Том CXXVIII | Труды Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) | 1978

УДК 597.08+597—113.4

НЕКОТОРЫЕ СПОСОБЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЙ РОСТА БЕРТАЛАНФИ

А. И. Барыбина

В теории рыболовства большое значение приобретают вопросы роста рыб. Исследования роста и способы математического описания его необходимы при оценке запасов промысловых рыб и разработке рациональных режимов эксплуатации этих запасов. Например, в математическую модель промысловой популяции рыб, развитую Бивертоном и Холтом [6], входят уравнения роста Берталанфи [7], описывающие изменение длины и массы с возрастом.

Вопросами математического описания роста занимаются с прошлого века [4, 8]. Исследований по этому вопросу очень много, особенно по росту рыб, поскольку именно «для рыб, раньше чем для прочих позвоночных, были разработаны методики определения возраста и ретроспективной оценки темпа роста особей» [3], однако общей теории роста до сих пор не существует.

Наиболее часто применяют для описания роста рыб уравнение Берталанфи [7] вида

$$l(t)=L(1-e^{-k(t-t_0)}); \qquad (1)$$

где L — дефинитивная длина животного;
k — константа, характеризующая скорость изменения длины;
t_0 — константа, указывающая момент времени, когда длина животного была равна 0.

Это частный случай более общего уравнения, получаемого путем интегрирования основного дифференциального уравнения Берталанфи:

$$\frac{dw}{dt}=H_s-kw, \qquad (2)$$

где H, k — константы;
w — масса;
S — некоторая поверхность тела.

В основу этого уравнения было положено предположение о том, что прирост массы организма происходит в результате двух противоположно-направленных процессов: анаболизма (синтез вещества) и катаболизма (распад вещества). Анаболизм, по Берталанфи, пропорционален поверхности тела (S), катаболизм — пропорционален массе тела (W).

Берталанфи принял следующие зависимости: для массы тела —

$$w=pl^3, \qquad (3)$$

где p — константа;
для поверхности тела, участвующей в анаболизме —

$$S=ql^2, \qquad (4)$$

где q — константа.

В результате уравнение (2) приняло тот вид, в котором оно наиболее часто используется до настоящего времени

$$\frac{dw}{dt} = Nw^{\frac{2}{3}} - kw, \tag{5}$$

где N, k — константы.

Это дифференциальная форма уравнения весового роста, откуда путем интегрирования получается уравнение весового роста

$$w(t) = \left(\frac{N}{k}\right)^3 [1 - e^{-\frac{k}{3}(t-t_0)}]^3 = W[1 - e^{-k(t-t_0)}]^3, \tag{6}$$

где w — дефинитивная масса.

Сформулированные выше теоретические концепции Берталанфи были подвергнуты серьезной критике многими исследователями роста, однако введенное Берталанфи уравнение (5) большинством ученых было признано пригодным для математического описания роста, так же как и более общее, введенное Тейлором [10],

$$\frac{dw}{dt} = Nw^{\frac{a}{b}} - kw,$$

которое предполагает более общие закономерности, чем равенства (3) и (4), в частности:

$$w = pl^b. \tag{7}$$

Уравнение линейного роста в предложениях Тейлора и при $a < b$ будет иметь вид:

$$l(t) = L[1 - e^{-k\frac{b-a}{b}(t-t_0)}]^{\frac{1}{b-a}} = L[1 - e^{-k(t-t_0)}]^{\frac{1}{b-a}}, \tag{8}$$

весового роста

$$w(t) = W[1 - e^{-k\frac{b-a}{b}(t-t_0)}]^{\frac{b}{b-a}} = W[1 - e^{-k(t-t_0)}]^{\frac{b}{b-a}}. \tag{9}$$

Для определения параметров уравнений роста Берталанфи (1), (6), (8), (9) разработано несколько методов, предполагающих, что известны длины (массы) рыб соответствующих возрастов $\{l_i, t_i\}$ или $\{w_i, t_i\}$.

Первый, графический способ был применен Фордом [9] для определения параметров уравнения линейного роста вида (1). Затем в более общем виде этот метод развивал Вальфорд [12]. Суть их метода заключается в том, что уравнение линейного роста (1) для момента времени $t + T$, где T — интервал изменения времени, может быть преобразовано в следующее:

$$l(t+T) = L(1 - e^{-k}) + e^{-kT}\, l(t) = \xi + \eta\, l(t), \tag{10}$$

т. е. длина в момент времени $t + T$ является линейной функцией длины в момент времени t.

После проведения графическим или иным способом прямой линии (10) определение параметров уравнения Берталанфи (1) не составляет труда.

Для определения параметров уравнения весового роста Берталанфи (6) используется аналогичный способ, но при этом надо знать еще и связь массы с длиной, т. е. использовать равенства (3), или (7).

Метод Форда-Вальфорда достаточно прост, позволяет обойтись без вычислительной техники и потому употребляется чаще других. Однако он годится для определения параметров уравнений Берталанфи линейного и весового роста при выполнении условия

$$b-a=1, \tag{11}$$

так как только в этом случае линейный рост будет описываться функцией (1), а не более общей S-образной (8). Кроме того, измерения $\{l_i,\ t_i\}$, либо $\{w_i,\ t_i\}$ должны быть проведены через **равные** промежутки времени T.

Значительный вклад в развитие теории роста внес крупный советский биолог Г. Г. Винберг [2], который установил связь между скоростью роста и энергетическими затратами на обмен. В результате появился еще один способ определения параметров уравнения весового роста (9) в более общем виде без ограничения (11), который, однако, требует знания показателя степени в зависимости обмена от массы тела.

С внедрением вычислительной техники в практику рыбохозяйственных исследований получили распространение методы, в которых параметры определяются с помощью метода наименьших квадратов [5, 11].

Методы, предположенные Алленом, Томлинсоном и Абрамсоном [5, 11], так же как и методы Форда-Вальфорда и способ Винберга, требуют данных о длине, массе и возрасте, которые не всегда имеются. Иногда (например, при лабораторных наблюдениях за ростом) проще измерять линейные и весовые приросты одноразмерных особей, т. е. иметь дело с вариационными рядами

$$\left\{\left(\frac{\Delta l}{\Delta t}\right)_i,\ l_i\right\};$$
$$\left\{\left(\frac{\Delta w}{\Delta t}\right)_i,\ w_i\right\}. \tag{12}$$

Зависимость $\frac{\Delta l}{\Delta t}\left(\text{или } \frac{\Delta w}{\Delta t}\right)$ от l (w) может быть получена дифференцированием уравнений (8) и (9).

При
$$y=\begin{cases}\dfrac{\Delta l}{\Delta t}\\[2ex] \dfrac{\Delta w}{\Delta t}\end{cases},\quad x=\begin{cases} l\\ w\end{cases},$$

такая зависимость будет иметь вид

$$y=ax^m-bx, \tag{13}$$

где a, b, m — константы.

Параметры уравнения (13) могут быть найдены с помощью метода наименьших квадратов. Алгоритм определения этих параметров содержит три уравнения:

$$\sum_{i=1}^{n} y_i x_i \sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1} \sum_{i=1}^{n} x_i^{2m} \ln x_i - \sum_{i=1}^{n} y_i x_i^m \sum_{i=1}^{n} x_i^2 \sum_{i=1}^{n} x_i^{2m} \ln x_i -$$
$$-\sum_{i=1}^{n} x_i^{2m} \sum_{i=1}^{n} y_i x_i \sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1} \ln x_i + \sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1} \sum_{i=1}^{n} y_i x_i \sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1} \ln x_i -$$
$$-\sum_{i=1}^{n} y_i x_i^m \ln x_i \left(\sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1}\right)^2 + \sum_{i=1}^{n} y_i x_i^m \ln x_i \sum_{i=1}^{n} x_i^{2m} \sum_{i=1}^{n} x_i^2 = 0. \tag{14}$$

$$a=\frac{\sum_{i=1}^{n} x_i y_i \sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1}-\sum_{i=1}^{n} x_i^2 \sum_{i=1}^{n} y_i x_i^m}{\left(\sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1}\right)^2-\sum_{i=1}^{n} x_i^{2m} \sum_{i=1}^{n} x_i^2}; \tag{15}$$

$$b=\frac{\sum_{i=1}^{n} x_i^m \sum_{i=1}^{n} x_i y_i-\sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1} \sum_{i=1}^{n} x_i^m y_i}{\left(\sum_{i=1}^{n} x_i^{m+1}\right)^2-\sum_{i=1}^{n} x_i^{2m} \sum_{i=1}^{n} x_i^2}. \tag{16}$$

Первое уравнение допускает решение численными методами. Зная параметры уравнения (13), легко найти параметры уравнений (8) и (9).

Алгоритм, описанный уравнениями (14), 15), (16), достаточно трудоемок и требует машинного счета, как и методы, предложенные Томлинсоном, Абрамсоном и Алленом.

Можно, однако, в случае, когда линейный рост описывается уравнением (1), чаще всего применяемым в практике рыбохозяйственных исследований, предложить совсем простой способ вычисления параметров этого уравнения. Тогда дифференциальная форма уравнения (1) будет представлять собой линейное уравнение

$$\frac{dl}{dt}=kL-kl=\alpha+\beta l. \tag{17}$$

При наличии данных в виде системы (12) легко построить такое линейное уравнение [1].

Параметры искомого уравнения линейного роста (1) при $l(0)=0$ определяются по формулам:

$$L=-\frac{\alpha}{\beta},$$

$$k=-\beta.$$

Методы исследования линейных уравнений регрессии типа (17) достаточно развиты, с их помощью могут быть определены ошибки некоторых параметров уравнений линейного и весового роста, что очень важно для оценки степени аппроксимации данных уравнениями роста Берталанфи. Предложенный метод также позволяет оценить правомерность описания линейного роста уравнением (1), а не более общим уравнением (8). При рыбохозяйственных исследованиях уравнение (1) применяется очень часто, однако о соответствии его имеющимся данным судят «на глазок» — по степени разброса точек около теоретической кривой. Никаких попыток оценить ошибки параметров уравнений роста мы не встречаем. Объясняется это тем, что ничего не известно о законах распределения параметров. Выяснение этих законов — специальная математическая задача, которая, по-видимому, еще не решена.

Таким образом, в настоящее время существуют в целом удовлетворяющие ихтиологов и гидробиологов способы математического описания роста морских организмов, из которых наиболее распространенным является уравнение роста Берталанфи, имеющее небольшое число параметров и хорошо описывающее чаще всего встречающийся S-образный рост. Разработано несколько способов вычисления параметров уравнений роста Берталанфи, которые не дублируют друг друга, требуют использования ЭВМ или позволяют обойтись традиционными средствами вычислений. В руках ученых имеется неплохой математический аппарат для исследования роста. Однако в большинстве работ по росту пока ограничиваются просто получением уравнения роста Берталанфи какого-либо объекта объединением данных за ряд лет. Изредка делается попытка сравнить между собой параметры таких уравнений для различных видов рыб, либо для одного вида из различных ареалов обитания. Как правило, эти сравнения проводятся очень грубо без вероятностно-статистической оценки достоверности различия параметров. Но в настоящее время рыбохозяйственная наука находится на той стадии развития, когда требуется не просто указать, что рост данного вида в определенный год был замедлен или ускорен в результате влияния таких-то факторов среды, а точно определить влияние каждого из факторов. Количественная мера факторов среды должна входить в уравнение роста. Очевидно, для такого рода исследований к экспериментальному материалу должны предъявляться более высокие требования, чем раньше. Нужен тонкий эксперимент, максимально приближенный к полевым условиям, в котором тем не менее можно разделить влияние факторов. При обработке результатов такого эксперимента наиболее пригодными окажутся предложенные нами методы, поскольку с их помощью обсчитываются именно линейные и весовые приросты.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барыбина И. А., Некрасова М. Я., Спичак С. К. Определение статистическими методами коэффициентов роста Берталанфи для азовских моллюсков Cerastoderma lamarcki и Parvicardium exiguum. Сб. «Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе», Л., 1975, с. 99—102.

2. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. Усп. совр. биол., 1966, 61, 2, с. 274—293.

3. Мина М. В. Рост рыб. ВИНИТИ. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных, 1973, т. 4, с. 5—70.

4. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. «Рост животных», М., Биомедгиз, 1935.

5. Allen, K. R. A method of fitting growth curves of the von Bertalanffy type to observed data. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23 (2), 1966, 163—179.

6. Beverton, R. J. H., Holt, S. J. On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. ser. 11, 1957, 19.

7. Bertalanffy, L. von. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II). Human. Biol. 10, No. 2, 1938, 181—213.

8. Brody, S. Growth and development (with special reference to domestic animals). III. Growth rates, their evaluation and significance. Univ. Missouri Agric. Exp. Stat. 97, 1927, 5—70.

9. Ford, E. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924—1933. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 19, 1962, 305—381.

10. Taylor, C. C. Growth equations with metabolic parameters. J. du Conseil. 27, 3, 1962, 270—286.

11. Tomlinson, P. K., Abramson, N. J., Fitting L. Von Bertalanffy growth curve by least squares including tables of polynominals. Fish. Bull. 116, 1961, 3—69.

12. Walford, L. A. A new graphical method of describing the growth of animals. Biol. Bull. 135, 1946, 141—147.

Some ways of the determination of parameters from the Bertalanffy growth equations

Barybina I. A.

SUMMARY

The existing methods of determination of parameters from the Bertalanffy growth equations which require knowledge of lengths, weights and age of specimens from the fish populations investigated are briefly analysed. In case when it is difficult to make age determination two new methods of finding parameters from the Bertalanffy growth equations mithout knowing ages of specimens are suggested. These methods require data on increments of specimens of the same size. They are very useful for treatment data from growth experiments.