

СТРАТЕГИЯ РЕАЛИЗАЦИИ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОПУЛЯЦИЙ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРВЫЕ МЕСЯЦЫ ЖИЗНИ ИХ ПОКОЛЕНИЙ

С.С. Мосияш, В.А. Шашуловский, К.М. Черепанов

*Саратовское отделение Государственного научно-исследовательского
института озерного и речного рыбного хозяйства
Россия, 410002, Саратов, Чернышевского, 152*

Поступила в редакцию 22.12.02 г.

Стратегия реализации репродуктивного потенциала популяций массовых видов рыб Волгоградского водохранилища в первые месяцы жизни их поколений. – Мосияш С.С., Шашуловский В.А., Черепанов К.М. – Проведено исследование сезонной динамики численности поколений молоди восьми видов рыб, занимающих доминирующее положение в ихтиоценозе Волгоградского водохранилища. Показано, что в течение первых месяцев жизни количественная структура поколений претерпевает существенные изменения, которые отражаются в первоначальном повышении, а затем в снижении энтропийного индекса рассматриваемой многовидовой системы. Предполагается, что это обстоятельство обусловлено действием гомеостатических механизмов, направленных на повышение организации и устойчивости ихтиоценоза в целом. Проведена классификация популяций рыб по уровню их репродуктивного потенциала, на основании которой выделены виды, имеющие преимущества в плане дальнейшего формирования численности популяций и таким образом определяющие основные тенденции формирования ихтиоценоза водохранилища.

Ключевые слова: молодь рыб, динамика численности, выживание, репродуктивный потенциал, моделирование, энтропия, формирование ихтиоценоза, Волгоградское водохранилище.

Realization strategy for the reproductive potential of the mass fish species in the Volgograd Reservoir during the early months of life. – Mosiyash S.S., Shashulovsky V.A., Cherepanov K.M. – The seasonal population dynamics of the fry generations of eight predominant fish species in the Volgograd Reservoir ichthyocenosis was studied. The quantitative structure of generations has been shown to undergo substantial changes during the early months of life, namely, an increase and, then, a decrease in the entropy index of the multispecies system under consideration. It is suggested that this fact may be due to the action of some homeostatic mechanisms directed towards promoting the organization and stability of the ichthyocenosis as a whole. The fish populations were classified by the level of their reproductive potential and several species have been singled out that have advantages over other ones for further reproduction and, thus, set the main trends of the Reservoir ichthyocenosis formation.

Key words: fish fry, population dynamics, reproductive potential, simulation, entropy, ichthyocenosis formation, Volgograd reservoir.

Проблема эффективности размножения рыб в водохранилищах обычно исследуется с позиций оценки влияния на него основных абиотических факторов – температурного и температурного режимов водоемов (Тюрин, 1961; Ильина, Гордеев, 1972; Кузнецов, 1975; Чумаков, 1977 и др.). В этом отношении не составляет исключение и Волгоградское водохранилище (Яковлева, 1971; Небольсина и др., 1980; Небольсина, Мосияш, 1995; Черепанов, 1995). Вместе с тем здесь были сде-

ланы попытки не только определить урожайность сеголетней молоди массовых видов рыб, но и оценить уровень ее выживания на первом году жизни (Миротворцев, 1983). Небезосновательно показатели выживания молоди были связаны с действием гидрологических и сезонно-климатических факторов, однако вне рамок исследования остался вопрос системного анализа динамики количественно-качественной структуры поколений молоди в первый сезон их жизни. А ведь именно в этот период развивается жизнеспособная часть поколений и закладывается основа для дальнейшего формирования численности популяций.

В настоящей работе не ставилась задача раскрыть конкретные механизмы и факторы, определяющие репродуктивный потенциал популяций и особенности его реализации. Анализируя имеющийся материал, авторы придерживались принципа «черного ящика», опираясь в основном на входные – выходные параметры рассматриваемой многопопуляционной системы поколений рыб первого года жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили данные оценки численности сеголетней молоди рыб в Волгоградском водохранилище за вегетационные сезоны 1974, 1975, 1979, 1982, 1985, 1987, 1988 и 2002 годов. В работе анализировались данные по относительной численности молоди восьми видов рыб, занимающих доминирующее положение в ихтиофауне водохранилища: лещ (*Abramis brama*), густера (*Blicca bjoerkna*), плотва (*Rutilus rutilus*), укляя (*Alburnus alburnus*), окунь (*Perca fluviatilis*), судак (*Stizostedion lucioperca*), берш (*Stizostedion volgense*), жерех (*Aspius aspius*).

Оценка численности молоди рыб осуществлялась методом прямого учета (Правдин, 1966; Расс, Казанова, 1966; Пахоруков, 1980). Отбор проб производился в пойменных участках водохранилища, привязанных к стандартной сетке учетных станций (Черепанов, 1995). В исследовании использованы учетные данные, полученные с периодичностью 1 месяц. Для получения исходной информации по численности молоди рыб на глубинах до 2 м пробы отбирались мальковой и личиночной волокушами длиной 10 – 12 м, высотой крыла 2 м. Ячея в крыльях и в кутце варьировала в зависимости от возраста учитываемой молоди. Для лова поздних личинок ячея в крыльях составляла 3 – 4 мм, в кутце вшивался газ №10. Мальки и сеголетки учитывались с использованием волокуши с ячеей 5 – 8 мм в крыльях и 3 – 4 мм в кутце. Сбор молоди на глубинах от 2 до 5 м производили 6-метровым мальковым тралом с ячеей в крыльях – 12 мм, в кутце – 4 мм. Всего были проанализированы результаты около 240 обловов волокушами и тралом.

Уловы молоди фиксировались 4%-ным раствором формалина. Дальнейшая обработка фиксированных проб проводилась в лабораторных условиях. Видовая принадлежность молоди рыб устанавливалась по определителю А.Ф. Коблицкой (1981). Оценка относительной численности рыб в объеме воды (экз./1000 м³) осуществлялась с учетом облавливаемой площади и высоты водяного столба.

Статистическую обработку данных проводили с использованием общепринятых методов биометрии и многофакторного анализа (Лакин, 1990; Компьютерная биометрика, 1990; Тюрин, Макаров, 1995; Дюк, 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика численности любого поколения молоди рыб в водоеме определяется действием относительно большого количества как независимых, так и сопряженных между собой факторов. В первую очередь к ним следует отнести хищничество, болезни, факторы гидрохимического и гидрологического режимов водоема, факторы, определяемые видовой спецификой поведения рыб и т.д. Естественно, что на ранних этапах жизни молоди практически недействующими оказываются «селективные» факторы, обусловленные старением и выловом рыб. Таким образом, комплексное влияние факторов носит в значительной степени случайный, неселективный характер.

Обозначим численность поколения молоди рыб как N , а время – t . С учетом случайного характера действия факторов убыль численности поколения dN за малый промежуток времени dt пропорциональна самой численности N , что в общем виде может быть выражено так:

$$dN/dt = -ZN, \quad (1)$$

где Z – коэффициент пропорциональности, знак минус перед которым указывает на убыль численности.

Интегрируя уравнение (1), получаем:

$$N = N_0 e^{-Zt}, \quad (2)$$

где N_0 – постоянная, вводимая интегрированием.

Таким образом, теоретически убыль численности поколения молоди рыб происходит по экспоненциальному закону.

Для нас важным является понимание биологического смысла параметров уравнения (2). Так, если мы рассматриваем динамику численности поколения на первом году жизни, то величина N_0 равна исходной численности поколения в «нулевой» момент времени t_0 . Иными словами, N_0 характеризует «стартовый» уровень репродуктивного потенциала материнской популяции рыб. О том, как реализуется этот репродуктивный потенциал в течение первого сезона жизни, позволяет судить величина коэффициента Z . По существу, выражение e^{-Z} представляет собой знаменатель геометрической прогрессии, по которой происходит убыль численности поколения. Определим его как коэффициент выживания рыб K за период времени от t до $t+1$:

$$K = e^{-Z}. \quad (3)$$

Очевидно, что Z , а следовательно, и K зависят от размерности времени t , то есть от временного шага, принимаемого в уравнении (2).

Оценить параметры N_0 и Z для каждой конкретной популяции рыб можно путем экспоненциальной аппроксимации данных, полученных в ходе оценки относительной численности молоди рыб за тот или иной период времени. Поскольку экспоненциальный характер кривой выживания нами теоретически доказан, для приблизительной оценки параметров уравнения (2) достаточно иметь всего лишь две точки на оси времени, которым соответствуют определенные значения относительной численности поколения молоди рыб. Однако статистическая достоверность такого рода оценки параметров уравнения будет довольно низка, даже если мы методически безукоризненно проведем определение относительной численности молоди.

СТРАТЕГИЯ РЕАЛИЗАЦИИ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА

В наших исследованиях за единицу измерения времени t был принят 1 месяц. Таким образом, t_1 соответствует июню, а t_2 , t_3 и t_4 – июлю, августу и сентябрю. С учетом этого рассчитывались средние месячные значения относительной численности сеголетней молоди массовых видов рыб ихтиофауны водохранилища (табл. 1).

Таблица 1

Многолетние показатели относительной численности молоди рыб
Волгоградского водохранилища в первые месяцы жизни

Виды рыб	Показатель	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Abramis brama</i>	M	379	279	73	52
	±m	287	126	34	26
<i>Blicca bjoerkna</i>	M	515	153	158	63
	±m	226	66	48	39
<i>Rutilus rutilus</i>	M	2374	992	130	64
	±m	2277	788	73	43
<i>Stizostedion lucioperca</i>	M	-	124	19	4.3
	±m	-	108	18	4.1
<i>Stizostedion volgense</i>	M	101	34	1.3	0.3
	±m	71	28	0.9	0.3
<i>Perca fluviatilis</i>	M	769	494	312	271
	±m	387	429	225	225
<i>Alburnus alburnus</i>	M	-	3465	503	150
	±m	-	2517	324	56
<i>Aspius aspius</i>	M	284	108	9	12
	±m	272	84	9	9

Примечание. M – среднее, ±m – стандартная ошибка, экз./1000 м³.

Аппроксимация сезонного тренда средней численности молоди экспоненциальной кривой с использованием метода наименьших квадратов дала в целом удовлетворительные результаты (табл. 2). Коэффициенты корреляции тренда для разных видов колеблются от 0.92 (жерех) до 0.99 (судак). Соответственно высокими оказываются и коэффициенты детерминации R^2 , оценивающие долю дисперсии, обусловленную трендом.

Как видно из табл. 2, для большинства исследуемых видов рыб достоверность полученных трендовых моделей удовлетворяет 5%-ному уровню значимости. Вместе с тем вероятность «нуль-гипотезы» P для уравнений динамики численности молоди густеры, жереха и уклей несколько превышает (на 1 – 3%) этот принятый в биологических исследованиях уровень (Лакин, 1990). В данном случае можно констатировать, что указанные трендовые уравнения достоверны при 10%-ном уровне значимости.

В качестве иллюстрации на рис. 1 приведено графическое изображение уравнений сезонного тренда (кривых выживания) численности молоди наиболее массовых в водохранилище рыб – леща и плотвы. Данные параметры по другим видам приведены в табл. 2. Однако необходимо отметить, что все они имеют вогнутую форму, которая характерна для видов с низкой степенью (или отсутствием) заботы о потомстве и компенсирующими механизмами высокого репродуктивного потен-

циала родительской популяции (Одум, 1975). Степень вогнутости кривой выживания определяется параметром Z в уравнении (2). Чем выше его абсолютное значение, тем более вогнутой оказывается кривая выживания.

Таблица 2

Параметры трендовых уравнений выживания молоди массовых видов рыб
Волгоградского водохранилища в первый сезон жизни

Виды рыб	N_0	Z	Коэффициент корреляции R	Коэффициент детерминации R^2	Вероятность нуль-гипотезы P
<i>Abramis brama</i>	878	0.723	-0.96	0.93	0.04
<i>Blicca bjoerkna</i>	803	0.627	-0.94	0.88	0.06
<i>Rutilus rutilus</i>	9346	1.287	-0.98	0.96	0.02
<i>Stizostedion lucioperca</i>	3369	1.683	-0.99	0.99	0.04
<i>Stizostedion volgense</i>	1082	2.073	-0.98	0.96	0.02
<i>Perca fluviatilis</i>	1038	0.359	-0.98	0.96	0.02
<i>Alburnus alburnus</i>	70991	1.570	-0.99	0.98	0.08
<i>Aspius aspius</i>	852	1.198	-0.92	0.85	0.08

Как уже было отмечено, параметр N_0 характеризует количество молоди в «нулевой» момент времени t_0 . Учитывая тот факт, что дискретность полученных трендовых моделей составляет 1 месяц, можно сделать допущение, что величиной N_0 оценивается средняя относительная численность молоди за май месяц.

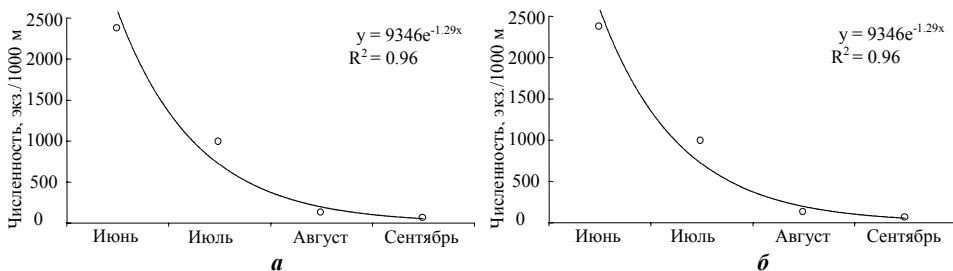


Рис.1. Кривые выживания молоди леща (а) и плотвы (б) Волгоградского водохранилища в первый сезон жизни

По данным многолетних исследований нерестовой обстановки на Волгоградском водохранилище (Небольсина и др., 1980) сроки массового нереста леща, судака и берша в среднем приходятся на 2 – 3-ю декаду мая; плотвы и окуня – 3-ю декаду апреля – 1-ю половину мая; густеры – 2-ю половину мая – 1-ю декаду июня. По нашим наблюдениям, в 2002 году нерест жереха в верхней части водохранилища происходил в конце апреля – начале мая, уклей – в мае – начале июня.

Таким образом, допущение о соответствии N_0 исходной численности поколения в мае остается вполне корректным для всех исследуемых видов.

Коэффициент выживания молоди за 4 месяца вегетационного сезона (с мая по сентябрь) можно рассчитать, взяв за основу уравнение (3):

$$C = 100 e^{-4Z}, \quad (4)$$

где C – коэффициент выживания, %.

Значения этого коэффициента для молоди рыб разных видов показаны на рис. 2, из которого видно, что максимальное выживание (десятки и единицы процента) характерно для окуня, густеры и леща. Выживание молоди остальных видов составляет десятые и сотые доли процента.

Видовые различия параметров трендовых моделей выживания хорошо видны из представленных материалов (см. табл. 2). Мы сделали попытку кластерной классификации отдельных видов рыб на основе показателей начального репродуктивного потенциала (N_0) и коэффициента мгновенной смертности (Z). В качестве меры различия между объектами классификации (видами рыб) использовалось евклидово расстояние. Объединение объектов в кластеры проводили по алгоритму «средней связи» (Компьютерная биометрика, 1990). Итогом анализа стало разбиение комплекса рассматриваемых видов на пять классов, два из которых включают несколько видов, а три – по одному виду (рис. 3).

Используя результаты кластерного анализа, можно отобразить классификацию более наглядно в виде матрицы (табл. 3), ячейки которой пронумерованы для удобства описания. Очевидно, что наибольшим репродуктивным потенциалом должны обладать виды, попадающие в левую нижнюю часть матрицы (ячейки 4, 7, 8). Таковых среди исследуемых нами видов не отмечено. Однако классификационные параметры этих ячеек указывают на то, что расположенные здесь виды должны были бы иметь существенные репродуктивные преимущества по сравнению с другими видами. Весьма вероятно, что в полученной классификационной матрице указанные ячейки носят своего рода «факультативный» характер – в отдельные годы популяции отдельных видов рыб

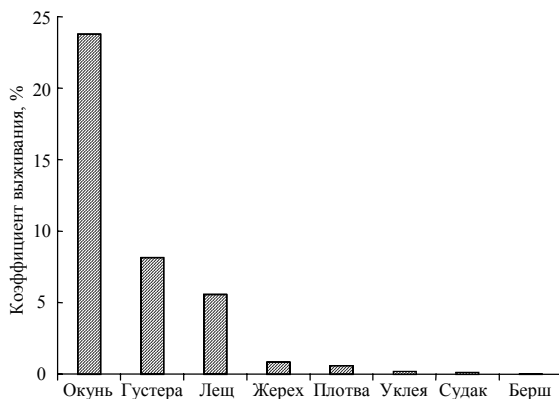


Рис. 2. Коэффициент выживания молоди рыб Волгоградского водохранилища в первый сезон жизни (с мая по сентябрь)

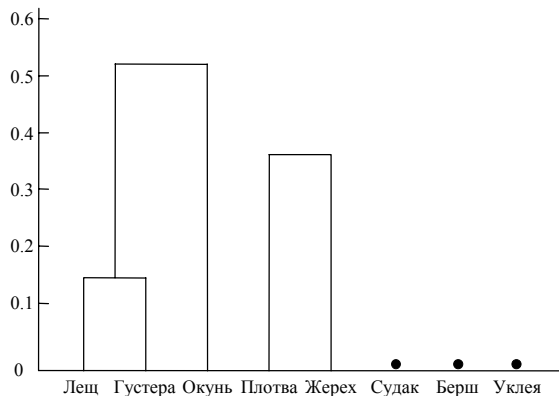


Рис. 3. Дендрограмма кластерной классификации молоди массовых видов по параметрам начального репродуктивного потенциала и коэффициента мгновенной смертности; по оси ординат – евклидово расстояние

могут характеризоваться параметрами этих ячеек, особенно тех, которые прилегают к диагонали (ячейки 4, 8). Высокий начальный потенциал при высокой выживаемости молоди (ячейка 7) представляется явлением весьма редким, которое может быть присуще лишь эпизодически поколениям популяций рыб с коротким жизненным циклом.

Таблица 3

Классификационная матрица репродуктивного потенциала массовых видов рыб Волгоградского водохранилища в первый сезон жизни их поколений

Потенциал	Смертность		
	низкая ($Z < 1$)	средняя ($1 < Z < 1.5$)	высокая ($Z > 1.5$)
Низкий начальный ($N_0 < 2000$)	1 <i>Abramis brama</i> <i>Blicca bjoerkna</i> <i>Perca fluviatilis</i>	2 <i>Aspius aspius</i>	3 <i>Stizostedion volgensse</i>
Средний начальный ($2000 < N_0 < 10000$)	4 -	5 <i>Rutilus rutilus</i>	6 <i>Stizostedion lucioperca</i>
Высокий начальный ($N_0 > 10000$)	7 -	8 -	9 <i>Alburnus alburnus</i>

Следующая по репродуктивным способностям группа – это виды, отнесенные в диагональные ячейки матрицы (ячейки 1, 5, 9). Именно их популяции в нашем случае являются максимально «урожайными» по численности выжившей к концу первого сезона сеголетней молоди. Благодаря этому обстоятельству указанные виды имеют преимущества по сравнению с другими видами в плане дальнейшего формирования численности популяций. Это подтверждается ретроспективным анализом развития ихтиоценоза водохранилища (Шашуловский, 2000), который свидетельствует о выдвигании в доминирующую группу малоценных в хозяйственном отношении фитофильных видов литорального комплекса – густеры и плотвы.

Популяции рыб, классифицированных в правую верхнюю часть матрицы (ячейки 2, 3, 6), обладают минимальными репродуктивными резервами. Здесь особенно выделяется берш, для которого характерны минимальный «стартовый» потенциал и самая высокая убыль молоди. Вполне очевидно, что виды, попадающие в ячейку 3, являются наиболее уязвимыми с точки зрения возможностей поддержания достаточно высокой численности популяций. Надо полагать, в этой группе «побывали» все виды, которые ранее являлись обычными в экосистеме водохранилища, а затем практически исчезли из состава ихтиофауны или находятся на грани исчезновения (такие, например, как островые). Вместе с тем очевидно также, что целый ряд видов, обладая низким начальным репродуктивным потенциалом и высокими темпами смертности молоди, находятся в этом состоянии перманентно и сохраняют стабильно низкую численность популяций.

Как было подчеркнуто выше, в задачи работы не входило раскрытие механизмов, определяющих «стартовый» репродуктивный потенциал популяций и убыль молоди, поскольку детальный анализ этих механизмов требует привлечения более обширных данных и разработки моделей иного уровня. Однако на одном моменте хотелось бы остановиться.

Обращает на себя внимание тот факт, что в группу с высокой смертностью молоди (ячейки 3, 6, 9) занесены виды пелагического комплекса. Среди них укляя – вид с коротким жизненным циклом и подверженный, по-видимому, существенному биотическому прессу, поскольку он является одним из основных компонентов в пище судака и берша (Закора, 1980). Несмотря на то, что сезонный коэффициент выживания уклей крайне низок (около 0.2%), численность ее молоди в конце сезона остается на одном из первых мест, уступая лишь окуню (рис. 4). Совершенно иначе обстоит дело с бершом и судаком – численность их молоди к концу сезона становится на 2 – 3 порядка ниже численности других видов.

Многие авторы считают, что в динамике убыли молоди рыб пелагического комплекса в водохранилищах существенную роль играет покатная миграция (Нездолий, 1974; Пахоруков, 1976; Павлов и др., 1981; Павлов, 1984). Рыбы круглогодично выносятся из водохранилищ, поэтому их смертность здесь выше, чем в озерах или незарегулированных реках. Так, в частности, показано, что численность скатывающейся через Капчагайский гидроузел молоди судака в нижнем бьефе плотины резко сокращается (Нездолий, 1974).

В этой связи логично предположить, что убыль молоди судака и берша, ведущих главным образом пелагический образ жизни, в значительной степени обуславливается покатной миграцией и дальнейшей гибелью при прохождении через плотину Волгоградского водохранилища. Данное предположение подтверждается работами по моделированию распределения покатной молоди в водохранилище (Поддубный, 1998). Существенной компенсации убыли за счет молоди, скатывающейся из расположенного выше Саратовского водохранилища, не происходит в силу тех же причин.

Как было показано, используя параметры уравнения (2) из табл. 2, можно экстраполировать численность поколения в начальный момент его жизни t_0 , что, собственно, и отражается в показателе N_0 . Вместе с тем у нас нет оснований полагать, что параметр мгновенной смертности Z существенно изменяется в последние месяцы вегетационного сезона. Следовательно, вполне приемлемой можно считать экстраполяцию численности на один временной шаг вперед – до момента t_5 , т.е. до октября. Таким образом, восстановив средние значения относительной численности молоди от t_0 до t_5 , мы будем иметь динамику структуры молоди всего комплекса рассматриваемых видов за полугодовой период. Это позволяет проанализировать изменения, происходящие в системе, с помощью информационных показателей, которые с успехом применяются в ихтиологических исследованиях (Сметанин

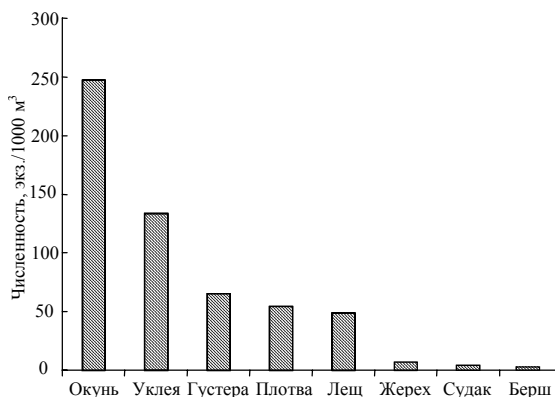


Рис. 4. Средняя относительная численность молоди рыб Волгоградского водохранилища в конце первого сезона жизни (сентябрь)

и др., 1983). Такие изменения отражаются уровнем энтропии, характеризующим неупорядоченность системы. Величина энтропии оценивается по известному уравнению К. Шеннона (1963):

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i,$$

где H – энтропия, n – число видов в системе, p_i – доля i -го вида в системе. При одинаковой численности всех видов система имеет максимальную энтропию H_{max} .

В общем случае показатель H (индекс Шеннона) характеризует одновременно разнообразие и выравненность системы (Одум, 1975). Однако в нашем примере разнообразие искусственно ограничено рамками восьми видов, а максимально возможная энтропия системы H_{max} составляет 3 бита на особь.

Уровень относительной организации системы можно определить по формуле (Ферстер, 1964)

$$R = 1 - H/H_{max}.$$

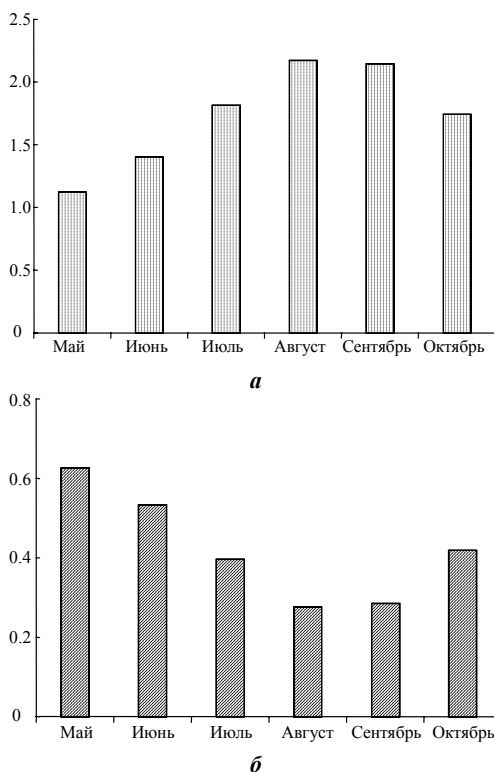


Рис. 5. Динамика информационных показателей количественно-качественной структуры молоди рыб Волгоградского водохранилища в течение первого сезона жизни: *а* – индекс Шеннона, биты; *б* – относительная организация системы

Очевидно, что R равен нулю в случае максимальной неупорядоченности системы. При росте упорядоченности показатель относительной организации увеличивается, приближаясь к 1.

Рассматриваемая количественная структура молоди рыб оценивается наиболее низкой энтропией и высокой относительной организацией в начальный момент существования (рис. 5). В течение летнего сезона неупорядоченность системы растет, достигает своего максимума в августе и к осени начинает снижаться. В противофазе с этим идут изменения R : наименее организованной система оказывается к августу (см. рис. 5, б).

Можно предположить, что разнообразные стохастические процессы, интенсивно действующие на молодое поколение рыб на протяжении наиболее активных летних месяцев вегетационного сезона, приводят к насыщению системы энтропией. Но именно в этот период закладывается основа для своего рода взаимной «притирки» структурных элементов, которая в дальнейшем воплощается в росте организационного уровня системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Реализация репродуктивного потенциала популяций видов рыб, занимающих доминирующее положение в ихтиофауне водохранилища, приводит к тому, что в конце первого сезона жизни нового поколения популяции располагаются в порядке убывания относительной численности их молоди следующим образом: окунь – уклея – густера – плотва – лещ – жерех – судак – берш. Первые пять видов имеют преимущества по сравнению с остальными в плане дальнейшего формирования численности популяций и, следовательно, определяют основные тенденции формирования ихтиофауны водохранилища в целом. Учитывая, что три «определяющих» вида – лещ, густера и плотва – составляют основу рыбных уловов (более 50%), в настоящее время водохранилище можно отнести к «лещёво-густеричному» типу промысловых водоёмов.

В ходе первых месяцев жизни количественная структура поколений разных видов претерпевает существенные изменения, отражающиеся в первоначальном повышении, а затем в снижении энтропийного индекса рассматриваемой многовидовой системы. Это обстоятельство обусловлено, вероятно, действием гомеостатических механизмов, направленных на повышение организации и устойчивости ихтиоценоза в целом.

Показанный в работе подход к систематизации популяций по уровню репродуктивного потенциала путем построения классификационной матрицы, по сути, не является новым. Подобный методический подход на основе анализа таблицы-матрицы находит широкое применение – он заложен, например, в построение известных гомологических рядов Н.И. Вавилова (1967). Данный принцип довольно универсален и может быть использован во многих случаях, когда требуется наглядный системный анализ биологических объектов, их форм, функций и взаимодействий. Однако следует учесть, что структура и содержание матрицы зависят только от задач исследования и рассматриваемого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения в двух томах. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. С. 7 – 61.
- Дюк В.* Обработка данных на ПК в примерах. СПб.: Питер, 1997. 240 с.
- Загора Л.П.* Питание рыб // Рыбохозяйственное освоение и продукционные возможности Волгоградского водохранилища. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1980. С. 106 – 142.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А.* Уровенный режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ // Вопр. ихтиологии. 1972. Т.12, вып.3. С. 411 – 421.
- Коблицкая А.Ф.* Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищ. промышленность, 1981. 208 с.
- Компьютерная биометрика* / Под ред. В.Н. Носова. М.: Изд-во МГУ, 1990. 232 с.
- Кузнецов В.А.* Факторы среды и показатели численности молоди некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1975. Т.15, вып.3. С. 446 – 455.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Миротворцев С.Р.* Оценка урожайности молоди и эффективности ее выживания на первом году жизни в Волгоградском водохранилище // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и перспективы ее использования в рыбоводных целях. Л.: ГосНИОРХ, 1983. Т.199. С. 76 – 83.

Небольсина Т.К., Елизарова Н.С., Абрамова Л.П. Видовой состав ихтиофауны, численность и запасы рыб // Рыбохозяйственное освоение и продукционные возможности Волгоградского водохранилища. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1980. С. 143 – 184.

Небольсина Т.К., Мосияш С.С. Состояние естественного воспроизводства рыб в Волгоградском водохранилище и мероприятия по его улучшению // Результаты эксплуатации Волгоградского водохранилища в опытно-производственном режиме. СПб.: ГосНИОРХ, 1995. Вып. 315. С. 38 – 46.

Нездолый В.К. Покатная миграция молоди рыб в р.Или выше Капчагайского водохранилища // Биологические науки. Алма-Ата: Изд-во Казах. ун-та, 1974. Вып. 7. С. 73 – 81.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Павлов Д.С. Покатная миграция молоди пресноводных рыб // Экологические аспекты поведения рыб. М.: Наука, 1984. С. 5 – 13.

Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П., Островский М.П., Попова И.К. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.

Пахоруков А.М. О покатной миграции молоди рыб в р.Ильдь // Информ. бюл. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. 1976. №30. С. 23 – 26.

Пахоруков А.М. Изучение распределения молоди рыб в водохранилищах и озерах. М.: Наука, 1980. 64 с.

Поддубный С.А. Эколого-гидродинамическое моделирование распределения и поведения молоди рыб в Волгоградском водохранилище // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 1998. С. 122 – 137.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. промышленность, 1966. 376 с.

Расс Т.С., Казанова И.И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М.: Пищ. промышленность, 1966. 42 с.

Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 531 – 537.

Тюрин П.В. Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 395 – 410.

Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере. М.: Финансы и статистика, 1995. 248 с.

Ферстер Г. О самоорганизующихся системах // Самоорганизующиеся системы. М.: Мир, 1964. С. 40 – 45.

Черепанов К.М. Особенности воспроизводства рыбных запасов на Волгоградском водохранилище // Результаты эксплуатации Волгоградского водохранилища в опытно-производственном режиме. СПб.: ГосНИОРХ, 1995. Вып. 315. С. 47 – 60.

Чумаков В.К. Особенности естественного воспроизводства рыб Саратовского водохранилища // Нижняя Волга и ее водохранилища: Тр. Сарат. отд-ния ГосНИОРХ. 1977. Т. 15. С. 53 – 56.

Шашуловский В.А. Современное состояние ихтиоценоза Волгоградского водохранилища // Итоги рыбохозяйственных исследований на Саратовском и Волгоградском водохранилищах. СПб.: ГосНИОРХ, 2000. С. 81 – 98.

Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 782 с.

Яковлева А.Н. Естественное воспроизводство рыб в Волгоградском водохранилище // Тр. Сарат. отд-ния ГосНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 107 – 128.