

УДК 574.583:574.633

**ПРИМЕНЕНИЕ КРИТЕРИЯ ХИ-КВАДРАТ ДЛЯ ОЦЕНКИ
КОНТИНУАЛЬНОСТИ РЕЧНЫХ СООБЩЕСТВ
НА ПРИМЕРЕ ФИТОПЛАНКТОНА**

В. А. Габышев¹, А. Б. Новаковский²

¹*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск*

²*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар*

E-mail: v.a.gabyshev@ibpc.ysn.ru

Предложен метод, позволяющий оценить изменения структуры речных сообществ от истока к устью (речной континуум). На примере сообществ фитопланктона трех крупных рек Восточной Сибири показано применение данного метода для выделения участков рек с нарушением градиентного изменения флористической и ценотической структуры планктона. Метод основан на сравнении количества видов и численности разных таксономических групп гидробионтов при помощи критерия хи-квадрат (χ^2) и его модификации – коэффициента фи (ϕ).

Ключевые слова: речной континуум, фитопланктон, количество видов, численность, критерий хи-квадрат, коэффициент фи, крупные реки, Восточная Сибирь.

ВВЕДЕНИЕ

Особенности биологической организации речных экосистем нашли выражение в концепции речного континуума (КРК), описывающей их функционирование. Как известно, КРК основана на теории энергетического равновесия и предлагает продольное речное зонирование с использованием отношений продукции организмов разных трофических групп (Vannote et al., 1980). При перемещении водной массы реки от истока к устью происходит закономерная смена условий среды обитания водных организмов, что отражается не только на функционировании сообществ, но и на их таксономической и ценотической структуре. На примере рек России отечественными исследователями показаны особенности, подтверждающие основные черты речного континуума, а также ряд примеров его нарушения (Богатов, 1994; Крылов, 2005; Комулайнен, 2007; Барышев и др., 2011; Зубарев, 2009). Однако, на наш взгляд, существует потребность в строгом критерии, позволяющем выразить и наглядно представить различия, появляющиеся в структуре речных сообществ при нарушениях их континуальности. Одним из таких способов оценки является критерий хи-квадрат (Лакин, 1990; Ракицкий, 1973; Pearson, 1900). За счет своей универсальности, простоты реализации и отсутствию дополнительных требований к форме распределения исходных данных этот критерий получил широкое распространение в самых различных областях науки: педагогике, психологии, социологических науках, экономике, биомедицинских исследованиях. Однако в биологии и экологии он используется редко. Вероятно, это связано с незнанием специалистами возможностей и принципов работы этого критерия.

Цель работы – показать на примере трех крупных рек Восточной Сибири применение критерия хи-квадрат для выделения речных участков с нарушением континуальности сообществ фитопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб. Материалом послужили сборы фитопланктона на трех крупных реках Восточной Сибири: Яна, Вилюй и Кольма. Исследование основано на сборах, выполненных в летнюю межень (июнь – август) в период максимальной вегетации фитопланктона в 2009–2010 гг. Собрано 236 планктонных альгологических проб как в прибрежной зоне, так и по фарватеру из поверхностного горизонта воды (0–0,3 м). Образцы для изучения количественного развития фитопланктона объемом 1,5 л концентрированы на мембранных фильтрах «Sartorius» (диаметр пор 1,2 мкм) путем фильтрации под избыточным давлением при помощи устройства собственной конструкции для сгущения фитопланктона (Габышев, 2009). Отбор проб на качественный состав произведен планктонной сетью Апштейна (фильтровальная ткань «Sefar nitex», размер ячеек 30 мкм).

Камеральная обработка материала. Микроскопирование препаратов выполнено с помощью

микроскопа Olympus BH-2. Подсчет численности клеток водорослей осуществлен на счетной камере Нажотта объемом $0,01 \text{ см}^3$.

Краткая характеристика исследованных рек. Река Вилюй – самый крупный левый приток р. Лены длиной 2650 км, площадь бассейна 454 тыс. км². Протекает в широтном направлении по Среднесибирскому плоскогорью, в нижнем течении – по Центральноякутской равнине (рис. 1). Верхнее течение р. Вилюй от истока до устья р. Чиркуо (протяженность около 900 км) носит горный характер, расположено в зоне северной тайги и притундровых лесов. Вилюйское водохранилище – крупный искусственный водоем протяженностью 467 км, площадь водного зеркала 2170 км², объем 36 км³. Средняя ширина составляет 4,6 км, наибольшая – 20 км, глубина у плотины достигает 80 м. Светлинское водохранилище – второе в вилюйском каскаде ГЭС, относительно небольшое по размеру, его длина 138 км, наибольшая глубина 50 м, ширина – до 900 м, емкость – около 1 км³. В верхней зоне водохранилища в 20–30 км ниже плотины Вилюйской ГЭС скорость течения составляет 0,8–1,5 м/с, далее оно замедляется. Средний участок р. Вилюй длиной 653 км расположен от плотины Светлинской ГЭС до устья р. Марха. Скорость течения на этом участке 1,0–1,4 м/с и лишь непосредственно ниже плотины ГЭС – 1,7 м/с. Ширина русла достигает 600 м, острова редки. Берега и дно сложены преимущественно галькой. Ниж-

ний участок – от впадения р. Марха до устья – длиной 516 км. Ширина русла изменяется от 300 м до 2,5 км, есть песчаные острова, косы и отмели. В сложении берегов и русла, начиная от устья р. Марха, наряду с галькой появляется значительная примесь песка; ниже пос. Верхневилуйск грунты песчаные.

Колыма – крупная река арктического бассейна Северо-Восточной Сибири (длина – 2600 км, площадь бассейна – 665 тыс. км²), берет начало в отрогах хр. Черского и впадает в Восточно-Сибирское море. Сток р. Колымы зарегулирован, функционирует Колымская ГЭС. Исследован участок реки от мостового перехода автотрассы «Тенька» через верховья р. Колымы до устья р. Анюй (2010 км) (см. рис. 1). На основе гидрологических и гидрографических особенностей исследованная часть реки условно разделена на шесть участков. Участок А начинается от мостового перехода автотрассы «Тенька» через верховья р. Колымы и простирается до начала верхней зоны Колымского водохранилища. Протяженность участка 167 км. Река здесь протекает по Нерскому плоскогорью, имеет извилистое русло со множеством рукавов. Ее глубина меняется от 1 м на перекатах до 3 м на плесах. Скорость течения 1,0–1,5 м/с. Прозрачность воды р. Колымы на этом участке меняется от 1,5 до 2,1 м. Берега реки и дно русла сложены главным образом галькой. Участок В длиной 134 км, это, собственно, Колымское водохранилище. На этом участке

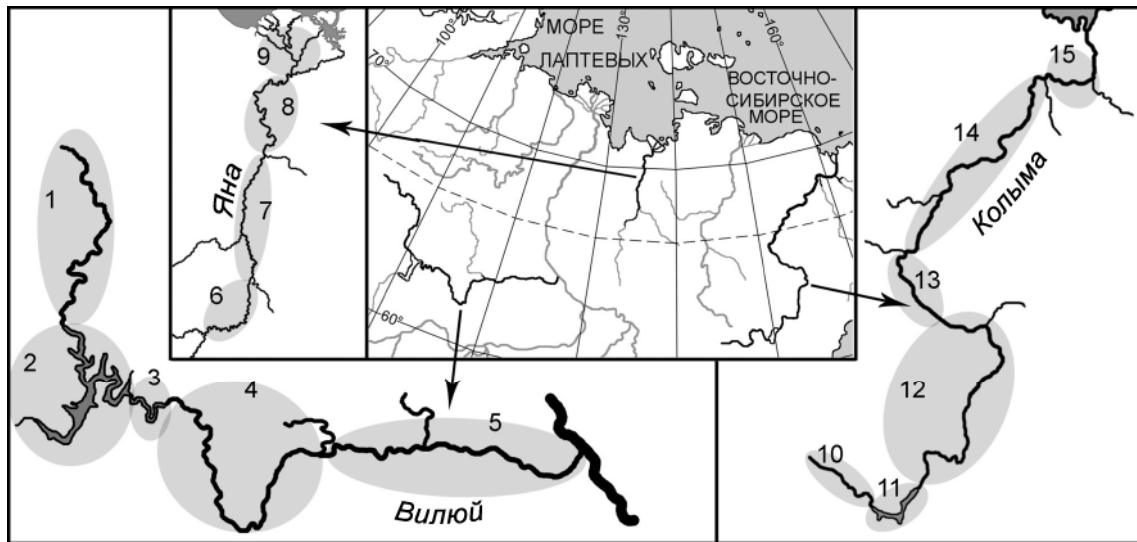


Рис. 1. Географическое положение исследованных рек и выделенные речные участки. Река Вилюй: 1 – верхнее течение, 2 – Вилюйское водохранилище, 3 – Светлинское водохранилище, 4 – среднее течение, 5 – нижнее течение; река Яна: 6 – верхнее течение, 7 – среднее течение, 8 – нижнее течение, 9 – дельта; река Колыма: 10 – участок А, 11 – участок В (Колымское водохранилище), 12 – участок С, 13 – участок D, 14 – участок Е, 15 – участок F

Fig. 1. The geographic location of rivers researched and distinguished river sections. Vilyui River: 1 – upper section, 2 – Vilyuiskoe Reservoir, 3 – Svetlinskoe Reservoir, 4 – middle section, 5 – lower section; Yana River: 6 – upper section, 7 – middle section, 8 – lower section, 9 – delta; Kolyma River: 10 – section A, 11 – section B (Kolymskoe Reservoir), 12 – section C, 13 – section D, 14 – section E, 15 – section F

р. Колымы долина сужается, переходя в ущелье. Берега сложены песком, крупной и мелкой галькой. Глубина Колымского водохранилища меняется от 4,5 м в верхней зоне до 110 м у плотины ГЭС. Объем водохранилища 14,5 км³, площадь зеркала 440 км². Прозрачность воды по диску Секки 2,0–2,7 м, течение практически отсутствует. Участок С длиной 728 км – от нижнего бьефа плотины Колымской ГЭС до с. Ороёк. Река на этом участке протекает по горной стране, долина здесь вновь расширяется. Русло, изобилующее отмелями и перекатами, разбивается на рукава и протоки. Берега и дно сложены преимущественно галькой. Скорость течения меняется от 0,4 м/с на плесах до 2,1 м/с на перекатах. Прозрачность воды составляет 0,8–4,0 м и повышается от верхней границы участка к нижней. Участок D длиной 253 км – от с. Ороёк до устья р. Ожогина. Русло реки разбито на протоки множеством островов, количество отмелей и перекатов уменьшается. Берега и дно сложены преимущественно галькой, в нижней части участка отмечена большая примесь песка. Скорость течения остается высокой и меняется от 0,3 до 2,1 м/с. Прозрачность воды р. Колымы на этом участке 2,7–3,5 м. Участок E длиной 599 км – от устья р. Ожогина до устья р. Омолон. На этом участке р. Колыма выходит на обширную Колымскую низменность с большим количеством озер и болот. В пределах низменности река протекает вдоль Юкагирского плато. Таким образом, левая часть бас. р. Колымы на этом участке низкая, сложена аллювиальными отложениями, правая часть – высокая, гористая. Острова редки, река течет преимущественно единым руслом. Берега и дно песчано-илистые с примесью гальки. Скорость течения на этом участке снижается и не превышает 1,1 м/с, составляя в среднем 0,8 м/с. Прозрачность воды р. Колымы меняется от 1,6 до 2,7 м. Участок F длиной 129 км – от устья р. Омолон до устья р. Анюй. Левая часть бассейна реки остается, как и на участке E, низкой и заболоченной, правая – гористая. Острова редки, берега топкие, илистые. Скорость течения еще сильнее снижается и составляет в среднем 0,4 м/с. Прозрачность воды меняется от 1,4 до 3,0 м.

Яна – крупная река арктического бассейна Восточной Сибири, ее длина 872 км, площадь бассейна 238 тыс. км². Река Яна образована слиянием рр. Дулгалаха и Сартанга. При впадении в море Лаптевых р. Яна формирует дельту, площадь которой 10,2 тыс. км². Исследован участок реки протяженностью 764 км – от пос. Верхоянск до протоки Главное Русло в дельте (см. рис. 1). В соответствии с морфометрией русла река условно разделена на четыре участка. На верхнем участке (от пос. Верхоянск до устья р. Адычи) длиной 230 км река протекает по Верхоянской впадине, ее русло здесь сильно меандрирует, острова ред-

ки. Берега и дно образованы песком и илистыми отложениями. Скорость течения 0,8–1,0 м/с, перед впадением р. Адычи скорость течения увеличивается на перекатах до 2 м/с. Прозрачность воды по диску Секки 0,04–0,12 м. Средний участок р. Яны длиной 231 км – от устья р. Адычи до устья р. Джанкы. Скорость течения здесь возрастает до 1,2–1,4 м/с. После впадения р. Адычи меандры заканчиваются, в русле р. Яны появляется большое количество островов и отмелей, берега и дно чаще сложены галькой. Река здесь выходит на Янское плоскогорье и огибает отроги хр. Черского. Прозрачность воды на этом участке увеличивается до 0,7 м. Нижний участок – от устья р. Джанкы до с. Казачьего, длиной 240 км. В нижнем течении р. Яна во многом сохраняет характерные особенности предыдущего участка. Протекает по Янскому плоскогорью, а в нижней части описываемого участка прорывает сочленение цепей хребтов Кулар и Полоусный. Отличие от предыдущего участка – значительное сокращение островов и отмелей. Берега и дно по-прежнему сложены преимущественно галькой. В нижней части данного участка горы заканчиваются, река вступает в область рыхлых отложений четвертичного периода, представляющих собой тонкий песчано-илистый материал, включающий линзы ископаемого льда (Yates, 1934). Река Яна протекает здесь по Яно-Индибирской низменности, где находится граница леса и начинается зона тундры. Прозрачность воды сохраняется примерно на том же уровне, что и на предыдущем участке реки – 0,6–0,7 м, а скорость течения снижается – 1,0–1,2 м/с. Дельтовый участок длиной 63 км от с. Казачьего до протоки Главное Русло целиком расположен в пределах Яно-Индибирской низменности, в тундровой почвенно-растительной зоне. Берега и дно илистые, с частыми обнажениями многолетнемерзлых грунтов. Скорость течения реки значительно снижается (0,4–0,8 м/с). Прозрачность воды увеличивается до 0,9 м.

Материалы о флористической и ценотической структуре фитопланктона. Флористические и ценотические данные о фитопланктоне исследованных рек представлены в наших публикациях (Габышев, Габышева, 2010, 2011, 2013). Они посвящены изучению пространственной структуры планктонных сообществ водорослей. Источником сведений о флористической структуре планктона верхнего течения р. Вилной и Вилюйского водохранилища послужила работа И. И. Васильевой и П. А. Ремигайло (1982).

Методика расчета критерия хи-квадрат. Критерий хи-квадрат (критерий согласия Пирсона, критерий соответствия), предложенный К. Пирсоном (Pearson, 1900), изначально использовался для проверки гипотез о соответствии накопленных фактических данных некоторому (заранее известному) теоретическому закону рас-

пределения. В настоящее время наряду с классическим применением исследователи предлагают использовать критерий хи-квадрат для оценки сопряженности между признаками (Бакаева, Щенников, 2011; Дегтева, Новаковский, 2012) и сравнения равенства долей, т. е. соотношения числа элементов, вошедших в разные классы (Гржибовский, 2008). Отметим, что этот критерий не накладывает каких-либо ограничений на форму распределения исходных данных, тем не менее для его корректной работы необходимо соблюдать несколько условий: первое – выборка должна быть большой по размеру, другими словами, сумма всех значений в таблице частот (N) должна быть не менее 30–50; второе – в каждой клетке таблицы частот должно стоять число больше 5, в противном случае необходимо использовать поправку Йетса на непрерывность (Yates, 1934; Ракицкий, 1973; Лакин, 1990).

Для достижения поставленной в исследовании задачи целесообразно применить последний подход, т. е. попарно сравнить флористическую и ценотическую структуры сообществ разных участков рек, выраженные как число видов и численность определенных таксономических групп фитопланктона.

Принципиальным отличием этого подхода от классического является отсутствие теоретических частот (полученных из теоретического закона распределения), поскольку для всех участков мы имеем дело с фактическими данными, полученными в ходе исследований. Поэтому для использования критерия хи-квадрат необходимо искусственно построить некие теоретические частоты, с которыми потом будет проходить сравнение. Теоретические частоты строятся на основе фактических данных, но **в предположении, что различий между участками нет**. Критерий хи-квадрат применяется для сравнения фактических и рассчитанных теоретических частот. Чем больше разница между двумя наборами частот, тем сильнее выражено отличие между сравниваемыми участками реки. Плавное нарастание различий между парами участков по мере их взаимного удаления с продвижением от истока к устью свидетельствует о наличии континуума, резкое изменение структуры сообществ фитопланктона говорит о его нарушении.

Основой для расчета критерия хи-квадрат является табли-

ца частот, в которой содержится информация о количестве встреч исследуемых объектов в разных классах. В качестве примера рассмотрим сравнение двух участков р. Вилюй – верхнее течение и Светлинское водохранилище (табл. 1) – по количеству видов четырех ведущих отделов фитопланктона. Следует отметить, что данные в табл. 1 надо понимать не просто как число видов, а как частоты их встреч, чем обусловлен и принцип расчета их суммы для двух участков.

Определение теоретических частот начинается с расчета сумм фактических частот по строкам (отделам фитопланктона) и столбцам (сравниваемым участкам), также определяется общая сумма всех частот – N . Зная N (в нашем случае $N = 327$) и суммы по участкам (соответственно 194 и 133) (см. табл. 1), определяем доли по отношению к общей сумме частот, которые занимают сравниваемые участки: $p_1 = 194/327 = 0,593$, $p_2 = 133/327 = 0,407$. Исходя из найденных значений p_1 и p_2 , определяем теоретические частоты для каждой строки таблицы по отдельности. Так, для Cyanophyta сумма по строке равна 30, отсюда первому участку (верхнее течение р. Вилюй) соответствует частота $30 \cdot 0,593 = 17,79$, второму участку (Светлинское водохранилище) – $30 \cdot 0,407 = 12,21$. Аналогично определяются теоретические частоты для всех остальных строк табл. 1.

Видно, что суммы частот по строкам и столбцам табл. 1 и 2 остались неизменными, однако

Таблица 1. Количество видов ведущих отделов фитопланктона двух участков р. Вилюй (фактические частоты)

Table 1. Number of species of the leading phytoplankton phyla of two Vilyui River sections (actual frequencies)

Отдел	Верхнее течение	Светлинское ВДХР	Сумма фактических частот
Cyanophyta	20	10	30
Bacillariophyta	100	64	164
Chlorophyta	61	46	107
Chrysophyta	7	4	11
Другие	6	9	15
Сумма	194	133	327

Таблица 2. Теоретические частоты ведущих отделов фитопланктона сравниваемых участков р. Вилюй

Table 2. Theoretical frequencies of the leading phytoplankton phyla of compared Vilyui River sections

Отдел	Верхнее течение	Светлинское ВДХР	Сумма теоретических частот
Cyanophyta	17,79	12,21	30
Bacillariophyta	97,252	66,748	164
Chlorophyta	63,451	43,549	107
Chrysophyta	6,523	4,477	11
Другие	8,895	6,105	15
Сумма	194	133	327

теперь (табл. 2) соотношение числа видов, относящихся к разным группам фитопланктона, для двух участков совпадает и в точности соответствует долям p_1 и p_2 . Другими словами, теоретические частоты показывают, какое было бы соотношение видов в разных отделах при полном отсутствии различий во флористической структуре двух сравниваемых участков.

После определения теоретических частот необходимо оценить, насколько фактические частоты (см. табл. 1) отличаются от их теоретического представления (см. табл. 2). Для этого используется критерий хи-квадрат. Он вычисляется по формуле:

$$\chi^2 = \sum \frac{(f - f')^2}{f'} \quad (1)$$

где f – фактические частоты, f' – теоретические. В нашем случае

$$\chi^2 = \frac{(20 - 17,79)^2}{17,79} + \frac{(10 - 12,21)^2}{12,21} + \dots + \frac{(9 - 6,105)^2}{6,105} \approx 3,499.$$

Понятно, что если фактические и теоретические частоты полностью совпадают, то их разности ($f - f'$) равны 0, и, следовательно, значение самого критерия тоже равно 0. Чем сильнее различие между частотами, тем большей становится величина критерия хи-квадрат. Для оценки степени его отличия от нуля используется уровень значимости.

Перед расчетом уровня значимости необходимо ввести понятие числа степеней свободы (df), которое в общем виде определяется как число сравниваемых классов минус количество накладываемых на них ограничений. Для задачи сравнения долей, где исходные данные представлены в виде таблицы, число степеней свободы определяется как произведение (число колонок – 1) × (число строк – 1). В нашем случае число столбцов таблицы – 2, колонок – 5. Таким образом $df = (2 - 1) \times (5 - 1) = 4$.

Возможны два пути для оценки значения хи-квадрат. Первый – использовать статистические таблицы. Специалист задает некий уровень значимости, который он считает приемлемым для принятия решения. Затем, зная число степеней свободы, можно из статистических таблиц найти критическое значение хи-квадрат. Если полученное на практике значение оказывается выше критического, то можно говорить о наблюдающихся различиях на заданном уровне значимости. Если значение меньше критического, то делается вывод о недоказанности различий. В нашем примере $df = 4$, отсюда критическое значение для уров-

ня значимости в 5% будет равно 9,49, а для 1% – 13,28 (Ракицкий, 1973). Поскольку полученное нами значение $\chi^2 = 3,499$ ниже пороговых, следовательно, различия флористической структуры двух рассматриваемых участков р. Вилюй не доказаны.

Второй путь – оценить уровень значимости напрямую, опираясь на полученные ранее значения. Для этого, например, можно воспользоваться функцией Microsoft Excel «ХИ2РАСП (a, b)», где a – рассчитанное значение критерия хи-квадрат, b – число степеней свободы. Полученные значения вновь надо сравнить с разумным уровнем значимости (обычно используют 5 или 1%). Для наших данных точный уровень значимости составил 0,478. Это значение больше 0,05 (5%), что также говорит о недоказанности различий между участками по видовому составу фитопланктона.

Однако для сравнения ценотической структуры планктонных сообществ на основе данных по численности применение критерия хи-квадрат оказывается затрудненным, поскольку его значение возрастает при равномерном увеличении всех частот сравниваемых распределений, что напрямую следует из формулы его расчета:

$$\begin{aligned} \sum \frac{(nf - nf')^2}{nf'} &= \sum \frac{n^2(f - f')^2}{nf'} = \\ &= \sum \frac{n(f - f')^2}{f'} = n \sum \frac{(f - f')^2}{f'} = n\chi^2. \end{aligned} \quad (2)$$

Иными словами, увеличение всех частот в сравниваемых выборках пропорционально в n раз увеличивает значение критерия в те же n раз. А поскольку число сравниваемых классов и число степеней свободы остается неизменным, то уровень значимости уменьшается. Следовательно, для больших значений фактических частот критерий хи-квадрат принимает заведомо высокие значения, соответственно уровень значимости стремится к нулю. Так как численность фитопланктона измеряется десятками тысяч клеток на литр речной воды, то даже самые небольшие различия в долях приводят к статистически значимым различиям на уровне 1% и ниже, а полученные результаты оказываются не пригодны для интерпретации.

Для уменьшения этого эффекта необходимо нормировать полученные значения критерия хи-квадрат на общий объем выборки – N . Одним из таких нормированных коэффициентов является коэффициент V-Крамера (Шитиков и др., 2003):

$$V = \sqrt{\frac{\chi^2}{N(k-1)}} \quad (3)$$

где N – общее количество измерений, $k = \min$ (число столбцов, число строк в таблице). В на-

шем случае, когда сравниваются пары участков, т. е. количество столбцов всегда равно 2, коэффициент V-Крамера вырождается в коэффициент фи (ϕ):

$$\phi = \sqrt{\frac{\chi^2}{N}} \quad (4)$$

Таблица 3. Пороговые значения для коэффициентов ϕ и V-Крамера (цит. по Гржибовский, 2008)

Table 3. Threshold values for the ϕ and V-Cramer coefficients (after Гржибовский, 2008)

Значение критериев ϕ и V-Крамера	Сила взаимодействия
Меньше 0,1	Несущественная
0,1–0,19	Слабая
0,2–0,39	Средняя
0,4–0,59	Относительно сильная
0,6–0,79	Сильная
0,8–1,0	Очень сильная

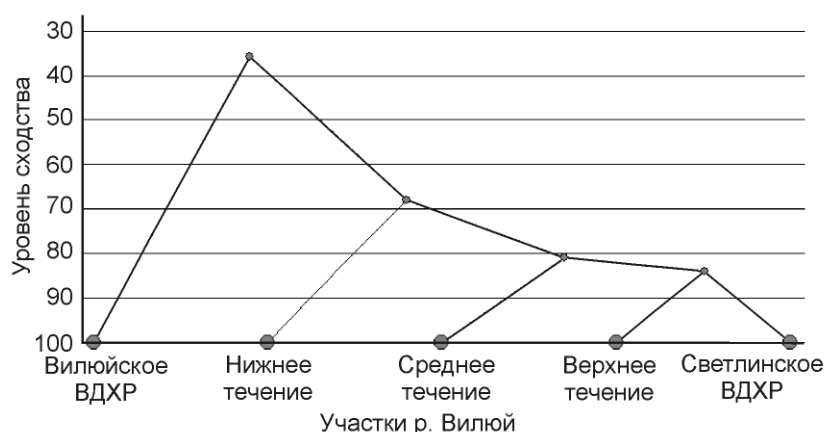


Рис. 2. Дендрограмма сходства флористической структуры фитопланктона участков р. Вилюй. Уровень сходства определялся как разность максимального значения критерия хи-квадрат с текущим: $\max(\chi^2) - \chi^2$

Fig. 2. The similarity dendrogram for the phytoplankton floristic structure of different Vilyui River sections. The similarity level was defined as the difference between the maximum value of the chi-square test with the current: $\max(\chi^2) - \chi^2$

Таблица 4. Результаты расчета критерия хи-квадрат (над диагональю) и его уровня значимости (под диагональю) для флористической структуры участков р. Вилюй (число степеней свободы $df = 4$)

Table 4. The results of calculating the chi-square (above the diagonal) and its significance level (below the diagonal) for the floristic structure of different Vilyui River sections (number of freedom degrees $df = 4$)

Участок р. Вилюй	Верхнее течение	Вилуйское ВДХР	Светлинское ВДХР	Среднее течение	Нижнее течение
Верхнее течение		33,4	3,5	11,4	32,6
Вилуйское ВДХР	0,000		28,2	58,2	87,5
Светлинское ВДХР	0,478	0,000		3,6	14,3
Среднее течение	0,022	0,000	0,466		9,3
Нижнее течение	0,000	0,000	0,006	0,055	

Примечание. Жирным шрифтом выделены показатели уровня значимости ниже 0,01 и соответствующие им значения критерия.

Оба коэффициента в отличие от критерия хи-квадрат меняются в заранее известных пределах – от 0 до 1, что позволяет напрямую интерпретировать их значения, не прибегая к уровням значимости (табл. 3).

Для визуализации полученных закономерностей мы использовали представление данных в виде дендрограмм, построенных при помощи авторского программного модуля «Graphs» (Новиковский, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Речной фитопланктон развивается в условиях сложной динамической системы, вписанной в ландшафт и имеющей тесные связи с гидравликой, гидрологией и морфометрией реки. Фитопланктон в условиях «классического континуума» характеризуется градиентной сменой сообществ и постепенным изменением видового богатства, численности и биомассы по направлению к устью реки. На тех участках рек, где проявляются скачкообразные изменения сообществ фитопланктона по одному или нескольким показателям его развития, следует говорить о нарушении классического континуума.

Анализ результатов, полученных с применением метода хи-квадрат к данным по таксономической структуре фитопланктона р. Вилюй, свидетельствует о том, что континуум нарушен на участке Вилуйского водохранилища (табл. 4; рис. 2). А статистически значимое различие между парами участков верхний – нижний и нижний – Светлинское водохранилище следует считать накопленным и соответствующим КРК. Значения критерия хи-квадрат для

остальных участков реки постепенно повышаются при увеличении расстояния между рассматриваемыми участками и свидетельствуют об отсутствии нарушений континуальности сообществ фитопланктона.

Причина значительных флористических отличий между фитопланктоном Вилюйского водохранилища и остальными участками р. Вилюя заключается в искусственном нарушении стока реки за счет плотины. Вилюйское водохранилище – крупный искусственный водоем и в соответствии с рельефом залитой поймы имеет ряд озеровидных расширений, где течение практически отсутствует. Эти морфометрические особенности обуславливают большое разнообразие биотопов в пределах акватории водохранилища, что и приводит к значительному отличию флоры его планктона от других участков р. Вилюя (Васильева, Ремигайло, 1982). Отсутствие течения способствует формированию лимнофлоры, которая сильно отличается по таксономической структуре от реофлоры. Нарушению континуальности способствуют также особенности конструкции плотины Вилюйской ГЭС и глубинный сброс холодных придонных вод Вилюйского водохранилища, лишенных водорослей. За счет этого фитопланктон Вилюйского водохранилища не влияет на фитопланктон расположенного ниже Светлинского водохранилища и между ними зафиксировано сильное отличие. Подобное явление было отмечено исследователями в нижнем бьефе глубоководного Красноярского водохранилища (Приймаченко, Баженова, 1990). Значительного нарушения континуальности фитопланктона на участке Светлинского водохранилища не выявлено, так как это небольшое во-

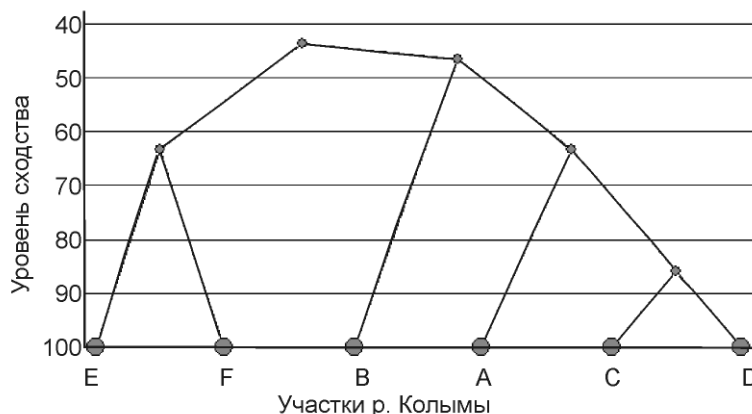


Рис. 3. Дендрограмма сходства ценотической структуры фитопланктона участков р. Колымы. Уровень сходства определялся как обратная величина к коэффициенту различий ϕ , выраженная в процентах: $(1 - \phi) \cdot 100\%$

Fig. 3. The similarity dendrogram of phytoplankton coenotic structure for different Kolyma River sections. The similarity level was defined as the inverse of the difference coefficient ϕ expressed as percentage: $(1 - \phi) \cdot 100\%$

дохранилище руслового типа с хорошей проточностью и небольшими глубинами. В пределах его акватории нет заливов и расширений, что не способствует развитию типичной лимнофлоры (Габышев, Габышева, 2011).

Сравнение флористической структуры планктона участков р. Колымы не позволяет говорить о наличии существенных различий между ними, это подтверждается недостаточными уровнями значимости для всех рассчитанных показателей (табл. 5). Следовательно, можно сделать вывод об отсутствии нарушений континуума по этому показателю.

Однако анализ результата расчетов критерия χ^2 для данных по численности ведущих отделов фитопланктона Колымы свидетельствует о том, что «сильная» – «очень сильная» степень различия сообществ характерна для участка В (водо-

Таблица 5. Результаты расчета критерия хи-квадрат (над диагональю), его уровня значимости (под диагональю) для флористической структуры и коэффициента ϕ для ценотической структуры (в скобках) участков р. Колымы (число степеней свободы $df = 6$)

Table 5. The results of calculating the chi-square (above the diagonal), its significance level (below the diagonal) for the floristic structure and the ϕ coefficient for the coenotic structure (in parentheses) of different Kolyma River sections (the number of freedom degrees $df = 6$)

Участок р. Колымы	A	B	C	D	E	F
A		3,9(0,8)	6,8(0,41)	5,3(0,31)	11,5(0,46)	6,1(0,37)
B	0,695		2,1(0,36)	0,9(0,35)	7,6(0,69)	6,3(0,67)
C	0,341	0,915		1,9(0,13)	5(0,58)	4,4(0,49)
D	0,502	0,991	0,928		9,2(0,63)	5,3(0,54)
E	0,073	0,272	0,55	0,161		7,5(0,35)
F	0,409	0,387	0,617	0,509	0,274	

Примечание. Жирным шрифтом выделены показатели коэффициента ϕ выше порогового значения 0,6.

Таблица 6. Результаты расчета критерия хи-квадрат (над диагональю), его уровня значимости (под диагональю) для флористической структуры и коэффициента ϕ для ценотической структуры (в скобках) участков р. Яны (число степеней свободы $df = 3$)

Table 6. The results of calculating the chi-square (above the diagonal), its significance level (below the diagonal) for the floristic structure, and the ϕ coefficient for the coenotic structure (in parentheses) of different Yana River sections (number of freedom degrees $df = 3$)

Участок р. Яны	Верхнее течение	Среднее течение	Нижнее течение	Дельта
Верхнее течение		1,6(0,11)	2,7(0,19)	11,1(0,12)
Среднее течение	0,653		0,4(0,11)	5,3(0,13)
Нижнее течение	0,447	0,405		3,4(0,22)
Дельта	0,011	0,149	0,33	

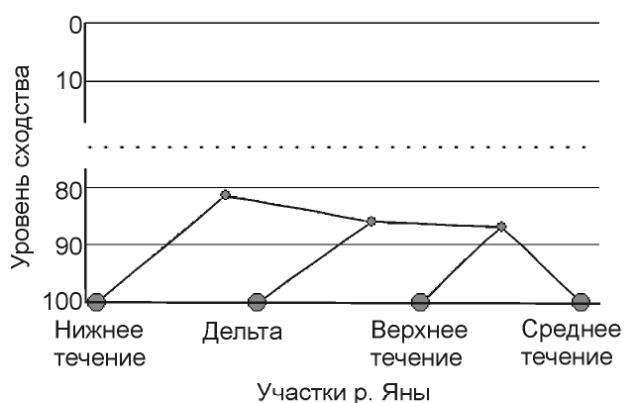


Рис. 4. Дендрограмма сходства ценотической структуры фитопланктона участков р. Яны. Уровень сходства определялся как и на рис. 3

Fig. 4. The similarity dendrogram of phytoplankton coenotic structure for different Yana River sections. The similarity level was defined similarly to that in Fig. 3

хранилище) (см. табл. 5). Это связано с нарушением естественного стока реки за счет плотины и сменой гидрологических условий, что наглядно показано на рис. 3. Наибольшее отличие ценотической структуры планктонных сообществ характерно для водохранилища (участок В) и верхнего горного участка (А) реки, что вызвано значительным различием гидрологических условий, таких как скорость течения и глубины. Нарушение континуальности планктонных сообществ отмечено и в низовье реки на участках Е и F (см. табл. 5), на дендрограмме (см. рис. 3) они образуют отдельный кластер. На этих участках фитопланктон р. Колымы испытывает сильное влияние притоков, протекающих по обширной Колымской низменности, в связи с чем резко повышается общая численность фитопланктона за счет водорослей отдела *Suaporhyta* (Габышев, Габышева, 2013).

Таким образом, изменение естественного стока р. Колымы за счет плотины и смена гидрологических условий на участке В, а также влияние

притоков с Колымской низменности на участках Е и F приводят к нарушению континуальности ценотической структуры планктонных сообществ при сохранении их флористической общности.

Результат анализа флористической структуры сообществ фитопланктона р. Яны свидетельствует об отсутствии нарушений речного континуума по этому параметру. Так, из табл. 6 видно, что значения критерия хи-квадрат увеличиваются на самых удаленных друг от друга участках реки, что соответствует положениям КРК. При этом уровень значимости для всех пар участков выше порогового ($p = 0,01$).

Результаты расчета коэффициента ϕ для ценотической структуры сообществ указывают на их «слабое» и «среднее» различия (см. табл. 6). Следовательно, мы не выявили серьезного нарушения континуальности речных сообществ фитопланктона р. Яны, так как сходство ценотической структуры планктона достаточно велико для всех участков реки (рис. 4). При этом следует отметить, что в дельте р. Яны наблюдается значительное увеличение численности фитопланктона по сравнению с вышерасположенными участками, это показано на диаграмме (рис. 5). Причина роста общей численности заключена в проявлении эффекта так называемого подпора, который складывается из двух составляющих. Во-первых, в дельте реки в связи с почти полным отсутствием перепада высот резко снижается скорость течения, а это главный лимитирующий фактор развития планктона (Allan, Castillo, 2007). Во-вторых, приливы способствуют скапливанию всего стекающего планктона в дельте реки (Габышев, Габышева, 2010).

Таким образом, на диаграмме (см. рис. 5) отчетливо видно нарушение континуума в дельте р. Яны по общей численности фитопланктона, что не нашло отражения в значениях коэффициента ϕ (см. табл. 6). Мы это связываем с тем, что критерий хи-квадрат и его производные сравнивают друг с другом не абсолютные величины, а их относительные доли.

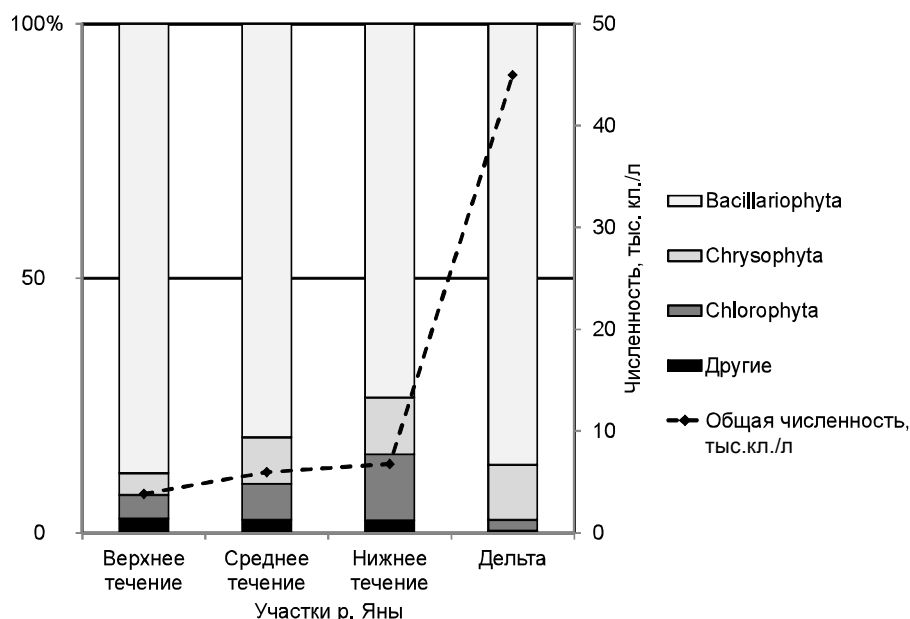


Рис. 5. Относительная численность ведущих отделов фитопланктона и ее абсолютное значение для различных участков р. Яны

Fig. 5. Relative density of the leading phytoplankton phyla and its absolute value for different sections of the Yana River

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенный метод за счет своей универсальности и нетребовательности к исходным данным позволяет проанализировать изменения флористической и ценогической структуры планктона и выделить те участки рек, на которых происходит нарушение континуальности. Применяя описанный метод, следует помнить, что он основан на сравнении соотношения числа элементов, вошедших в разные классы, а это накладывает ограничение на его применение. Это выражается в возможности выявить различия в таксономической структуре или составе ценозов, но не в общем видовом богатстве или уровне количественного развития сообществ. Данный подход подразумевает схожесть экологии видов в сравниваемых таксономических группах. Чтобы исключить возможные методические ошибки, исследователь может включать в анализ таксономические группы рангом ниже отдела (например, классы, порядки или семейства). Главное достоинство предложенного метода – он позволяет уйти от субъективности в принятии таких решений как: являются ли наблюдаемые различия между сообществами гидробионтов значимыми и можно ли их интерпретировать как нарушение континуума.

ЛИТЕРАТУРА

Бакаева О. А., Щенников В. Н. Использование критерия χ^2 для выявления связи между качественными переменными на основе «идеальных» таблиц сопряженности // Ярослав. педагог. вестник. – 2011. – №. 4. – С. 15–20.

Барышев И. А., Кухарев В. И. Влияние проточно-го озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та. – 2011. – № 6 (119). – С. 16–19.

Богатов В. В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. – Владивосток : Дальнаука, 1994. – 210 с.

Васильева И. И., Ремизайло П. А. Водоросли Вилюйского водохранилища. – Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1982. – 115 с.

Габышев В. А., Габышева О. И. Особенности развития фитопланктона и физико-химические свойства вод реки Яны в летний период // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2010. – Т. 3, № 4. – С. 82–94.

Габышев В. А., Габышева О. И. Особенности развития фитопланктона и физико-химические свойства воды среднего и нижнего Вилюя и Светлинского водохранилища // Проблемы регион. экологии. – 2011. – № 3. – С. 45–54.

Габышев В. А., Габышева О. И. Структура фитопланктона и физико-химические параметры вод реки Колымы (Северо-Восточная Сибирь) в летний период // Сибирский эколог. журн. – 2013. – Т. 20, № 3. – С. 341–351.

Габышев В. А. Устройство для концентрирования фитопланктона под давлением // Альгология. – 2009. – Т. 19, № 3. – С. 318–320.

Гржибовский А. М. Выбор статистического критерия для проверки гипотез // Экология человека. – 2008. – № 11. – С. 48–57.

Дегтева С. В., Новаковский А. Б. Эколого-ценогические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. – Екатеринбург : УрО РАН, 2012. – 182 с.

Зубарев А. Н. Зооценозы малых рек Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа в условиях

антропогенного воздействия : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2009. – 23 с.

Комулайнен С. Ф. Влияние ландшафта на особенности структуры фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии // Биология внутренних вод. – 2007. – № 1. – С. 55–60.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. – М. : Наука, 2005. – 263 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. – 4-е изд. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.

Новаковский А. Б. Обзор современных программных средств, используемых для анализа геоботанических данных // Растительность России. – 2006. – № 9. – С. 86–96.

Приймаченко А. Д., Баженова О. П. Современное состояние фитопланктона Енисея и его изменение в результате антропогенного влияния // Водные ресурсы. – 1990. – № 3. – С. 104–113.

Ракицкий П. Ф. Биологическая статистика. – Изд. 3-е, испр. – Минск : Высшая шк., 1973. – 320 с.

Шутиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.

Allan J. D., Castillo M. M. Stream ecology structure and function of running waters. – 2nd ed. – Dordrecht : Springer, 2007. – 436 p.

Pearson K. On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling // Philosophical Magazine. Series 5. – 1900. – Vol. 50, Is. 302. – P. 157–175.

Yannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W. et al. The river continuum concept // Canad. Journ. of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1980. – Vol. 37, No. 1. – P. 130–137.

Yates F. Contingency tables involving small numbers and the chi-square test // Journ. of the Royal Statistical Society. – 1934. – Vol. 1. – P. 217–235.

Поступила в редакцию 10.11.2015 г.

USE OF THE CHI-SQUARE (χ^2) FOR ASSESSING CONTINUITY OF RIVER COMMUNITIES (PHYTOPLANKTON EXAMPLE)

V. A. Gabyshev, A. B. Novakovsky

A method for assessing changes in the structure of river communities from the source to the mouth (the river continuum) has been proposed. The application of this method is shown on the example of phytoplankton communities in three large East Siberia's rivers of. The method is based on comparison of the species number and density by different taxonomic groups of hydrobionts using the chi-square test (χ^2) and its modification – the phi coefficient (ϕ).

Key words: river continuum, phytoplankton, number of species, density, chi-square test, phi coefficient, large rivers, East Siberia.