

УДК 574.5

ОПЫТ АНАЛИЗА ГРАФИКОВ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ И ПОЛЕВЫХ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Владислав Вильгельмович Хлебович

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

khleb32@mail.ru

двухмерные графики, фактор солёности, акклимация, огибающие кривые, экстраполяция данных.

Двухмерные зависимости, полученные в поле, отличаются от экспериментальных дополнительным воздействием многих неучтённых факторов. С этим связано обилие на соответствующих графиках рассеянных точек при линиях регрессии невысокой достоверности. Проведенные по максимальным точкам огибающие линии, очевидно, соответствуют максимально возможным проявлениям изучаемых связей. Огибающая максимальные точки кривая имеет на практике не меньшее значение, чем усреднённая линия регрессии. Допустимо продление “правильных” линий за пределы реальных точек, что делает исследования пригодными для прогнозов.

THE EXPERIENCE IN THE GRAPHS ANALYSIS OF THE EXPERIMENTAL AND FIELD HYDROBIOLOGICAL DATA

V.V. Khlebovich

Zoological Institute of RAS, Saint-Petersburg

two-factors graphs, salinity factor, acclimation, envelope curves, extrapolation

Two-dimensional dependences obtained in field investigations differ from experimental data by additional effects of many disregarded factors. As result the numerous points are scattered on the corresponding diagrams. The lines conducted through the maximal points will have the means as real limits of the process analyzed. The role of this line is not less than of line of regression. The possibilities of prognoses by means of prolongation of line beyond of real points limits are discussed.

Настоящая статья обобщает личный опыт автора, работавшего около шестидесяти лет в области экспериментальной и полевой гидробиологии, а в последние годы часто в качестве редактора и рецензента соответствующих работ. Она не претендует на развитие методов этой науки, а является попыткой логически осмыслить некоторые стандартные приёмы. Все анализируемые данные относятся к двухфакторным зависимостям. Основным изучаемым фактором обычно была солёность.

Эксперименты проводились с максимальным, по возможности, соответствием принципу “при прочих равных”. В первую очередь это касалось стандартизации температурных условий, в связи с чем опыты проводились в термостабильных условиях. Отметим, что при очевидности этого требования при гидробиологических исследованиях температурные зависимости чаще оцениваются расчётным способом и очень редко в

прямых экспериментах. В процессе исследований влияния фактора солёности выработалось два стандартных подхода.

В первом случае оценивается функция к обусловленному времени в широком диапазоне солёности по многим её точкам (на оси абсцисс), обычно отстоявших друг от друга на 1–2‰. Таким образом, в частности, определяется толерантный диапазон (рис.1) [11].

Во втором случае функция оценивалась после переноса особей из одной солёности в условную ежесуточно (в первые сутки иногда чаще) на протяжении одной- трех недель; время откладывается по оси абсцисс (рис.2, 3). Таким образом, выявляется колебательный режим и продолжительность акклимации [7, 8, 9]. Стало очевидным, что сравнение реакций выборок особей правомочно только на акклимированном к определенным солёностям материале. Результаты, полученные в остром опыте, т.е. без акклимации обычно неадекватны целям характеристики популяций.

Оба приёма объединены экспериментом по выявлению потенциальной толерантности, которая графически выражается полигоном толерантности (рис.4) и служит реальной характеристикой данной популяции [4].

Особенностью графиков экспериментальных работ служит точная привязка точек к избранным интервалам времени или величинам фактора (в данном случае – солёности). На каждую точку приходится нужное количество измерений, на основании которых приводится доверительный интервал.

У меня всегда вызывали сочувствие графики коллег, выполненные на полевом материале. Часто обилием рассеянных точек они напоминали засиженное мухами зеркало. Однако пришлось самому принять участие в работе, итогом которой оказалась подобная картина. По моему предложению мы с коллегами из КаспНИРО А.Г. Ардабьевой, Д.Н. Катуниним и Т.А. Татаренковой исследовали содержание растворённого кремния в водах Каспия в зависимости от солёности [10]. Предполагалось, что содержание кремния, являющегося биогеном для диатомовых водорослей, будет связано с активностью этих организмов, в свою очередь зависимых от солёности. Был отобран материал, собранный в августе 1981 года на обширных пространствах Каспийского моря, соответствующих максимально широкому диапазону его природных солёностей.

Разброс точек на графике привел сначала меня в уныние, и первым желанием было отказаться от попыток его анализа. Едва ли не случайным образом была проведена линия по максимальным точкам. И перед нами возникла кривая, соответствующая представлениям о квадратичной параболе (рис.5). Можно предположить, что соответствующие полевые данные, анализирующие двухфакторную зависимость содержание растворенного кремния – солёность, в отличие от экспериментальных “при прочих равных“, подвержены влиянию многих других природных факторов (например, разной температуры, волнам, инсоляции, течений и т.д.), что не дает в полной мере проявиться именно двухфакторной зависимости. Очевидно, эта зависимость будет более полно представлена именно максимальными точками и огибающей их кривой. Вероятно перпендикуляр, опущенный от линии параболы на абсциссу, отвечает реальному диапазону колебаний в природе концентрации растворенного кремния при данной солёности, а линия параболы отвечает вероятному максимуму. Ход кривой мы расцениваем как показатель увеличения поглощения растворенного кремния диатомовыми по мере увеличения солёности от пресной воды до 5‰ и далее столь же постепенное увеличение его концентрации вероятно за счет вымывания из отмерших раковин.

Параболический характер зависимостей в экологии, очевидно, встречается нередко (см. также рис.9). Удивительно, но тема параболы, известной от античных времен (вспомним медные параболические зеркала Архимеда) продолжает быть актуальной и в наши дни [5].

Свою первую кривую, проведенную по максимальным значениям фактора, я опубликовал в 1962 году по материалам Международного симпозиума по классификации солоноватых вод (Венеция, 1959). По приведенному списку видов, встреченных в гипергалинных озёрах и морских лагунах (исключая насекомых) по литературе были установлены солёностные границы форм и составлен график зависимости максимальная солёность – число видов [6]. Этот график оказывается не менее информативным, чем современная диаграмма рассеивания, приведенная Т.И.Казанцевой [3].

Очевидно, линия, проведенная по максимальным точкам на графиках полевых данных, может рассматриваться, как имеющая определенное реальное значение в ряде других случаев. На рис.6 приведены графики зависимости улова рыбы от площади озёр и их географической широты из работы А.Ф.Алимова [1], на которых мною проведены линии, огибающие максимальные точки. Логично принять, что огибающие линии имеют значение как реальный показатель максимально возможных уловов, что может иметь не менее важное практическое значение, чем формально приведенная линия регрессии.

Очевидно, что биомасса потребляющих одноклеточные водоросли инфузорий непосредственно зависит от количества последних и тем самым будет непосредственно связана с концентрацией в воде хлорофилла. И здесь огибающая максимальные точки линия будет важным показателем возможной продуктивности консумента (рис.7) [12].

Последний пример значения линии, огибающей максимальные точки графика, относится к статистической проблеме достаточности подсчёта числа элементов. В пробах макрозообентоса прудов города Самары определяли зависимость числа обнаруженных видов от количества всех обнаруженных в пробе особей безотносительно к их видовой принадлежности [2] (рис.8). Именно огибающая облако точек линия показывает гарантированные пределы связи, в отличие от линии регрессии.

Отметим, что линии регрессии и линии, огибающие максимальные точки обозначают несколько различающиеся состояния. Представим мысленно график частоты температуры тела у людей. Линия регрессии, безусловно, будет соответствовать температуре 36.6°C, обозначая норму. Линия, огибающая максимальные точки, пройдет около 43°C, что соответствует пределу температурной устойчивости организма. Это другой, не менее важный показатель.

В статистике, исходя из того, что максимальные и минимальные точки диаграммы рассеивания могут отмечать предельно случайные, нетипичные отклонения, для перестраховки предлагается уменьшить отстояние от линии регрессии огибающих по максимуму и по минимуму на 10% - на один децил [13]. Этот приём используется отечественными геоботаниками. В моей практике потребности в этом не было, очевидно потому, что огибающие отмечали реальные устойчивые пределы границ закономерных связей.

Нужно отметить так же, что “правильность” линий на графиках, отражающая математическую зависимость связей, тем самым служит одним из признаков самоорганизующихся систем.

Отдельный вопрос, связанный с анализом графического материала, касается права на экстраполяцию линий за пределы реальных измерений. По существу, это право на прогноз. Оно, несомненно, в небесной механике, иначе нельзя было рассчитать орбиты планет и астероидов. Оно исключено в квантовой механике с её принципом неопределенности. Что же касается гидробиологии, то здесь, как всегда в трудных случаях, может помочь логика.

Рассмотрим два представленных И.В.Телеш [14] графика, отражающих состояние планктона в Невской губе. Один из них демонстрирует солёностную зависимость индекса Шеннона для зоопланктона (рис. 9), второй – солёностную зависимость биомассы зоопланктона (рис.10). Оба графика охватывают солёностный диапазон от пресной воды до 4‰. Если мы мысленно проведем линии всего лишь до 5‰, то показатели достигнут нуля. Но мы ведь знаем, что зоопланктон в Балтийском море существует и процветает при

более высокой солёности. Объяснением может служить то обстоятельство, что при солёности выше 5‰ анализируемые процессы должны существенно, очевидно качественно, меняться. Это соответствует нашим представлениям о критическом характере узкого солёностного диапазона 5-8‰, как разделяющего процессы, происходящие в пресных водах от таковых в море [6-9].

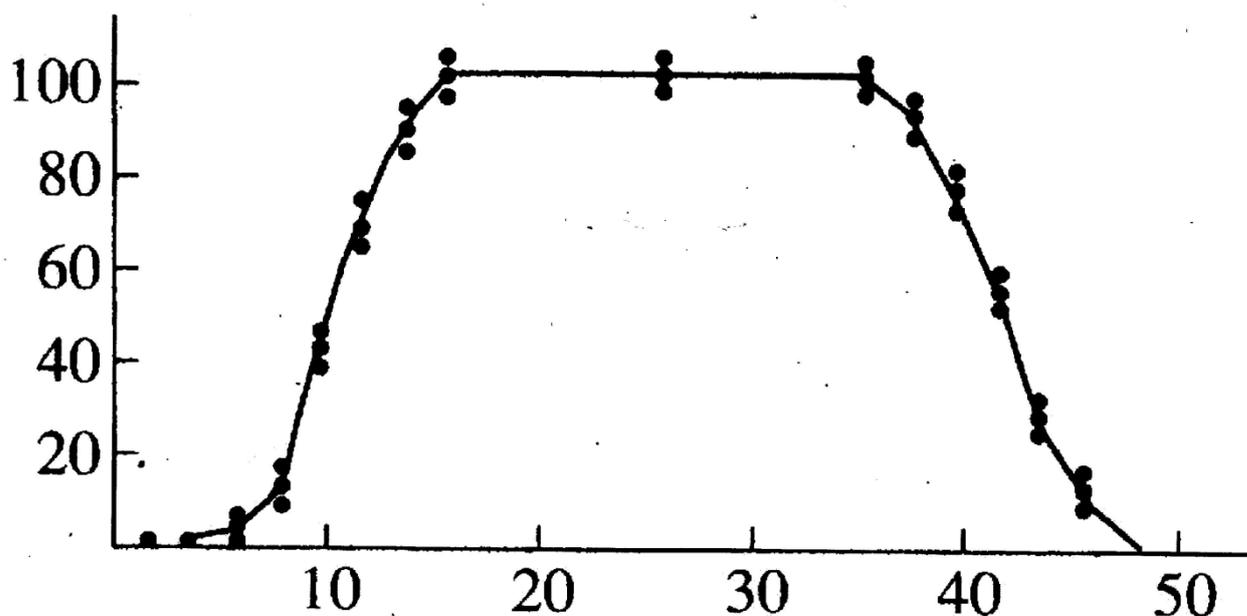


Рис.1. Солёностная толерантность каспийского клона инфузории *Condyllostoma arenarium*. По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – доля живых особей через 48 часов экспозиции, % (Хлебович, Селеннова,1999).[11]

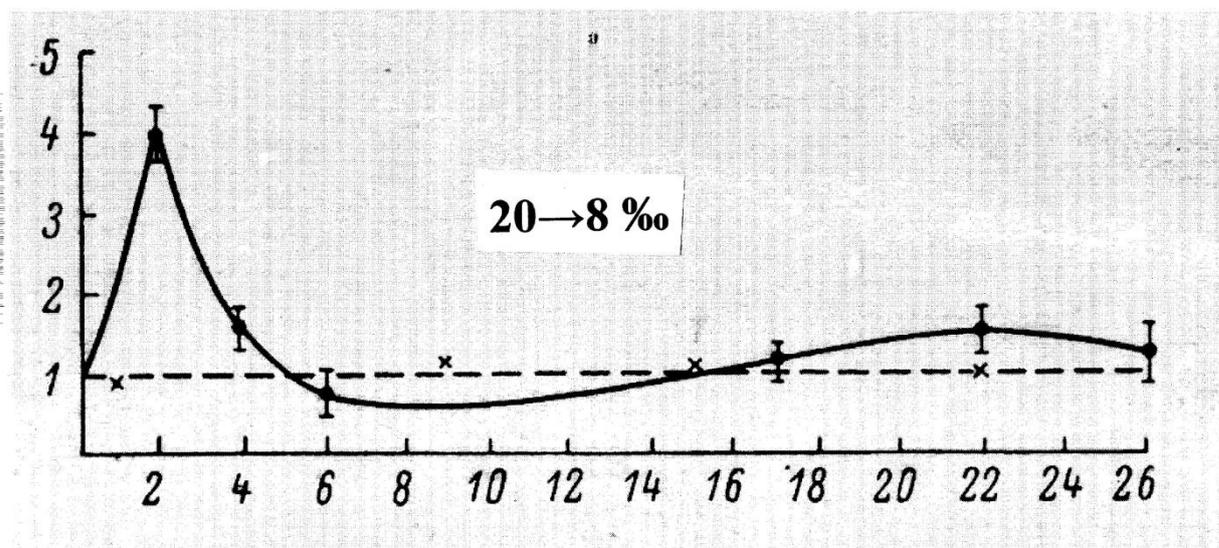


Рис.2. Солёностная акклимация беломорских мизид *Mysis oculata*, перенесённых из 20‰ в 8‰, тестируемая по потреблению кислорода. По оси абсцисс – экспозиция, сутки; по оси ординат - интенсивность дыхания, мг O₂ на 1 г сырого веса в час. Пунктир – дыхание в контроле (20 ‰). (Хлебович,1981).[8]

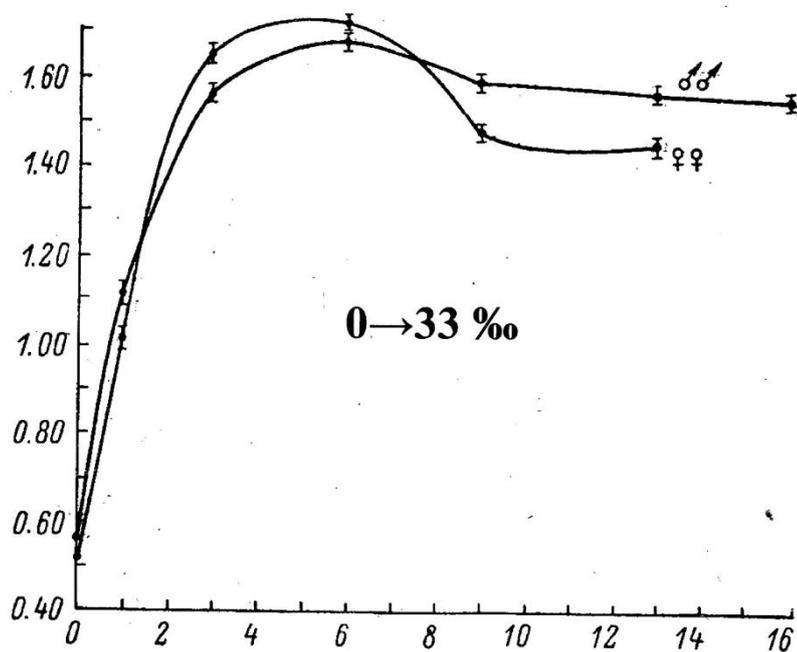


Рис.3. Солёностная акклимация беломорских амфипод *Gammaracanthus lacustris*, перенесённых из пресной воды в волю солёностью 33‰, тестируемая по осморегуляции. По оси абсцисс – экспозиция, сутки; по оси ординат - осмотическое давление гемолимфы, выраженное в депрессии (точка замерзания, - 0 С (Хлебович,1981) [8],

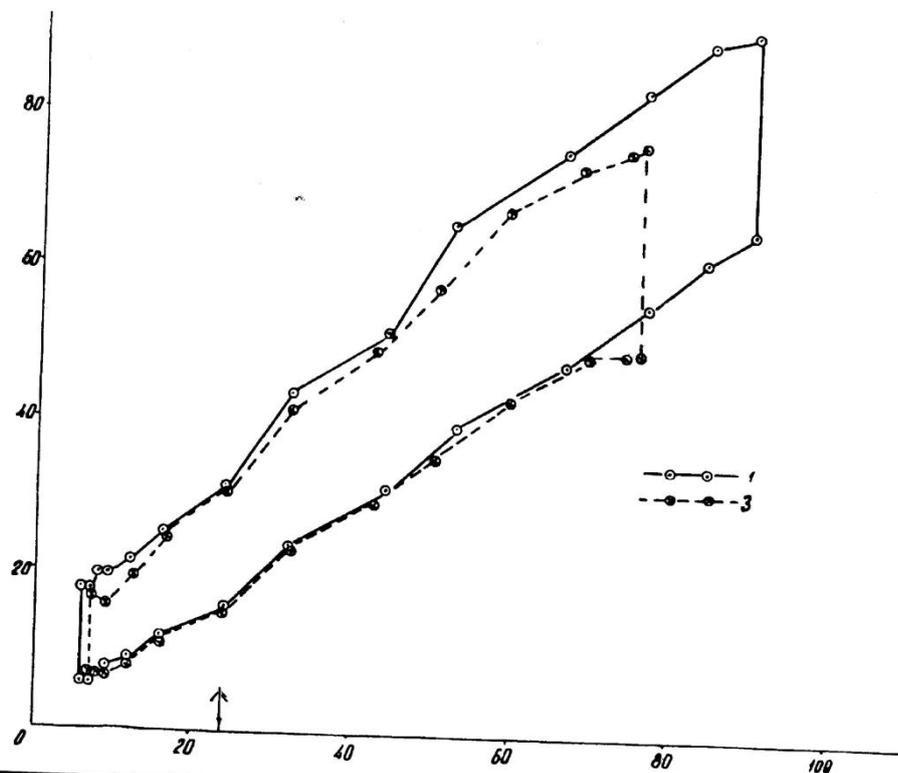


Рис. 4. Солёностный толерантный полигон (потенциальная толерантность) двух популяций литорального брюхоногого моллюска *Hydrobia ulvae* из окрестностей Беломорской биологической станции Зоологического института РАН: 1 – губа Сельдяная, 2 – мыс Красный. По оси абсцисс – солёность акклимации, ‰; по оси ординат – достигнутый диапазон толерантности. Вертикальная стрелка – исходная (природная) солёность. (Кондратенков, 1976).[4]

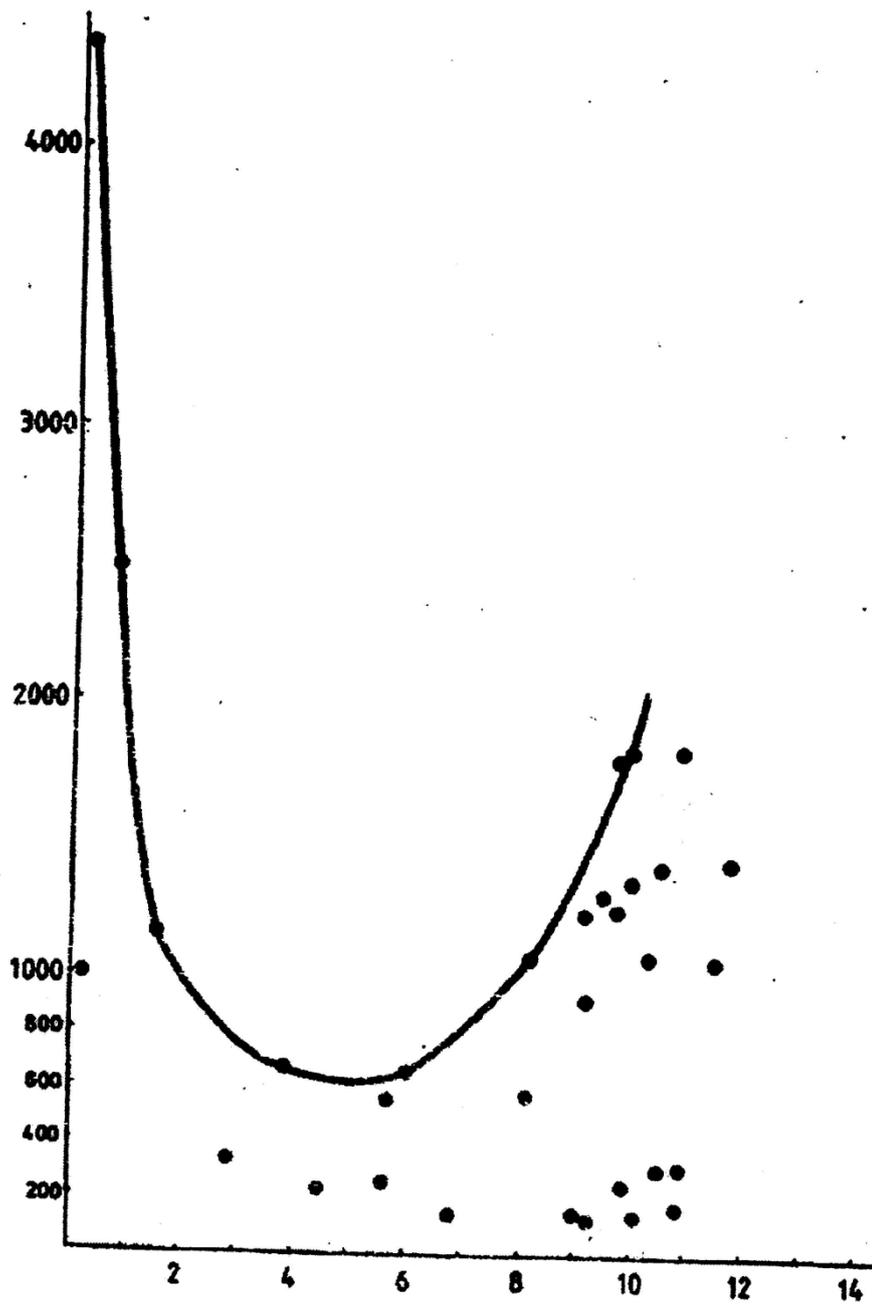


Рис. 2. Зависимость содержания кремния в водах Северного Каспия (Лавров)

Рис.5. Зависимость концентрации растворённого кремния от солёности вод Каспийского моря. По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат - содержание растворенного кремния, мг/куб.м (Хлебович и др.,1989) [10]

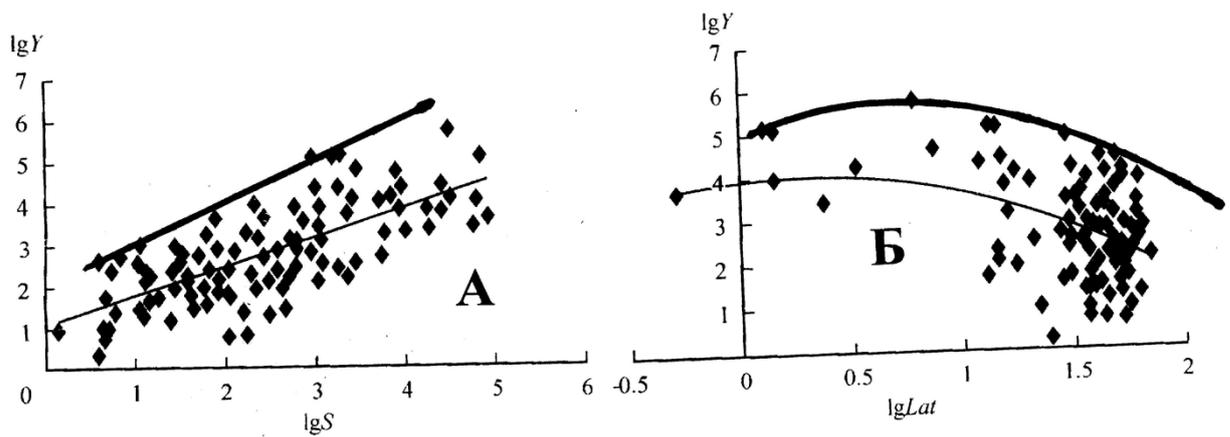


Рис. 6. Зависимость логарифма вылова рыбы от логарифма площади озёр (А) и от логарифма их географической широты (Б). По оси абсцисс - логарифм площади озера, кв.км (А) и логарифм географической широты, град.с.ш. (Б); по оси ординат – улов рыбы, т/год (Алимов, 2012 [1], с дополнением линий, огибающих максимальные точки).

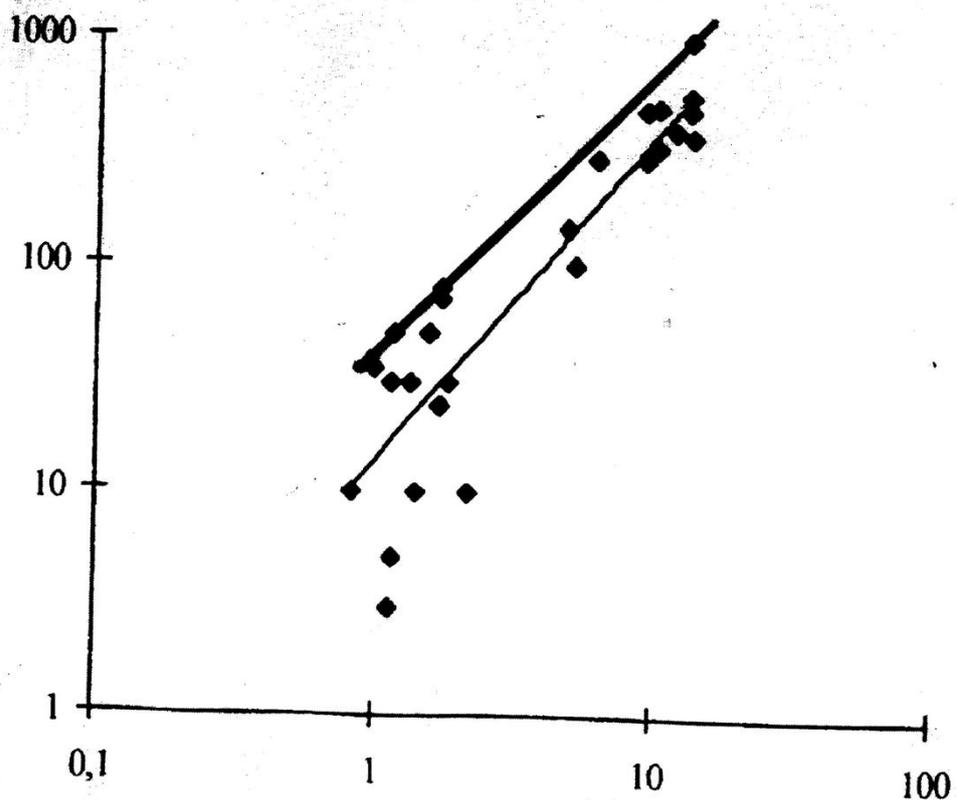


Рис. 7. Соотношение между биомассой инфузорий и концентрацией в воде хлорофилла в двух озёрах Карельского перешейка. По абсциссе – содержание хлорофилла, мг/куб.м ; по ординате - биомасса инфузорий, мг/куб.м (Т.В.Хлебович, 2004 [12], с добавлением линии, огибающей максимальные точки).

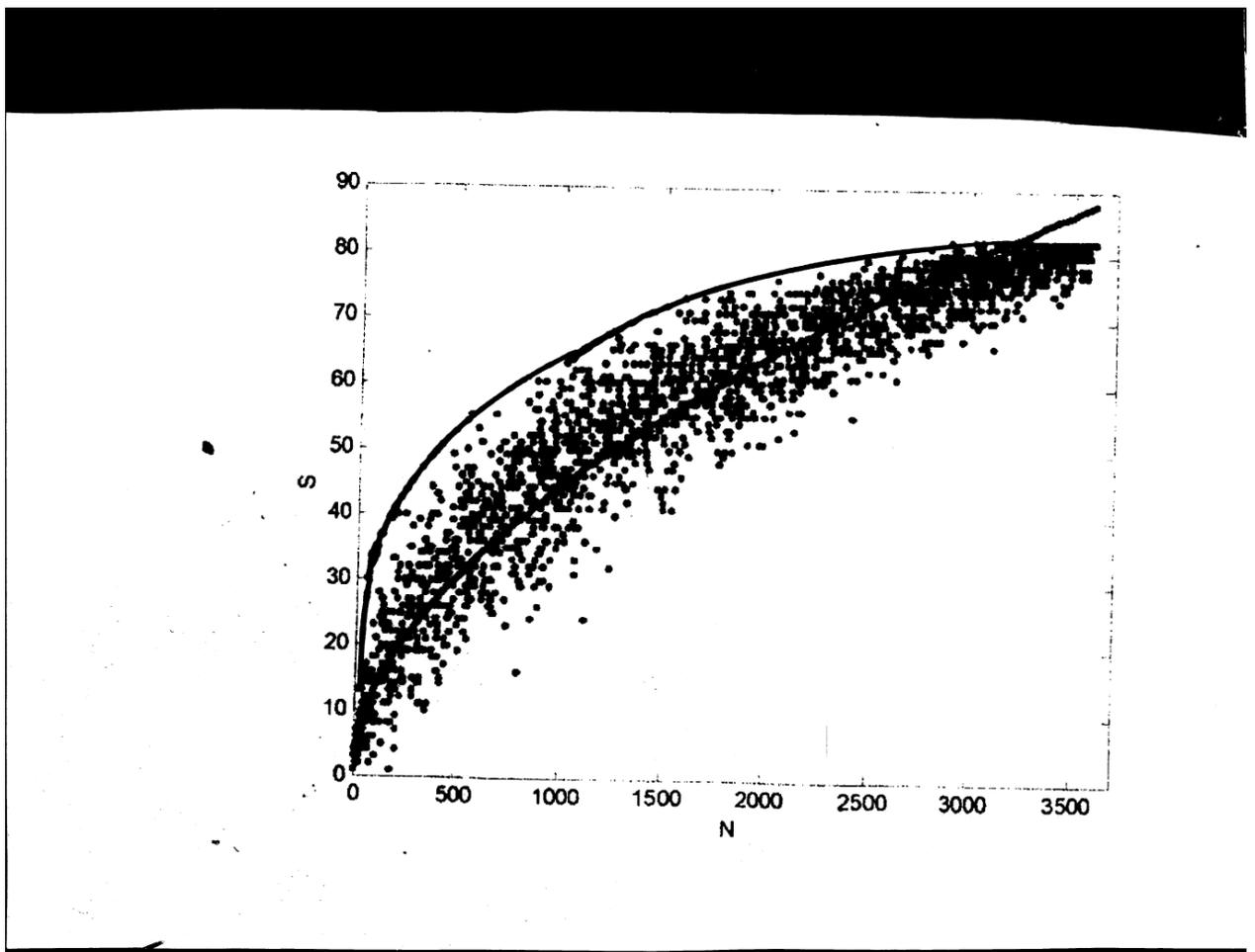


Рис.8. Число особей макробентоса (всех видов) в стандартной пробе в связи с числом встреченных видов в малых прудах г.Самары. По оси абсцисс – количество особей, по ординате – число видов. (Гелашвили и др., 2006 [2] с добавлением линии, огибающей максимальные точки)

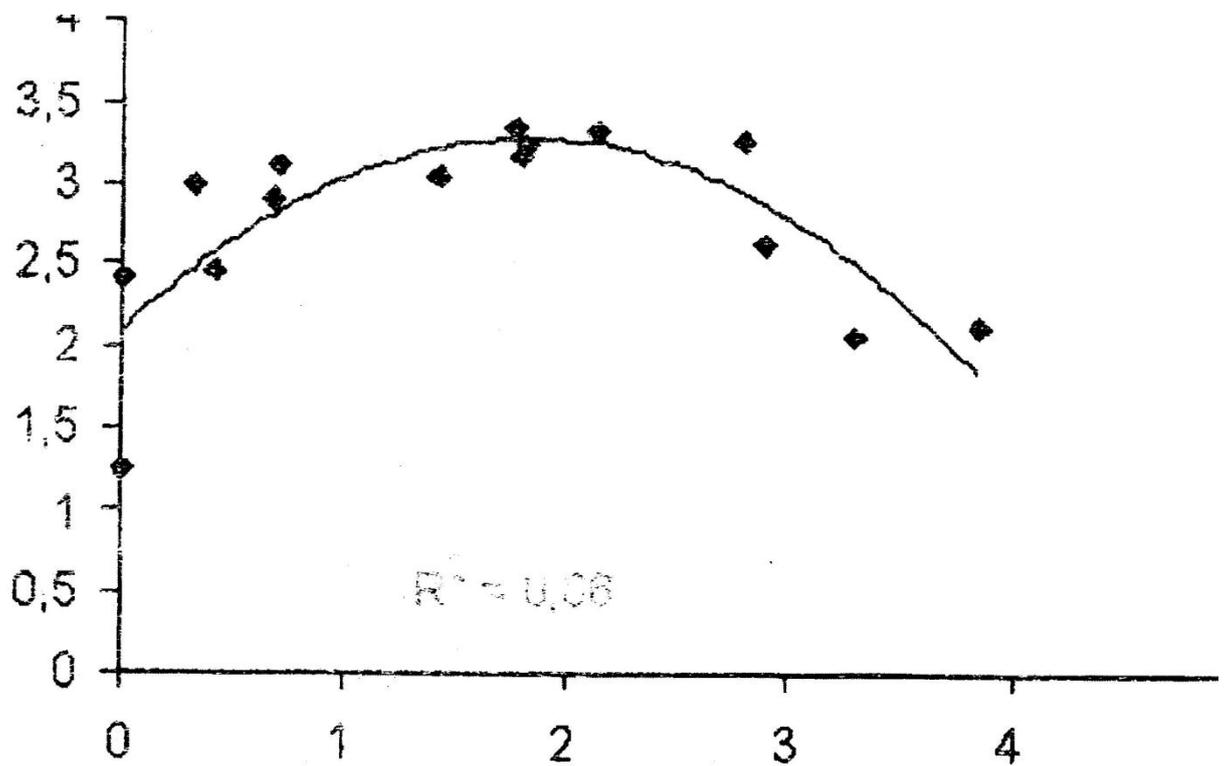


Рис. 9. Солёностная зависимость индекса Шеннона зоопланктона эстуария Невы. По оси абсцисс – солёность, ‰; по ординате – индекс Шеннона. (Telesh,2004) [14]

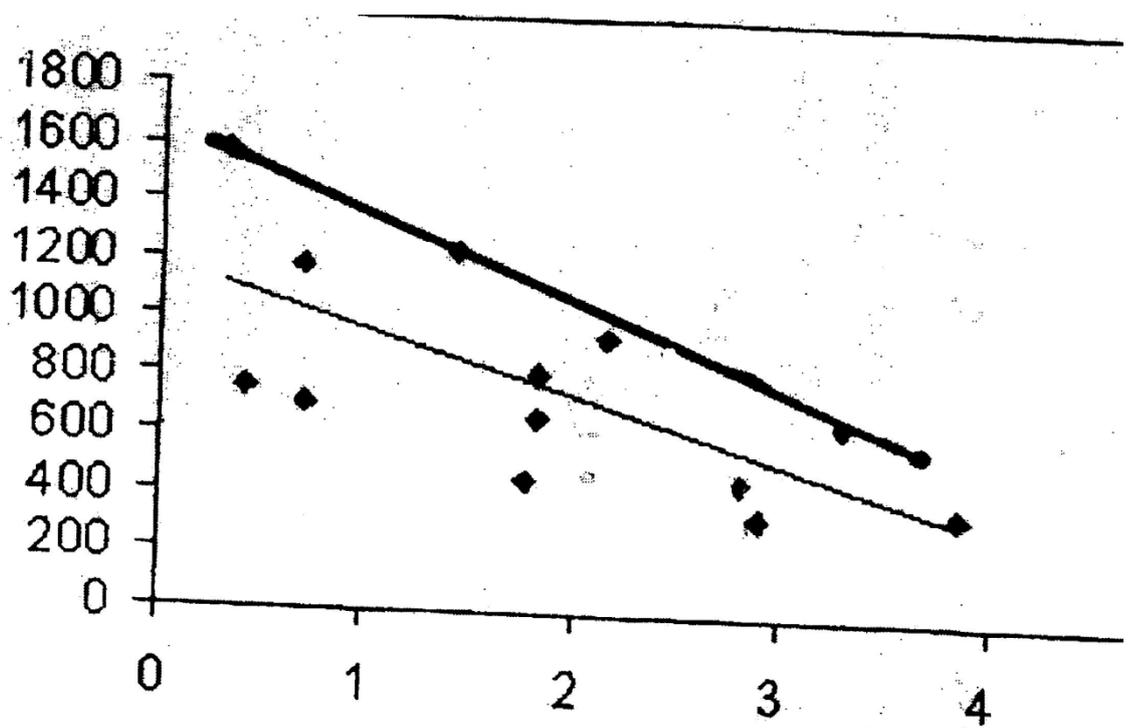


Рис.10. Солёностная зависимость биомассы зоопланктона эстуария Невы По абсциссе - солёность, ‰; по ординате – биомасса, (Telesh, 2004 [14] с добавлением линии, огибающей максимальные точки).

Литература

- 1.Алимов А.Ф.2012. Влияние факторов среды на рыбопродуктивность континентальных водоёмов // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов. - Санкт-Петербург, Наука. С. 293-301.
- 2.Гелашвили Д.Б. Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н.2006. Элементы фрактальной теории видовой структуры гидробиоценозов // Известия Самарского научного центра РАН.Т.8.№1.С.70-79.
- 3.Казанцева Т.И.2012. Применение методов математической статистики для оценки влияния факторов среды на биоразнообразие сообществ водных животных // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов. - Санкт-Петербург, Наука.С.225- 242.
- 4.Кондратенков А.П. 1976. Анализ межпопуляционных различий *Hydrobia ulvae* (Gastropoda) методом ступенчатой акклимации // Солёностные адаптации водных организмов. – Л., изд.Зоол. ин-та. С. 124-131.
- 5.Лаврентьев М.М (мл.).2005.Решение параболических уравнений через функционалы Ляпунова // Сибирский матем.журн. Т.46.№ 5.С.1085-1099
- 6.Хлебович В.В. 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солёности среды // Журн. общ. биол. Т.23, № 2. С.90-97.
- 7.Хлебович В.В. 1974.Критическая солёность биологических процессов. – Л., Наука. 235 с.
- 8.Хлебович В.В. 1981.Акклимация животных организмов.-- Л., Наука. 135 с.
- 9.Хлебович В.В. 2012. Экология особи. Очерки фенетипических адаптаций животных. - Санкт-Петербург, изд. Зоологического инст. РАН. 143 с.
- 10.Хлебович В.В., Ардабьева А.Г., Катунин Д.Н., Татаринцева Т.А. 1989. Корреляция между величиной солёности, концентрацией кремния и развитием фитопланктона // Труды Зоол. института. Т.196. С.51-63.
- 11.Хлебович В.В., Селеннова Т.В.1999. Солёностная акклимация эвригалинных инфузорий *Fabrea salina* и *Condylostoma arenarium* (Ciliophora, Heterotrichida)// Зоол.журн. Т.78.№2.С.142-145.
- 12.Хлебович Т.В. 2004. Структура популяции и трофические связи протозойного планктона // Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа. – М., Научный мир. С.64-71.
- 13.Юл Дж.Э., Кендэл М.1960.Теория статистики. - М., Госстатиздат. 708 с.
- 14.Telesh I.V.2004. Plankton of the Baltic estuarine ecosystems with emphasis of Neva Estuary: a review of knowledge and perspectives // Marine Pollution Bull., Vol.49 (3).P.206-219.