосося при инкубации в аппаратах с замкнутой циркуляцией воды / Ю. Н. Гордилов, Т. Н. Свинонишвили // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – 1979. – Вып. 143. – С. 103–121.
6. Гордилов, Ю. Н. Равномерный тип метомеризации осевого отдела у зародышей костистых рыб при постоянной температуре / Ю. Н. Гордилов // Докл. АН СССР. – 1980. – Т. 251, № 2. – С. 469–473.

7. **Городилов, Ю. Н.** Анализ математической зависимости скорости эмбриогенеза от температуры у низших позвоночных / Ю. Н. Городилов // Журн. общей биологии. – 1992. – Т. 53, № 1. – С. 118–127.
8. **Гриценко, О. Ф.** Биология симы и кижуча Северного Сахалина / О. Ф. Гриценко. – М. : ВНИРО, 1973. – 40 с.
9. **Гриценко, О. Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин / О. Ф. Гриценко. – М. : ВНИРО, 2002. – 247 с.
10. **Детлаф, Т. А.** О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии / Т. А. Детлаф, А. А. Детлаф // Докл. АН СССР. – 1960. – Т. 134, № 1. – С. 199–202.
11. **Детлаф, Т. А.** Скорость развития пойкилотермных животных / Т. А. Детлаф // Журн. общей биологии. – 1986. – Т. 47, № 2. – С. 163–172.
12. **Детлаф, Т. А.** Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных / Т. А. Детлаф. – М. : Наука, 2001. – 211 с.
13. **Жульков, А. И.** Продолжительность инкубации икры кижуча в зависимости от температуры воды / А. И. Жульков // Рыб. хоз-во. – 1984. – № 10. – С. 21–22.
14. **Зиничев, В. В.** Избираемая температура и оптимум развития у предличинок и личинок кеты *Oncorhynchus keta* / В. В. Зиничев, А. И. Зотин // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, вып. 4. – С. 164–166.
15. **Зотин, А. И.** Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц выюна / А. И. Зотин, Н. Д. Озернюк // Докл. АН СССР. – 1966. – Т. 171, № 4. – С. 1002–1004.
16. **Кафанов, А. Н.** Температурная зависимость продолжительности развития и жизни пойкилотермных животных: эколого-физиологическая интерпретация / А. Н. Кафанов, В. В. Суханов // Биология моря. – 1983. – № 5. – С. 21–27.
17. **Медников, Б. М.** Влияние температуры на развитие пойкилотермных животных. 1. Показательные групповые уравнения развития / Б. М. Медников // Журн. общей биологии. – 1965. – Т. 26. – С. 190–200.
18. **Медников, Б. М.** Температура как фактор развития / Б. М. Медников // Внешняя среда и развивающийся организм. – М. : Изд-во «Наука», 1977. – С. 7–52.
19. **Методы** определения продукции водных животных : Метод. рук. и материалы / Белорус. ГУ; Под ред. Г. Г. Винберга. – Минск : Вышэйшая школа, 1968. – 248 с.
20. **Никифоров, Н. Д.** Влияние температуры воды на ход эмбриогенеза у лососевых рыб / Н. Д. Никифоров // Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ. – 1956. – № 3–4. – С. 68–70.
21. **Новиков, Г. Г.** Экологические основы управления развитием и новая технология искусственного воспроизводства рыб / Г. Г. Новиков, А. Н. Строганов // Рыб. хоз-во. – 1991. – № 3. – С. 33–38.
22. **Новиков, Г. Г.** Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе / Г. Г. Новиков. – М. : МГУ, 2000. – 295 с.
23. **Озернюк, Н. Д.** Биоэнергетика онтогенеза / Н. Д. Озернюк. – М. : МГУ, 2000. – 257 с.
24. **Павлов, Д. А.** Лососевые / Д. А. Павлов. – М. : МГУ, 1989. – 214 с.
25. **Резниченко, П. Н.** Явления нормы и патологии в развитии рыб в зависимости от температурных условий инкубации / П. Н. Резниченко // Теор. проблемы водн. токсикологии: норма и патология. – М. : Изд-во «Наука», 1983. – С. 58–65.
26. **Смирнов, А. И.** К характеристике биологии размножения и развития кижуча – *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) / А. И. Смирнов // Вестн. Моск. ун-та. – 1960. – Сер. VI, № 1. – С. 9–19.
27. **Смирнов, А. И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей / А. И. Смирнов. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1975. – 336 с.
28. **Тарасюк, Е. В.** Биологическое обоснование регулирования продолжительности эмбрионально-личиночного развития горбуши на рыбоводных заводах острова Сахалин / Е. В. Та-

расюк // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб : Материалы Пятого Всерос. совещ. – СПб. : ГосНИОРХ, 1994. – С. 186–188.

29. **Тарасюк, Е. В.** Результаты изучения роста и выживаемости молоди горбуши в соленой воде / Е. В. Тарасюк // *Вопр. рыболовства.* – 2000. – Т. 1, № 2–3, ч. II. – С. 133–135.

30. **Тарасюк, Е. В.** Количественное описание скорости развития и роста молоди горбуши с использованием биологического возраста / Е. В. Тарасюк // *Вопр. рыболовства. Прил. I. Материалы Всерос. конф. «Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в Мировом океане».* – М., 2001. – С. 256–259.

31. **Тарасюк, С. Н.** Применимость метода безразмерных характеристик и уравнения Таути для прогнозирования длительности стадий эмбриогенеза рыб / С. Н. Тарасюк, Е. В. Тарасюк // *Ранний онтогенез объектов марикультуры : Сб. науч. тр.* – М. : ВНИРО, 1989. – С. 102–113.

32. **Alderdice, D. F.** Relation between temperature and incubation time for eggs of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) / D. F. Alderdice & F. P. Velsen // *J. Fish. Res. Bd. Can.* – 1978. – No. 35. – P. 69–75.

33. **Blaum, E.** Experimentelle Untersuchungen zur ersten Nahrungsaufnahme und Biologie an Jungfischen von Blaufelchen (*Coregonus wartmanni* Bloch), Weibfelchen (*C. fera* Jurine) und Hechten (*Esox lucius* L.) / E. Blaum // *Archiv f. Hydrobiol. Suppl.* – 1964. – No. 28. – P. 183–244.

34. **Brooke, L. T.** Effect of different constant incubation temperatures on egg survival and embryonic development in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) / L. T. Brooke // *Trans. Am. Fish. Soc.* – 1975. – No. 104. – P. 555–559.

35. **Colby, P. J.** Effects of temperature on embryonic development of lake herring (*Coregonus artedii*) / P. J. Colby, L. T. Brooke // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* – 1973. – No. 30. – P. 799–810.

36. **Crisp, D. T.** A desk study of the relationship between temperature and hatching time of eggs of five species of salmonid fishes / D. T. Crisp // *Freshwat. Biol.* – 1981. – No. 11. – P. 361–368.

37. **Crozier, W.** On the curves of growth especially in relation to temperature / W. Crozier // *J. Gen. Physiol.* – 1926. – No. 10. – P. 53–56.

38. **Elliott, J. M.** Numerical changes and population regulation in young migratory trout, *Salma trutta* in Lake District stream, 1966–83 / J. M. Elliott // *J. Anim. Ecol.* – 1984. – No. 53. – P. 327–350.

39. **Elliott, J. M.** A comparative study of eight mathematical models for the relationship between temperature and hatching time of eggs of freshwater fish / J. M. Elliott, U. Humpesch and M. A. Harley // *Archiv f. Hydrobiologie.* – Stuttgart, 1987. – Vol. 2, No. 109. – P. 257–277.

40. **Embody, G. C.** Relation of temperature to the incubation periods of eggs of four species of trout / G. C. Embody // *Trans. Am. Fish. Soc.* – 1934. – No. 64. – P. 281–292.

41. **Guma'a, S. A.** The effects of temperature on the mortality of eggs of perch, *Perca fluviatilis* / S. A. Guma'a // *Freshwat. Biol.* – 1978. – No. 8. – P. 221–227.

42. **Hayes, F. R.** The growth, general chemistry, and temperature relations of salmonid eggs / E. R. Hayes // *Q. Rev. Biol.* – 1949. – No. 24. – P. 281–308.

43. **Hayes, F. R.** Some effects of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*) / F. R. Hayes, D. Pelluet, E. Gorham // *Can. J. Zool.* – 1953. – No. 31. – P. 42–51.

44. **Herzig, A.** Der Finflub Temperatur auf die embryonale Entwicklung der Cypriniden / A. Herzig, H. Winkler // *Ost. Fisch.* – 1985. – No. 38. – P. 182–196.

45. **Higurashi, T.** On the relation between temperature and the development of fish-eggs / T. Higurashi, M. Tauti // *J. Imper. Fish. Inst.* – 1925. – No. 21. – P. 1–16.

46. **Humpesch, U. H.** Inter and intra-specific variation in hatching success and embryonic development of five species of salmonids and *Thymallus thymallus* / U. H. Humpesch // *Arch. Hydrobiol.* – 1985. – Vol. 104, No. 1. – P. 129–144.

47. **Jungwirth, M.** The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*) / M. Jungwirth, H. Winkler // *Aquaculture.* – 1984. – No. 38. – P. 315–327.

48. **Kamler, E.** Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and eggs size / E. Kamler, T. Kato // Polskie Archwm Hydrobiol. – 1983. – No. 30. – P. 271–306.
49. **Kawajiri, M.** On the optimum temperature of water for hatching the eggs of rainbow trout (*Salmo irideus* Gibbons) / M. Kawajiri // J. imp. Fish. Inst. – Tokyo, 1927a. – Vol. 23. – P. 59–65.
50. **Kawajiri, M.** The influence of variation of temperature of water on the development of fish eggs / M. Kawajiri // J. imp. Fish. Inst. – Tokyo, 1927b. – Vol. 23. – P. 65–73.
51. **Kwain, W. H.** Embryonic development, early growth and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature / W. H. Kwain // J. Fish. Res. Bd. Can. – 1975. – No. 32. – P. 397–402.
52. **Leiner, M.** Die Entwicklungsdauer der Eier des dreistacheligen Stichlings in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur / M. Leiner // Z. vergl. Physiol. – 1932. – No. 16. – P. 590–605.
53. **Lillelund, K.** Investigations into the hatching of pike (*Esox lucius* L.) eggs in relation to temperature and light / K. Lillelund // Arch. Fisch. Wiss. – 1966. – No. 17. – P. 95–113.
54. **Lindroth, A.** Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht. / A. Lindroth // Mitt. Anst. Binnenfisch. – Drottingholm, 1946. – No. 24. – P. 1–173.
55. **Luczynski, M.** Dependence of *Coregonus albula* embryogenesis rate on the incubation temperature / M. Luczynski, A. Kirklewska // Aquaculture. – 1984. – No. 42. – P. 43–55.
56. **Murray, G. B.** Effect of incubation temperature on the development of five species of Pacific salmon / G. B. Murray, J. D. McPhail // Can. J. Zool. – 1988. – Vol. 66, No. 1. – P. 266–273.
57. **Yamamoto, T.** Influence of temperature on the embryonic development of the carp / T. Yamamoto // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1933. – No. 2. – 4 pp.

Тарасюк, Е. В. Сравнительная оценка результатов использования различных уравнений, описывающих длительность развития эмбрионов кижуча в зависимости от температуры / Е. В. Тарасюк // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Труды Сахалинского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – Ю-Сах. : СахНИРО, 2004. – Т. 6. – С. 39–54.

На основе экспериментальных и рыбоводных данных провели поиск математических моделей, адекватно описывающих связь между длительностью развития эмбрионов кижуча и температурой, как основы для дальнейшего конструирования технологических режимов его искусственного разведения. Для оценки влияния температуры на продолжительность развития использовали девять различных уравнений.

Выяснено, что средние температуры развития кижуча на сахалинских ЛРЗ укладываются в диапазон от 2 до 8°C. Чаще инкубация протекает при температуре 4–5°C, длительность инкубации при этом составляет 100–110 суток. Наибольшее соответствие между теоретическими расчетами и эмпирическими данными дает квадратичное экспоненциальное уравнение $d=255,745 \cdot e^{(-0,219 \cdot T+0,0055 \cdot T^2)}$. Оно характеризуется коэффициентом детерминации 0,905 и показателем RMS=25,381. Значение масштабного коэффициента, равное 255,745, соответствует длительности эмбриогенеза кижуча до вылупления при условной температуре 0°C, а коэффициенты-экспоненты характеризуют линейный характер изменения коэффициента термолабильности Медникова в зависимости от температуры.

Табл. – 4, ил. – 3, библиогр. – 57.

Tarasyuk, E. V. Comparative estimation of results when using different equations describing duration of the development of the coho salmon embryos depending on various temperatures / E. V. Tarasyuk // Water life biology, resources status and condition of inhabitation in Sakhalin-Kuril region and adjoining water areas : Transactions of the Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography. – Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2004. – Vol. 6. – P. 39–54.

Based on the experimental and fish-cultural data, mathematical models describing adequately a relationship between the duration of the development of the coho salmon embryos and temperature have been searched as a base for the further construction of technological regimes of its artificial culturing. Nine different equations were used in order to estimate a temperature affect on the duration of the development.

Mean temperatures of the coho salmon growth at Sakhalin hatcheries were elucidated to be ranged between 2 and 8°C. More often, incubation takes place under 4–5°C, and its duration is 100–110 days. Quadratic exponential equation $d=255,745 \cdot e^{(-0.219 \cdot T+0.0055 \cdot T^2)}$ gives the maximal correspondence between the theoretical computation and empiric data.

Tabl. – 4, fig. – 3, ref. – 57.