

Министерство образования Российской Федерации

Владивостокский государственный университет
экономики и сервиса

**В.И. ДУЛЕПОВ
О.А. ЛЕСКОВА
И.С. МАЙОРОВ**

СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие

*Рекомендовано Дальневосточным
региональным центром в качестве
учебного пособия для студентов
специальности 013100 «Экология»
для вузов региона*

Владивосток
Издательство ВГУЭС
2004

ББК 65.01

Д 79

Дулепов В.И., Лескова О.А., Майоров И.С.
Д 79 СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ: Учебное пособие. –
Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2004. – 252 с.

Учебное пособие «Системная экология» представляет собой учебный комплекс – единое издание совокупности разновидностей учебных изданий, необходимых для проведения всех видов занятий по данной дисциплине. Включает введение, учебно-программную, учебно-теоретическую, учебно-практическую части и список использованной литературы.

Разработано в соответствии с образовательным минимумом содержания дисциплины «Системная экология», имеющегося в «Требованиях (федеральный компонент) к обязательному минимуму содержания и подготовки специалистов по циклу «Общие гуманитарные и социально-экономические дисциплины», обучающихся по специальности «Экология и природопользование».

Предназначено студентам всех форм обучения для ознакомления с системными методами исследования экологических проблем и управления природопользованием.

ББК 65.01

Печатается по решению РИСО ВГУЭС

© Издательство Владивостокского
государственного университета
экономики и сервиса, 2004

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время происходит размывание границ понятия «экология» и превращение ее из фундаментальной синтетической биологической науки в нечто аморфное, не имеющее четких границ. Осознание, что человек своей бесхозяйственной деятельностью поставил себя и все живое под угрозу экологической катастрофы, вызвало повышенный интерес к природоохранным проблемам самых различных слоев человеческого общества и появление целого ряда дисциплин, терминов и понятий, таких как «глобальная экология», «экология человека», «социальная экология», «инженерная экология», «архитектурная экология» и т.д. С одной стороны, это подняло престиж экологии, а с другой – резко снизило понимание фундаментальных явлений и решений возникших экологических проблем и прогнозирование ситуаций. Приходится слышать нелепые высказывания «в городе экология плохая», хотя смешно было бы слышать «плохая физика» (если отключили свет) или «плохая химия» (например в зоне нефтебазы). К этому можно было бы относиться со здоровым юмором, если бы не удручающее обстоятельство, что в результате такого размывания понятия «экология» и необходимости вкладывания государством и ведомствами средств в экологические экспертизы и природоохранные мероприятия, в природоохранные структуры попали прежде всего представители властных структур и некомпетентные номенклатурные специалисты. Недостаточно и подготовка специалистов-экспертов. Нет сомнения, что вышеперечисленные специализации в области экологической науки полезны и имеют право на существование, так же как и рассматриваемый нами предмет «Системная экология». Но следует отметить, что всегда при решении различных экологических проблем следует иметь в виду, что действительно *«экология» – это наука об отношениях между живыми организмами и окружающей их средой обитания*, и она находится в связи с биогеохимией, почвоведением, гидрологией и другими разделами наук о земле (геологических, химических и пр.), а также и со многими биологическими науками и является по своей сути системной. Как и все биологи, эколог должен иметь достаточно ясное представление о виде, его структуре и системе видовых адаптаций, на каком бы уровне (организменном, семейно-стадном, популяционном, экосистемном или биосферном) он ни работал. Ибо каждый вид живых организмов существует в природе только успешно контактируя с внешней средой для обеспечения его основных жизненных процессов (прежде всего питания, размножения, роста), т.е. экологических характеристик. Но особи в природе не существуют вне популяций, которые образуют сообщества или биоценозы, вступая между собой в различные отношения, и вместе с окружающей средой составляют экосистему.

Задачи «системной экологии» – это проводить исследования структуры и функционирования экологической системы и роли в ней различных популяций (видов) с целью оценки возможности прогнозирования развития экосистемы и динамики составляющих ее элементов, а также решать задачи управления ими. Это довольно сложные задачи и для их решения должны привлекаться математические методы, методы моделирования и компьютерные технологии. Поэтому основу данного курса составляют различные методы исследования и анализа систем.

Основным методом исследований в «системной экологии» является системный анализ, который представляет собой синтетическую дисциплину, разрабатывающую способы исследования разнообразных сложных систем или ситуаций при нечетко поставленных целях (критериях). Такие исследования необходимы для определения научно обоснованной программы действий с учетом не только объективной, но и субъективной информации. При системном подходе используются математический аппарат теории исследования операций, методы многомерной статистики и методы неформального анализа, такие как метод экспертиз, метод опроса, эвристические методы и компьютерное моделирование. Существенной частью исследования систем является выбор *способа описания* происходящих в них изменений и *формализация* такого описания. Сложность формализации определяется сочетанием разнотипных факторов, характеризующих систему, например сочетание экологических, экономических и других факторов. По существу, в настоящее время мы как минимум должны рассматривать в связи с антропогенным влиянием человека «эколого-экономические» системы.

Разработка методов системного анализа как научной дисциплины ведется по нескольким направлениям. Одним из важнейших из них является создание принципов построения и использования моделей, имитирующих протекание реальных процессов, способов их объединения в системы и такого представления в ЭВМ, которое обеспечивало бы простоту их использования без потери адекватности. Другое направление связано с изучением организационных структур и прежде всего систем, обладающих иерархической организацией. Несмотря на значительное количество опубликованных работ по системному анализу, до сих пор отсутствуют практические руководства по этой дисциплине, в том числе применительно к экологии. Но прежде чем рассмотреть основные принципы применения системного анализа, и в частности в экологии, определим место экологии среди биологических наук и ее основные разделы. Для успешного решения теоретических и практических задач многие разделы биологии и экологии следует рассматривать с системных позиций и применять соответствующие методы исследований.

ЧАСТЬ 1. УЧЕБНО-ПРОГРАММНАЯ: ПРОГРАММА КУРСА «СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ»

Основная литература по курсу «Системная экология»

1. Боровиков В.П., Боровиков И.П. «Statistica». Статистический анализ и обработка данных в среде «Windows»: Учебно-справочное пособие. – М.: Филинь, 1997. – 608 с.
2. Вентцель Е.С. Исследование операций: задачи, принципы, методология: Учеб. пособие. – М.: Наука, 2001. – 206 с.
3. Гмурман В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика: Учеб. пособие для вузов. – М.: Высш.шк., 2002. – 479 с.
4. Заславский Б.Г., Полуэктов Р.А. Управление экологическими системами. – М.: Наука, 1988. – 294 с.
5. Дулов В.Г., Цибаров В.А. Математическое моделирование в современном естествознании: Учеб. пособие. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2001. – 242 с.

Программа курса «Системная экология»

Тема 1. Основные понятия и место экологии в биологических науках. Системный подход в экологии

Предмет и задачи курса. Основные понятия и разделы экологии. Место экологии в структуре биологических наук, ее значение как системной дисциплины. Принципы системного подхода в экологии.

Дополнительная литература

- Odum E.P. Fundamentals of ecology / Philadelphia, 1953, XII. 384 p.
- Вронский В.А. Прикладная экология: Учеб. пособие. – Ростов-на-Дону: Изд-во «Феникс», 1996. – 509с.
- Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. – М.: Мир, 1981. – 256 с.
- Иоганзен Б.Г. Основы экологии. – Томск, 1959.
- Одум Е. Основы экологии. – М.: Высш. шк., 1975.
- Одум Е. Экология. – М.: Просвещение, 1967. – 167с.
- Фишер Р.А. Статистические методы для исследователей. – М.: Просвещение, 1958. – 268 с.

Тема 2. Методология системного анализа

Характерные черты системного анализа и его основные этапы. Применение системного анализа к экологическим системам. Принципы

постановки задач и формулирование целей. Выбор переменных, характеризующих систему и ее управление. Структурное разбиение и моделирование систем. Анализ и прогнозирование условий функционирования в будущем.

Практические занятия по применению и разработке программы системных исследований для решения практических задач.

Дополнительная литература

Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. – М.: Мир, 1981. – 256 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций / Пер. с англ. А.Д. Базыкина. – М.: Мир, 1975. – 271 с.

Тема 3. Моделирование и анализ экологических систем

Роль моделирования при анализе экологических систем и в управлении природопользованием. Сбор информации, использование имеющихся статистических данных и оценок экспертов, постановка специальных экспериментов. Конкретизация количественных взаимосвязей в эколого-экономических системах, проверка количественных взаимосвязей между переменными. Семейства математических моделей, их преимущества и недостатки. Словесные и математические модели. Детерминированные, стохастические, динамические, матричные и марковские модели.

Практические занятия по разработке простейших алгоритмов математических моделей популяций и оценке коэффициентов различных функций.

Дополнительная литература

Горелов А.А. Экология – наука – моделирование. – М.: Наука, 1985. – 207 с.

Касти Дж. Большие системы. Связность, сложность и катастрофы. – М.: Мир, 1982. – 216 с.

Компьютерная биометрика / Под ред. В.Н. Носова. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 232 с.

Компьютерное моделирование. Экология / Под ред. Угольницкого Г.А. – М.: «Вузовская книга», 2000. – 120 с.

Ляпунов А.А. О построении математической модели балансовых соотношений в экосистеме тропических районов океана // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. – М.: Наука, 1971. С. 85–107.

Меншуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. – Л.: Наука, 1971. – 196 с.

Тема 4. Методы исследования популяций и экосистем, стохастические и многомерные модели

Применение дисперсионного анализа и регрессионного анализа. Обзор методов исследования популяций животных и экологических систем. Многомерные модели: анализ главных компонент, дискриминантный анализ, канонический анализ. Оптимизационные и теоретико-игровые модели в системной экологии.

Практические занятия по использованию пакетов статистических программ (*Statgraphics, Statistica*) на ПЭВМ для решения задач с помощью многомерных моделей.

Дополнительная литература

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.

Венецкий И.Г., Венецкая В.И. Основные математико-статистические понятия и формулы в экономическом анализе: Справочник. – М.: Статистика, 1979. – 447 с.

Драйпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ / Пер. с англ. Адлера Ю.П. – М.: Статистика, 1973. – 392 с.

Иберла К. Факторный анализ / Пер. с нем. В.М. Ивановой. – М.: Статистика, 1980. – 398 с.

Математическая статистика / В.М. Иванова, В.Н. Калинина, Л.А. Нещумова, И.О. Решетникова. – М.: Высшая школа, 1975. – 400 с.

Мандель И.Д. Кластерный анализ. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 176 с.

Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Статистический анализ данных на компьютере / Под ред. В.З. Фигурнова. – М.: ИНФРА-М, 1998. – 528 с.

Шеффе Г. Дисперсионный анализ / Пер. с англ. Б.А. Севастьянова. – М.: Наука, 1980. – 512 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.

Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. – М.: Статистика. 2001. – 656 с.

Тема 5. Процесс принятия решений при системных исследованиях

Постановка проблемы, ограничение сложности и снижение размерности при системных экологических исследованиях. Оценка возможных вариантов решений. Качественное и количественное измерение показателей, определение значимости показателей. Целевая функция при ограничениях, накладываемых на входные переменные. Экономические аспек-

ты проблемы управления окружающей средой. Оптимизация решения при допустимости незначительного загрязнения окружающей среды.

Практические занятия по решению задач с использованием целевой функции при нахождении наилучших решений с учетом эколого-экономических ограничений.

Дополнительная литература

Пэнгл Р. Методы системного анализа окружающей среды. – М.: Мир, 1979. – 214 с.

Касти Дж. Большие системы. Связность, сложность и катастрофы. – М.: Мир, 1982. – 216 с.

Тема 6. Экосистемный анализ при исследовании структуры и функционирования экологических систем.

Продукция экосистем и ее элементов

Состав и основные функциональные элементы различных экологических систем. Конкретные примеры наземных и водных экосистем и их функционирование на примере водных экосистем. Понятия о трансформации вещества и энергии в экосистеме, о пищевых цепях, межвидовых и внутривидовых отношениях с точки зрения системных исследований: конкуренции, хищничества, симбиоза и паразитизма; о пирамиде биомасс, консументах и продуцентах, детрите, бентосе, планктоне, нектоне. Продукция элементов экосистемы и ее в целом. Математическое моделирование продукционных процессов в экосистеме.

Практические занятия по нахождению продукции популяций и сообществ на примере наземных и водных экосистем.

Дополнительная литература

Винберг Г.Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем // Зоологический журнал. 1962. Т. 41. вып. 11. С. 61–66.

Дулупов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – 245 с.

Дулупов В.И., Лескова О.А., Лелюх Н.Н. Анализ и моделирование процессов функционирования экосистем залива Петра Великого. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 248 с.

Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. – Киев: Наукова думка, 1972. – 141 с.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и географическое районирование континентальных водоемов земного шара. – Л.: Наука, 1970. – 372 с.

Тамарин П.В., Шмидт В.М. Сравнительный анализ некоторых коэффициентов сходства: В кн. «Успехи биометрии». – Л.: Изд-во Ленинг. общества естествоисп., 1975. – С. 45–54.

ЧАСТЬ II. УЧЕБНО-ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ: КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ ПО КУРСУ «СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ»

Тема 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И МЕСТО ЭКОЛОГИИ В БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУКАХ. СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД В ЭКОЛОГИИ

1.1. Место экологии среди других биологических наук, ее основные разделы

Существует немало классификаций биологических наук. Одна из них предложена Б.Г. Иоганзенем (1959), где круг биологических дисциплин подразделяется на три группы: общие, частные, комплексные. Внутри каждой группы предметы изучения этих наук включают следующие основные дисциплины (рис. 1.1.):



Рис. 1.1. Классификация биологических наук

Основные уровни или разделы экологических исследований включают следующие направления:

1. *Аутэкология* – изучает совокупность физико-химических факторов на уровне организмов, тесно связана с физиологией.

2. *Популяционная экология* – изучает внутривидовые отношения и внутривидовые процессы, рассматривает прямые и обратные связи популяций со средой.

3. *Синэкология* – экология сообществ, изучает ассоциации популяций разных видов растений, животных и микроорганизмов, образующих сообщества, пути формирования и развития последних, структуру и динамику взаимодействия их с физико-химическими параметрами среды, энергетику, продуктивность и другие особенности.

4. *Глобальная экология* – изучает биосферу Земли или то, что происходит уже не на уровне экосистемы и сообществ, а в совокупности сред, образующих *биосферу* в наземно-воздушной, почвенной, водной среде и т.п.

Таким образом, можно выделить четыре соподчиненных уровня экологических исследований. *Классическая экология* имеет дело лишь с той стороной взаимодействия организмов со средой, которая обуславливает размножение и выживание особей, структуру и динамику сообществ разных видов и сложившиеся на их основе особенности приспособления видов, их внутривидовые отношения и специфическую структуру, а также сообщества популяций разных видов, их взаимные приспособления, обеспечивающие биогенный круговорот веществ.

1.2. История, предмет, основные подходы к изучению экологии

Термин «экология» в настоящее время приобрел широкое распространение и весьма широко к месту и не к месту цитируется всеми, начиная от специалистов и заканчивая хозяйственно-административными работниками. Поэтому хотелось бы немного остановиться на понятии «экология» и ее структуре.

Когда в 1869 г. Геккель употребил слово экология, обозначив им биологическую науку, изучающую взаимоотношения организма и окружающей среды, он, наверное, не подозревал о том, что через 100 с небольшим лет слово это, многократно повторенное газетами и журналами всего мира, станет своеобразным символом своего времени. Действительно, об экологии говорят абсолютно все, понимая под экологией в большинстве случаев любое взаимодействие человека и природы и ухудшение качества среды, вызванное его хозяйственной деятельностью. Можно соглашаться с таким пониманием экологии, а можно ре-

шительно его оспаривать. Но нельзя не признать, что совершенно независимо от популярности или непопулярности слова экология уже давно существует и развивается наука экология, имеющая собственные цели и объекты исследования.

Так что же такое экология? Существует несколько обозначений этого термина. К ним мы перейдем немного ниже.

Слово «экология» образовано от греческого «ойкос», что означает дом, а слово «логос» переводится как наука. Таким образом, изучение нашего природного дома охватывает изучение всех живущих в нем организмов и всех функциональных процессов, делающих этот дом пригодным для жизни.

Слово «экономика» тоже образовано от греческого корня «ойкос» и буквально означает искусство ведения домашнего хозяйства, следовательно, экология и экономика должны идти рука об руку. К сожалению, многие считают экологов и экономистов противниками с непримиримыми взглядами. Разногласия между ними возникают из-за того, что специалисты в области каждой из этих дисциплин слишком узко смотрят на свой предмет.

Экология приобрела практический интерес еще на заре развития человечества. В примитивном обществе каждый индивидуум для того, чтобы выжить должен был иметь определенные знания об окружающей среде, т.е. о силах природы, растениях и животных. Можно сказать, что цивилизация возникла тогда, когда человек научился использовать огонь и другие средства и орудия, позволяющие изменить ему среду своего обитания. Благодаря достижениям науки и техники мы вроде бы меньше зависим от природы в своих насущных потребностях и склонны забывать, что эта связь сохранилась.

В любых политико-экономических системах всегда большое значение придавалось вещам, изготовленным для нужд отдельного человека, но в то же время удивительно мало внимания уделяется тем благам и услугам, которые предоставляет нам сама природа. Мы принимаем их как что-то само собой разумеющееся, и нам кажется, что они никогда не иссякнут или что их смогут заменить технические изобретения, хотя мы все больше и больше убеждаемся в обратном.

Цивилизация продолжает зависеть от среды, причем не только и не сколько от ее энергетических и материальных ресурсов, но и от ее жизненно важных процессов, таких как круговорот веществ и воды.

Основные законы природы не потеряли своей силы с ростом численности населения и с грандиозным увеличением масштабов потребления энергии, расширившим возможности воздействия на окружающую среду, изменилось лишь относительное значение этих законов и

усложнилось их воздействие на человека. И теперь сохранение цивилизации зависит от того, насколько мы знаем природу и от того, насколько разумно действуем, сохраняя и улучшая окружающую среду посредством гармоничного, а не разрушающего воздействия.

Рассмотрим некоторые аспекты исторического развития экологии. Подобно другим областям знания экология развивалась непрерывно, но неравномерно, на протяжении всего развития человечества. Труды Гипократа, Аристотеля и других древнегреческих философов содержат сведения явно экологического характера. Однако греки не пользовались термином «экология». Этот термин, как уже упоминалось, был предложен немецким ученым Эрнстом Геккелем. До него многие великие деятели биологического Возрождения 18–19 веков внесли вклад в эту область, не употребляя этого термина. Например, в начале 18 века Антон ван Левенгук, более известный как один из первых микроскопистов, был также пионером в изучении пищевых цепей и регуляции численности организмов, а по сочинениям английского ботаника Ричарда Бредли видно, что он имел четкое представление о биологической продуктивности. Изучение этих вопросов составляет важные направления современной экологии.

Как признанная самостоятельная научная дисциплина экология возникла в 1900 году, но ее название «экология» вошло в наш лексикон лишь в последнее время. Сначала исследователи проводили резкую грань между экологией растений и экологией животных, но концепция биологического сообщества и концепции пищевых цепей и круговорота веществ, разработанные Клементсом, Шелфордом, Линдерманом и Хатчинсоном, а также исследования озерных экосистем, проведенные Бирджем и Джудеем и многими другими авторами, помогли создать теоретическую базу общей экологии. В становлении теории общей экологии очень весомый вклад был внесен и отечественными исследователями, такими как Сукачев и Винберг: первый из них обосновал широко используемый во всем мире термин «биогеоценоз», а второй широко развил теорию биологической продуктивности и так называемое балансовое направление в изучении водоемов.

В последние 20–30 лет во всем мире развернулось движение, которое лучше всего назвать как всеобщая озабоченность проблемами окружающей среды. Все вдруг заинтересовались загрязнением среды, окружающей природой, ростом народонаселения и вопросами потребления пищи и энергии. Рост общественного мнения оказал влияние и на академическую науку. Так, до 1979 г. на экологию смотрели как на один из подразделов биологии. Экологи входили в штат биологических факультетов, экологию преподавали лишь биологам. Хотя и сейчас экология

уходит своими корнями в биологию, она уже вышла из ее рамок, оформившись в совершенно новую дисциплину, связывающую физические и биологические явления и образующую мост между естественными и общественными науками. В некоторых крупных университетах мира введены даже междисциплинарные квалификационные степени по экологии.

Предмет экологии в отличие от других наук известен всем и каждому, поскольку большинство из нас предавалось созерцанию природы, следовательно, в той или в иной степени мы все экологи. Научная экология, однако, непроста, у нее есть свои сложности и тонкости.

Лучше всего можно определить содержание экологии исходя из принципов биологической иерархии. СООБЩЕСТВО, ПОПУЛЯЦИЯ, ОРГАНИЗМ, КЛЕТКА, ГЕН – вот основные уровни организации жизни. Теоретически этот спектр может быть продолжен до бесконечности. На каждом уровне в результате взаимодействия с окружающей средой возникают характерные функциональные системы. Экология занимается в основном тремя уровнями: отдельными особями (индивидуумами), популяциями (состоящими из особей одного вида) и сообществами (состоящими из более или менее обширного набора популяций, занимающими данный участок). Сообщество и неживая система функционируют совместно, образуя экологическую систему или экосистему. Сообществу и экосистеме соответствуют термины «биоценоз» и «биогеоценоз». Эти термины употребляются в основном в отечественной литературе. Существует еще и такой термин, как «биом», обозначающий крупную биосистему, характеризующуюся каким-либо основным типом растительности или другой особенностью ландшафта, например, биом лиственных лесов умеренного пояса. Самая крупная система, которую мы знаем, – это биосфера или экосфера, она включает в себя все живые организмы Земли как единое целое. Поддерживает эту систему в состоянии устойчивого равновесия поток энергии от Солнца. Под термином устойчивого равновесия понимается способность саморегулирующей системы возвращаться в исходное состояние по крайней мере после небольшого отклонения.

Вернемся к уровням, которыми занимается экология.

Итак, отдельные особи. Занимаясь особями, экологи выясняют, как на них влияет абиотическая и биотическая среда и как они сами воздействуют на среду. Этот раздел экологии называется *аутэкологией*.

Занимаясь популяциями, эколог решает вопросы о наличии или отсутствии отдельных видов, об их обилии или редкости, об устойчивых изменениях и колебаниях численности популяций. Это – *популяционная экология*. При исследованиях на популяционном уровне возникают два

методологических подхода. Первый исходит из основных свойств отдельных особей, а уж затем изыскиваются формы сочетания этих свойств, предопределяющие свойства и особенности популяции в целом. Второй обращается непосредственно к свойствам популяции как единого целого, пытаясь увязать их с особенностями среды.

Эти же два подхода целесообразны и при изучении *экологии сообществ (синэкологии)*. Экология сообществ рассматривает состав или структуру сообществ, а также прохождение через сообщество энергии, биогенных элементов и других веществ. Все это называется функционированием сообществ. Эти вопросы можно пытаться понять, рассматривая входящие в сообщество популяции, которые в свою очередь состоят из отдельных организмов. Но можно и непосредственно изучать свойства всего сообщества, концентрируя внимание на таких характеристиках, как видовое разнообразие, скорость образования биомассы и т.д., то есть здесь пригодны оба подхода.

Вообще важнейшее свойство иерархической организации состоит в том, что по мере объединения компонентов в более крупные функциональные единицы у этих новых единиц возникают и новые свойства, отсутствовавшие на предыдущем уровне. Такие качественно новые или как их называют *эмергентные* свойства экологического уровня нельзя предсказать исходя только из свойств компонентов популяций, составляющих этот уровень или единицу. Иначе говоря, каждый уровень биосистемы обладает собственными, присущими только ему свойствами, но еще обладает суммой свойств, входящих в него подсистем. Хорошо известный принцип несводимости свойства целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов.

Как известно, философия науки должна быть и стремилась всегда быть холистической, т.е. рассматривать явления в их целостности. В последние годы практика науки становится все более редукционистской, пытаясь понять явления путем детального анализа все более мелких и мелких компонентов. На протяжении истории науки эти два подхода неоднократно сменяли друг друга, т.к. интенсификация исследований в одном направлении неизбежно приводит затем к переключению на другое направление.

И холистический, и редукционистский подход следует использовать в равной мере, не противопоставляя друг другу. Новая наука экология, и в частности данная дисциплина, стремится к синтезу, а не к разделению. По-видимому, возрождение холистического подхода, по крайней мере, частично, связано с неприязнью общества к ученому – узкому специалисту, который не может переключиться на решение крупномасштабных проблем, требующих неотложного внимания.

В соответствии со сказанным мы будем обсуждать принципы экологии на системном уровне, будь то организм, популяция, сообщество или экосистема, уделяя в то же время внимание взаимодействию с такими подсистемами, как абиотические факторы среды, экономические и техногенные, а также такой надсистеме, как биосфера.

В последние десятилетия успехи техники позволили на количественном уровне изучать большие сложные системы. Метод меченых атомов, новые физико-химические методы, автоматический мониторинг, математическое моделирование, компьютерная техника послужили необходимыми для него инструментами.

На любой из систем экологической иерархии можно сделать две вещи:

1. Мы можем попытаться что-либо объяснить, либо понять. Такая попытка – это поиск истины в духе чисто научных традиций. Но чтобы понять, надо это описать. Описание тоже расширяет наши представления о живой природе. Самые ценные описания – это те, которые выполнены с прицелом на вполне определенную проблему, на потребность в понимании.

2. Мы можем предугадывать ход событий. Нередко экологи стараются даже предсказать, что при определенных обстоятельствах произойдет с теми или иными организмами или сообществами. На основе таких предсказаний мы пытаемся управлять теми или иными экологическими ситуациями и извлечь из них пользу.

Термин «предсказание» широко используется в математическом моделировании, которое со всеобщей компьютеризацией приобретает все большее значение. Итак, остановимся на методе математического моделирования как одного из основных при исследовании динамики различных систем. Упрощенные версии реального мира в науке называются моделями.

Модель – это абстрактное описание того или иного явления реального мира, позволяющее сделать предсказания. В своей простейшей форме модель может быть словесной или графической. Однако, если мы хотим получить достаточно надежные экологические прогнозы, то модель должна быть статистической и строго математической. Например, математическое выражение, описывающее изменение численности популяции насекомых и позволяющее предсказать эту численность в любой момент времени, можно считать с биологической точки зрения моделью полезной. А если это насекомое еще и вредитель, то эта модель полезна и с экономических позиций.

Модели, созданные на современных компьютерах, позволяют получать на выходе искомые характеристики при изменении параметров

модели, добавлении новых или исключении старых. Иными словами, возможна так называемая настройка модели, позволяющая приблизить ее к реальной ситуации. Наконец, модели очень полезны как средства интеграции всего того, что известно о моделируемой структуре. Если модель не работает, т.е. плохо соответствует реальной ситуации, то необходимо пересмотреть посылки, положенные в ее основу, также необходимые изменения могут быть предсказаны компьютером.

Вопреки мнению многочисленных скептиков, с сомнением относящихся к моделированию сложной природы, можно утверждать, что информация даже об относительно небольшом числе переменных служит достаточной основой для построения эффективных моделей, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется ключевыми эмергентными свойствами.

Стоит подчеркнуть, что экологов интересуют не только дикие или природные системы, но еще, кроме того, и сообщества, созданные человеком или подвергающиеся его влиянию (фруктовые сады, пшеничные поля, различные формы аквакультуры и т.д.). Более того, экологи часто изучают экспериментальные системы, физические и математические модели.

Итак, мы получили некоторые и весьма смутные представления об экологии как предмете, истории ее развития и структуре, а также системной экологии. Конечно трудно не будучи практическим биологом сразу охватить все это, но впоследствии шаг за шагом мы разберемся во всем более точно.

А теперь вернемся к терминологии и приведем некоторые множественные толкования экологии, каждое из которых верно. Основное, от которого произошло первоначальное понятие, а затем все более расширяющиеся.

1. *Экология* – часть биологии (биоэкология), изучающая отношение организмов, особей, популяций и сообществ между собой и окружающей средой.

Популяция – совокупность особей одного вида, в течение большого числа поколений, населяющих определенное пространство и скрещивающихся между собой, отделена от соседних аналогичных совокупностей.

Сообщество – система совместно живущих в пределах естественного объема пространства организмов.

2. *Экология* – дисциплина, изучающая общие законы экосистем различного иерархического уровня. *Экосистема* – любое сообщество живых существ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое.

3. *Экология* – комплексная наука, исследующая среду обитания живых существ, включая человека.

С философской позиции:

4. *Экология* – область знаний, рассматривающая совокупность предметов и явлений с точки зрения субъекта или объекта, как правило, живого, принимаемого за центральный объект совокупности. Это может быть и промышленное предприятие.

5. *Экология* – исследование положения человека как вида и общества в экосфере планеты и его связи с экологическими системами и меры воздействия на них.

В настоящее время экология распалась на ряд научных отраслей и дисциплин очень далеких от первоначального понимания экологии как биологической науки об отношениях живых организмов с окружающей их средой, хотя в основе всех современных направлений экологии лежат фундаментальные идеи биоэкологии (рис. 1.2).

Мы знаем уже, что экологию по размерам объектов изучения делят на аутоэкологию (организм и его среда), популяционную экологию (популяция и ее среда) и синэкологию (биотическое общество, экосистемы и их среда). Кроме того, существуют еще понятия *географическая* или *ландшафтная экология* (крупные геосистемы, географические процессы с участием живого и их среда) и последнее понятие *глобальная экология* (мегаэкология – учение о биосфере Земли).

По отношению к предметам изучения экологию разделяют на экологию микроорганизмов, грибов, растений, животных, человека, сельскохозяйственную, промышленную (инженерную), общую экологию как теоретически обобщающую дисциплину.

По средам и компонентам различают экологию суши, пресных водоемов, морскую, Крайнего Севера, высокогорий, химическую (геохимическую и биогеохимическую).

По подходам к предметам выделяют аналитическую и динамическую. С точки зрения фактора времени, рассматривают историческую и эволюционную.

В системе экологии человека выделяют социальную экологию (взаимоотношение социальных групп общества с их средой жизни), отличающуюся от экологии индивида и экологии человеческих популяций по функциональному пространственному уровню, равному синэкологии, но имеющему ту особенность, что сообщества людей в связи с их средой имеют доминанту социальной организации.

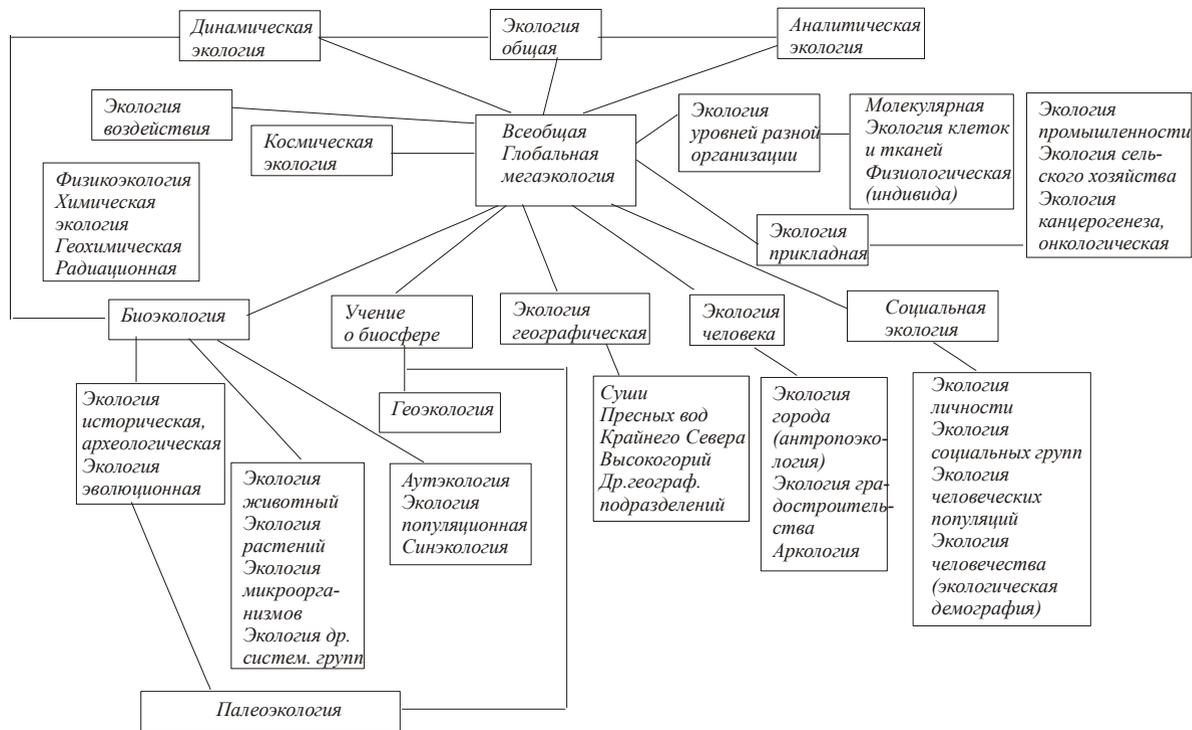


Рис. 1.2. Подразделения экологии

1.3. Системный подход в экологии

Набор концепций, методов, решений принято называть «системным анализом» и правомерно использование его в экологии – науке, являющейся по существу также системной. Рассматриваемый нами предмет «Системная экология» формировался в последние несколько десятков лет как набор различных методов системного анализа, математической логики и дифференциальных уравнений, многомерной статистики, а также методов вычислительной математики и моделирования к анализу биологических систем различного уровня – от клеточно-организменного до экосистемного и биосферы в целом. Как научное направление «системная экология» еще окончательно не сформировалось и поэтому сюда относят все возможные методы исследования биологических систем и их динамики, а также исследования различных проблем и задач, возникающих при изучении биосистем, характеризующихся множеством переменных и параметров. Большой толчок к развитию этого направления дало появление современных быстродействующих компьютеров, позволяющих хранить и обрабатывать большой объем количественной и качественной информации.

Системный анализ включает несколько основных этапов:

- выбор проблемы;
- постановка задачи и ограничение ее сложности;
- установление иерархии целей и задач;
- выбор путей решения задачи;
- моделирование;
- оценка возможных стратегий;
- внедрение результатов.

Эффективное становление методологии системного подхода стало возможным только в середине 60-х годов 20 в. В это время в распоряжение экологов поступили мощные ЭВМ и были разработаны методы моделирования сложных динамических систем, главным образом в аэрокосмических и технических исследованиях, которые и получили название системного анализа. Первые работы в этой области были проведены Ляпуновым (1966, 1968), Винбергом, Анисимовым (1966), Полетаевым (1966), а в зарубежных исследованиях Уаттом (1966), Одумом (1967) и др.

С этого времени применение в экологии системного анализа все более расширялось, что сопровождалось не только усовершенствованием моделей и приемов моделирования, но чрезвычайно плодотворным обратным влиянием моделирования на стратегию и тактику экологических исследований и даже на методологические установки экологов. Успехи в моделировании и изучении экосистем, особенно в рамках Ме-

ждународной биологической программы, способствовали окончательному утверждению системной парадигмы, опирающейся на концепцию экосистемы, как основы современной экологии.

Итак, современная экология представляет собой учение об экосистемах, раскрывающее закономерности их состава, структуры, функционирования и эволюции. Однако такая трактовка содержания экологии все еще не стала общепризнанной. Таким образом, именно системная экология имеет в настоящее время смысл. Присоединяясь к Одуму (1975), можно сказать, что задача системной экологии состоит в описании принципов, упрощений и абстракций, к которым необходимо научиться сводить многообразие реального мира природы, прежде чем приступить к построению его математических моделей. В этом случае моделирование следует считать специфическим методом системной экологии, с помощью которого исследуются законы функционирования и развития экосистем во времени и пространстве.

Системный подход к решению проблем, в том числе и экологических, включает следующие этапы:

- отыскание возможных вариантов решения;
- определение последствий использования каждого из возможных вариантов решения;
- применение объективных критериев, которые указывают, является ли одно решение более предпочтительным, чем другие.

При этом не предполагается, что используемые способы выбора решений являются единственными.

Положения, которые необходимо учитывать при системном анализе:

- процесс принятия решения должен осуществляться таким образом, чтобы используемые способы выбора решения можно было оценить, улучшить или заменить;
- критерии оценки решения должны быть четко сформулированы;
- усилия, затраченные на выявление связей между причинами и следствием, должны быть оправданы лучшим пониманием проблемы.

При проведении системного анализа могут возникнуть некоторые трудности, связанные с сведением различных факторов к одному параметру. Описание системы с помощью многих переменных является векторным. Каждая компонента вектора будет меняться при замене одного возможного варианта на другой. Однако при выборе наиболее желательного решения (в данном случае желательность – единственный фактор) используется скалярное описание. Это означает, что необходимо совершить операцию, преобразующую вектор $(a_1, a_2, a_3, \dots, a_n)$ в скаляр Z . Одной из задач системного анализа является четкое определение этой операции.

Экологические сообщества с их бесчисленными и порой едва уловимыми взаимодействиями между отдельными видами ресурсов, особями и популяциями чрезвычайно сложны по своей природе. Даже взаимодействие между хищником и жертвой (простейшая ситуация) является достаточно сложным: необходимо учитывать такие факторы, как степень голодания, поиск, преследование и новая функциональная реакция, пространственное и временное разделение и т.п.

Экологи создают модели сложных экосистем на ЭВМ на допущении разнообразных взаимодействий между компонентами этих систем. Используя фактический материал по влиянию каждого компонента экосистемы на остальные, они пытаются создать, по возможности, реалистические модели экосистем, чтобы можно было предсказывать их реакцию на те или иные воздействия. Поскольку в этом случае системный подход по сути дела является описательным и дедуктивным, сфера его приложений ограничена, т.к. нельзя предсказать точно поведение системы за пределами их состояний, которые имеются в исходных данных по взаимодействию между биотопами. Но, с другой стороны, это позволяет планировать дальнейшие исследования, акцентировать внимание на наиболее важных факторах и особенностях биосистемы.

Тема 2. МЕТОДОЛОГИЯ СИСТЕМНОГО АНАЛИЗА

2.1. Системный анализ и его этапы

Вопреки представлениям многих экологов, системный анализ не есть какой-то математический метод и даже группа математических методов. Это широкая стратегия научного поиска, которая, конечно, использует математический аппарат и математические концепции, но в рамках систематизированного научного подхода к решению сложных проблем. По существу системный анализ организует наши знания об объекте таким образом, чтобы помочь выбрать нужную стратегию или предсказать результаты одной или нескольких стратегий, которые представляются целесообразными тем, кто должен принимать решения. В наиболее благоприятных случаях стратегия, найденная с помощью системного анализа, оказывается «наилучшей» в некотором определенном смысле.

Мы будем понимать под системным анализом упорядоченную и логическую организацию данных и информации в виде моделей, сопровождающуюся строгой проверкой и анализом самих моделей, необходимыми для их верификации и последующего улучшения. Подробно о моделях поговорим ниже, а пока мы можем рассматривать модели как формальные описания основных элементов естественнонаучной проблемы в физических или математических терминах. Ранее основной

упор при объяснении тех или иных явлений делался на использовании физических аналогий биологических и экологических процессов. Системный анализ также иногда обращается к физическим аналогиям подобного рода, однако чаще применяемые здесь модели математические и в своей основе абстрактные. В рассматриваемом плане системный анализ как стратегию научного поиска разбивают на этапы, которые могут выполняться независимо, но как правило, они тесно взаимосвязаны и исследователь при решении проблемы может возвращаться к предыдущим этапам, их изменять, особенно при исследовании моделей и их верификации. Взаимосвязь основных этапов системного анализа представлена на рис. 2.1.

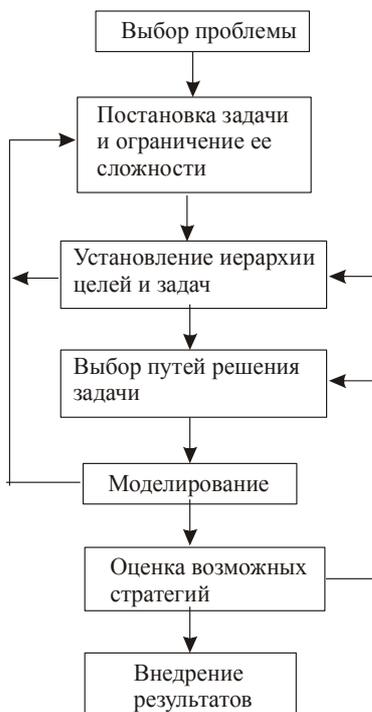


Рис. 2.1. Этапы системного анализа и их взаимосвязь

2.2. Выбор проблемы

Осознание того, что существует некая проблема, которую можно исследовать с помощью системного анализа, достаточно важная для детального изучения, не всегда оказывается тривиальным шагом. Само понимание того, что необходим действительно системный анализ про-

блемы, столь же важно, как и выбор правильного метода исследования. С одной стороны, можно взяться за решение проблемы, не поддающейся системному анализу, а с другой – выбрать проблему, которая не требует для своего решения всей мощи системного анализа и изучать которую данным методом было бы неэкономично. Такая двойственность первого этапа делает его критическим для успеха или неудачи всего исследования. Специалисты по системному анализу должны хорошо вникнуть в проблему и начать работать над ее решением. Вообще подход к решению реальных проблем действительно требует большой интуиции, практического опыта, воображения и того, что называется «чутьем». Эти качества особенно важны, когда сама проблема, как это часто случается, изучена довольно слабо.

2.3. Постановка задачи и ограничение ее сложности

Коль существование проблемы осознано, требуется упростить задачу настолько, чтобы она скорее всего имела аналитическое решение, сохраняя в то же время все те элементы, которые делают проблему достаточно интересной для практического изучения. Здесь мы вновь имеем дело с критическим этапом любого системного исследования. Вывод о том, стоит ли рассматривать тот или иной аспект данной проблемы, а также результаты сопоставления значимости конкретного аспекта для аналитического отражения ситуации с его ролью в усложнении задачи, которое вполне может сделать ее неразрешимой, часто зависит от накопленного опыта в применении системного анализа. Именно на этом этапе опытный специалист по системному анализу может внести наиболее весомый вклад в решение проблемы. Успех или неудача всего исследования во многом зависят от тонкого равновесия между упрощением и усложнением – равновесия, при котором сохранены все связи с исходной проблемой, достаточные для того, чтобы аналитическое решение поддавалось интерпретации. Ни один заманчивый проект оказывался в конце концов неосуществленным из-за того, что принятый уровень сложности затруднял последующее моделирование, не позволяя получить решение. И напротив, в результате многих системных исследований, выполненных в самых разных областях экологии, были получены тривиальные решения задач, которые на самом деле составляли лишь подмножества исходных проблем.

2.4. Установление иерархии целей и задач

После постановки задачи и ограничения степени ее сложности можно приступить к установлению целей и задач исследования. Обычно эти цели и задачи образуют некую иерархию, причем основные задачи последовательно подразделяются на ряд второстепенных. В такой иерархии необходимо определить приоритеты различных стадий и соот-

нести их с теми усилиями, которые необходимо приложить для достижения поставленных целей. Таким образом, в сложном исследовании специалист по системному анализу может присвоить сравнительно малый приоритет тем целям и задачам, которые хотя и важны с точки зрения получения научной информации, довольно слабо влияют на вид решений, принимаемых относительно воздействий на экосистему и управления ею. В иной ситуации, когда данная задача составляет часть программы какого-то фундаментального исследования, исследователь заведомо ограничен определенными формами управления и концентрирует максимум усилий на задачах, которые непосредственно связаны с самими экологическими процессами. Во всяком случае, для плодотворного применения системного анализа очень важно, чтобы приоритеты, присвоенные различным задачам, были четко определены.

2.5. Выбор путей решения задач

На данном этапе исследователь может обычно выбрать несколько путей решения проблемы. Как правило, опытному специалисту по системному анализу сразу видны семейства возможных решений конкретных задач. В общем случае он будет искать наиболее общее аналитическое решение, поскольку это позволит максимально использовать результаты исследования аналогичных задач и соответствующий математический аппарат. Каждая конкретная задача обычно может быть решена более чем одним способом. И вновь выбор семейства, в рамках которого следует искать аналитическое решение, зависит от опыта специалиста по системному анализу. Неопытный исследователь может затратить много времени и средств в попытках применить решение из какого-либо семейства, не сознавая, что это решение получено при допущениях, несправедливых для того частного случая, с которым он имеет дело. Аналитик же часто разрабатывает несколько альтернативных решений и только позже останавливается на том из них, которое лучше подходит для его задачи.

2.6. Моделирование

После того, как проанализированы подходящие альтернативы, можно приступить к важному этапу – моделированию сложных динамических взаимосвязей между различными аспектами проблемы. При этом следует помнить, что моделируемым процессам, а также механизмам обратной связи присуща внутренняя неопределенность, а это может значительно усложнить как понимание системы, так и ее управляемость. Кроме того, в самом процессе моделирования нужно учитывать сложный ряд правил, которые необходимо будет соблюдать при выработке решения о подходящей стратегии. На этом этапе математику очень легко увлечься изяществом модели, и в результате будут утраче-

ны все точки соприкосновения между реальными процессами принятия решений и математическим аппаратом. Кроме того, при разработке модели в нее часто включаются непроверенные гипотезы, а оптимальное число подсистем предопределить достаточно сложно. Можно предположить, что более сложная модель полнее учитывает сложности реальной системы, но хотя это предположение интуитивно вполне кажется корректным, необходимо принять во внимание дополнительные факторы. Рассмотрим, например, гипотезу о том, что более сложная модель дает и более высокую точность с точки зрения неопределенности, присущей модельным прогнозам. Вообще говоря, систематическое смещение, возникающее при разложении системы на несколько подсистем, связано со сложностью модели обратной зависимостью, но налицо и соответствующее возрастание неопределенности из-за ошибок измерения отдельных параметров модели. Те новые параметры, которые вводятся в модель, должны определяться количественно в полевых и лабораторных экспериментах, и в их оценках всегда есть некоторые ошибки. Пройдя через имитацию, эти ошибки измерений вносят свой вклад в неопределенность полученных прогнозов. По всем этим причинам в любой модели выгодно уменьшать число включенных в рассмотрение подсистем.

2.7. Оценка возможных стратегий

Как только моделирование доведено до стадии, на которой модель можно использовать, начинается этап оценки потенциальных стратегий, полученных из модели. Если окажется, что основные допущения некорректны, возможно придется вернуться к этапу моделирования, но часто удастся улучшить модель, незначительно модифицировав исходный вариант. Обычно необходимо также исследовать «чувствительность» модели к тем аспектам проблемы, которые были исключены из формального анализа на втором этапе, т.е. когда ставилась задача и ограничивалась степень ее сложности.

2.8. Внедрение результатов

Заключительный этап системного анализа представляет собой применение на практике результатов, которые были получены на предыдущих этапах. Если исследование проводилось по вышеописанной схеме, то шаги, которые необходимо для этого предпринять, будут достаточно очевидны. Тем не менее, системный анализ нельзя считать завершенным, пока исследование не дойдет до стадии практического применения, и именно в этом отношении многие выполненные работы оказывались невыполненными. В то же время как раз на последнем этапе может выявиться неполнота тех или иных стадий или необходимость их пересмотра, в результате чего понадобится еще раз пройти какие-то из уже завершенных этапов.

2.9. Применение системного анализа в экологии

Поскольку системный анализ представляет собой скорее способ мышления, нежели определенный набор рецептов, приведенный выше перечень должен рассматриваться только как руководство к действию. При решении конкретных задач некоторые этапы могут быть исключены или изменен порядок их следования, иногда придется повторить эти этапы в различных комбинациях. Например, может оказаться необходимым пересмотреть роль исключенных из рассмотрения факторов, что потребует пройти несколько раз стадии моделирования и оценки возможных стратегий. Аналогичным образом может проверяться адекватность целевой структуры исследования, для чего придется время от времени возвращаться к одному из ранних этапов даже после выполнения значительной части работы на более поздних этапах анализа. Самые плодотворные модели будут «копировать» реальную ситуацию с той точностью, которая позволит получить спектр решений и удовлетворит широкий круг людей, принимающих решения. Стадия принятия решения, таким образом, не всегда бывает четко определена, окончательное решение может приниматься уже после завершения формального научного исследования.

Цель описанного выше многоэтапного системного анализа состоит в том, чтобы помочь выбрать правильную стратегию при решении практических задач, в данном случае в области экологии. Структура этого анализа направлена на то, чтобы сосредоточить главные усилия на сложных и, как правило, крупномасштабных проблемах, не поддающихся решению более простыми методами исследования, например наблюдением и прямым экспериментированием. Из-за сложности проблем, для решения которых применяется системный анализ, предполагается использование ЭВМ для обработки и анализа данных, моделирования и выбора альтернативных решений. Однако ни использование ЭВМ, ни привлечение математического аппарата не является основной особенностью системного анализа как такового.

Основной вклад системного анализа в решение различных проблем обусловлен тем, что он позволяет выявить те факторы и взаимосвязи, которые впоследствии могут оказаться весьма существенными, что он дает возможность так изменять методику наблюдений и эксперимент, чтобы включить эти факторы в рассмотрение, и освещает слабые места гипотез и допущений. Как научный метод системный анализ с его акцентом на проверку гипотез через эксперименты и строгие выборочные процедуры создает мощные инструменты познания физического мира и объединяет эти инструменты в систему гибкого, но строгого исследования сложных явлений. Успехов в его приложении к практическим задачам чаще всего удается достичь небольшим группам ученых, работаю-

щих в одном институте и занимающихся четко очерченной и достаточно узкой проблемой.

Определив в общих чертах, что такое системный анализ, выясним, почему мы вынуждены использовать его в экологии. Отчасти дело здесь в относительной сложности экологии как науки, имеющей дело с разнообразными взаимодействиями между огромным количеством организмов. Почти все эти взаимодействия динамические в том смысле, что они зависят от времени и постоянно изменяются. Более того, взаимодействия часто имеют ту особенность, которую в технике называют обратной связью, т.е. характеризуются тем, что некоторые эффекты процесса возвращаются к своему источнику или к предыдущей стадии, в результате чего эти эффекты усиливаются или видоизменяются. Обратные связи бывают положительными (усиление эффекта) и отрицательными (ослабление эффекта). Сама обратная связь может быть достаточно сложной, включая в себя ряд положительных и отрицательных эффектов, а последствия могут зависеть от факторов внешней среды. Примером может служить кривая Рикера (1979) между родительским стадом и пополнением молодь, которая используется во многих моделях водных экосистем.

Сложность экосистем, однако, не ограничивается наличием разнообразных взаимодействий между организмами. Живые организмы сами изменчивы – это одна из важнейших их особенностей. Эта изменчивость может проявляться либо при взаимодействии организмов друг с другом (например, в процессе конкуренции или хищничества), либо в реакции организмов (коллективной или индивидуальной) на условия окружающей среды. Она может заключаться в изменении скорости роста и воспроизводства или даже в различной способности к выживанию в сильно различающихся условиях. Когда к этому добавляются происходящие независимо изменения таких факторов среды, как климат и характер местообитания, исследование и регулирование экологических процессов и экологических систем превращаются в трудную задачу. В результате анализ даже относительно неизменной экологической системы весьма сложен. Традиционная стратегия эколога в таких условиях состоит обычно в том, что он обращает свое внимание на малые подмножества реальной проблемы. Так, многие исследователи ограничивались анализом поведения отдельных организмов в относительно простых местообитаниях, либо конкуренции между двумя или тремя видами. Особенно популярный тип исследований – это анализ отношений между одним хищником и одной жертвой. Везде была задача упростить исследования, чтобы можно было использовать методы, исключая потенциальные источники изменчивости. Но даже после этого взаимоотношения между рассматриваемыми организмами оставались достаточно трудными для моделирования и анализа.

Когда в экологическом исследовании рассматриваются эффекты намеренного воздействия на экологические системы, тем самым вводится еще одно измерение изменчивости и взаимодействия. Например, в принципиальных вопросах прикладной экологии лесоводства и земледелия или рыболовства для некоторого упрощения обычно рассматривают поведение лишь одной культуры, вида, однако подобные исследования почти ничего не говорят нам о том, как будет вести себя система как целое в ответ на изменения, вызванные хозяйственной деятельностью человека. В частности, влияние данной культуры на почву и на другие виды, входящие в состав той экосистемы, в пределах которой произрастает данная культура, изучается довольно редко в основном из-за трудностей проведения экспериментов, которые нужно поставить, чтобы проверить правильность гипотез необходимой степени сложности. Еще труднее распространить идеи комплексного подхода на экологические эффекты, возникающие, например, при землепользовании или эксплуатации морских экосистем, где рассматривается несколько альтернативных стратегий развития и управления биосистемой и средой.

По всем этим причинам, т.е. из-за внутренней сложности экологических взаимосвязей, характерной для живых организмов изменчивости и очевидной непредсказуемости результатов постоянных воздействий на экосистемы со стороны человека, экологу необходимо упорядочить и логически организовать свои исследования, которые уже выходят за рамки последовательной проверки гипотез. Прикладной системный анализ дает возможную схему такой организации – схему, в которой экспериментирование является составной частью процесса моделирования системы, так что сложность и изменчивость сохраняются в той форме, в которой они поддаются анализу. Специалисты по системному анализу не объявляют свой подход к решению сложных проблем единственно возможным, но считают, что это самый эффективный подход. Если бы был иной, они бы им воспользовались.

Есть, однако, и еще одно основание для применения системного анализа в экологии. По самой своей природе экологическое исследование часто требует больших масштабов времени. Например, исследования в области земледелия, садоводства или рыболовства связаны с определением урожайности, а урожай собирается раз в год, так что один цикл эксперимента занимает один год и более. Для лососевых хозяйств цикл горбуши – два года, кеты – 4–5 лет. Чтобы найти оптимальное количество удобрений и провести другие возможные мероприятия по окультуриванию, может понадобиться несколько лет, особенно когда рассматривается взаимосвязь с погодой. В лесоводстве из-за длительно-го круговорота урожая древесины самый непродолжительный эксперимент занимает 25 лет, а долговременные эксперименты могут длиться от 40 до 120 лет. Аналогичные масштабы времени часто необходимы и

для проведения исследований по управлению природными ресурсами. Все это требует извлекать максимальную пользу из каждой стадии экспериментирования, и именно системный анализ позволяет построить нужную схему эксперимента.

Современное состояние экологии как науки с ее крайней расщепленностью научных усилий настоятельно требует введения некоей объединяющей концепции (теории, как правило несовместимы, не изучена правомочность допущений и т.д.). В данном случае системный анализ можно рассматривать как альтернативные гипотезы, при этом сам системный анализ часто будет подсказывать, какие контрольные эксперименты необходимо провести, чтобы сделать выбор.

Наконец нам нужно внимательно рассмотреть природу тех моделей, которые мы собираемся строить для описания экологических отношений. Обычно мы не осознаем, как велика роль функциональных моделей физики и техники в формировании наших представлений о взаимосвязях различных физических явлений.

На самом деле многие семейства моделей, которые применяются в системном анализе экологических систем, являются моделями функционального и детерминистского типа, полученными из причинно-следственных отношений физики, а математический аппарат, используемый для описания этих моделей, есть не что иное, как традиционная прикладная математика, которая, строго говоря, является математикой, примененной к физике.

Однако не все экологические отношения являются отношениями такого типа. Из-за изменчивости организмов и местообитаний, взаимоотношений животных трудно применять методы прямого исследования и экспериментирования, и необходим более сложный математический аппарат стохастических и вероятностных связей, чтобы моделировать изменчивость биологических процессов и связи между переменными, которые зависят от ряда независимых факторов (температуры, кислорода, солености, влаги для почвы и т.д.).

Попытки использования системного анализа вначале были сделаны волевым решением. По Международной экологической программе исследовали циклы питательных веществ и разлагателей. Исследование циклов питательных веществ и разлагателей в экосистемах далеко не просто. Прямой анализ процессов, составляющих эти циклы, затруднен сложностью самих циклов – одновременное определение включенных в анализ параметров может оказаться даже невозможным без некоего искажения этих процессов, особенно если учесть, что для обнаружения сезонных и периодических изменений необходим большой промежуток времени. Тем не менее, при работе в рамках МЭП с помощью системного анализа был достигнут значительный прогресс в синтезе моделей циклов питательных веществ и разлагателей для конкретных биомов.

Многие из этих моделей были первоначально построены на основе данных, собранных ранее, а прямая имитация процессов выявила необходимость проведения критических тестов, т.е. вела к дальнейшему сбору данных и моделированию.

В землепользовании синтез экологических моделей, построенных по ранее собранным данным, и последующие эксперименты позволили предсказать результаты изменений в управлении и определить стратегии землепользования. Такое моделирование имеет одну особенность – нет необходимости в построении подробных моделей. Нужнее оказались сравнительно простые модели, способные отразить потенциальный конфликт между стратегиями землепользования. Отыскание компромисса между сложностью и простотой при выборе подсистем и видов, учитываемых в модели, – это одна из самых трудных задач, с которыми специалист по системному анализу сталкивается в любой практической ситуации. Как уже отмечалось выше, ему вряд ли удастся с первого раза сформулировать модель и ограничить степень ее сложности.

Тема 3. МОДЕЛИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

3.1. Семейства моделей

Мы определили понятие «модель» как формальное выражение основных элементов проблемы в физических или математических терминах, которое отображает свойства объекта исследования, взаимосвязи, структурные и функциональные параметры. Теперь необходимо уточнить это описание с тем, чтобы понять, что кроется за важнейшим этапом системного анализа – этапом построения модели и за выбором подходящей модели для решения конкретной проблемы. Рассмотрим вначале, что подразумевается под термином «формальные выражения» и почему при этом используются именно физические или математические термины. Формальное выражение проблемы или объекта исследования можно рассматривать как первый и необходимый этап построения модели, который состоит из формализации проблемы, т.е. из упорядочения информации, выявления и описания взаимосвязей в виде логических структур, формул или физических (материальных) моделей.

Модель называется абстрактной (концептуальной) либо материальной (физической) в зависимости от того, какой системой она является, т.е. от выбора средств моделирования. Абстрактной моделью может быть, в частности, система математических выражений, описывающих характеристики объекта моделирования и взаимосвязи между ними (математическая модель). Модели с конкретными числовыми значениями характеристик называются числовыми моделями, записанные с помо-

щью логических выражений – логическими моделями, модели в графических образах – графическими моделями (графики, диаграммы, рисунки). К логическим моделям обычно относят блок-схемы алгоритмов и программы для ЭВМ. В зависимости от типа применяемых вычислительных машин различают аналоговые и дискретные (цифровые) модели. Вместе с тем аналоговые модели могут рассматриваться и как материальные, поскольку они основаны на получении физического (электрического, механического и т.п.) образа исследуемого процесса. Большое распространение имеют и такие материальные модели, как уменьшенные макеты, искусственные биосистемы (аквариумы), действующие модели различных приборов и устройств или просто словесное описание и т.п.

Мы остановились лишь на некоторых общих свойствах моделей. Еще одно преимущество использования математических моделей состоит в том, что опытный аналитик способен распознавать семейства моделей аналогично тому, как опытный ботаник часто может отнести данное растение к определенному роду, даже когда ему неизвестен этот вид. В рамках нашего курса невозможно рассмотреть все существующие семейства моделей, поэтому мы остановимся лишь на тех из них, с которыми пользователи системного анализа сталкиваются наиболее часто, а именно:

- 1) словесные модели,
- 2) динамические модели,
- 3) детерминистские и стохастические модели,
- 4) матричные модели,
- 5) многомерные модели,
- 6) оптимизационные модели и некоторые другие.

Как мы видим, этот список далеко не полный, а его категории к тому же не взаимоисключающие. Но этой классификации достаточно, чтобы дать представление о некоторых математических моделях, применимых для решения практических задач, и проиллюстрировать основные требования, предъявляемые к моделям прикладного системного анализа.

Прежде чем обратиться к семействам различных математических моделей, подытожим преимущества и недостатки применения математических моделей в прикладном системном анализе.

Преимущества математических моделей состоят в том, что эти модели точны и абстрактны, что они передают информацию логически однозначным образом. Модели точны, поскольку они позволяют делать предсказания, которые можно сравнить с реальными данными, поставив эксперимент или проведя необходимые наблюдения. Модели абстрактны, т.к. символическая логика математики извлекает те элементы, которые важны для дедуктивной логики рассуждения, исключая, таким образом,

все посторонние значения, которые могут быть приданы словам. Математические модели позволяют использовать всю совокупность накопленных знаний о поведении взаимосвязей, так что логически связанные суждения об изучаемой системе можно вывести, не повторяя все предыдущие исследования. Математические модели дают нам важное средство коммуникации благодаря однозначности символической логики, используемой в математике, – средство, которое в значительной степени лишено недостатков, свойственных обычному языку.

Недостатки математических моделей заключаются во внешней сложности символической логики. Эта сложность отчасти неизбежна, если изучаемая проблема сложна, вполне возможно, что сложным окажется и математический аппарат, необходимый для ее описания. Отсутствием корректной интерпретации результатов сложных методов анализа страдают многие научные статьи, видимо, вследствие того, что этот вопрос обсуждается намного реже, чем соответствующие математические аспекты исследования.

Но, пожалуй, самый большой недостаток математических моделей связан с тем искажением, которое можно привести в саму проблему, упорно отстаивая конкретную модель, даже если в действительности она не соответствует фактам, а также с теми трудностями, которые возникают иногда при необходимости отказаться от модели, оказавшейся неперспективной. Именно поэтому необходимо помнить, что моделирование в прикладном системном анализе – это лишь один из этапов широкой стратегии исследования. Мы должны внимательно следить за тем, чтобы моделирование не превратилось в самоцель!

3.2. Словесные и математические модели

Некоторые специалисты по системному анализу считают построение «словесной» модели важным этапом, на котором объединяется все, что связано с решаемой проблемой, с целью выделения той части системы, которую, с их точки зрения, необходимо исследовать. Часто несколько ученых, занимающихся одной и той же проблемой, не соглашаются с описанием своих коллег, предложенным для данной экологической системы; разногласия же по поводу частных элементов системы, которые прямо или косвенно связаны с практическими задачами исследования, возникают еще чаще. Что же касается больших групп исследователей, занимающихся сложными проблемами, к которым применим системный анализ, то здесь эти разногласия бывают весьма глубокими и трудноразрешимыми. Поэтому есть все основания потратить определенное время на то, чтобы найти описание, удовлетворяющее всех заинтересованных исследователей, даже если в нем будут некоторые пробелы, отражающие те моменты, по которым не удалось прийти к общему мнению. Такое описание может во многом помочь на стадиях постанов-

ки задачи и ограничения ее степени сложности и установления иерархии целей и задач исследования. В такой роли «словесная» модель может принести неоценимую пользу. Некоторые исследователи не согласны с термином «словесная» модель и считают все, что подразумевается под этим термином, – есть некое описание и нет нужды присваивать ему какое-то сложное название.

Стоит заметить, что опытные специалисты в области системного анализа не считают нужным делать упор на «словесные» модели, когда исследование уже выходит из стадий постановки задачи, ограничения степени ее сложности и установления иерархии целей и задач. Это обусловлено тем, что опытный аналитик способен быстро перейти к построению целого ряда математических моделей и считает, что быстрее всего к решению проблемы его приведет выбор наиболее подходящей из них.

Сила математики заключается в ее способности выражать идеи и особенно сложные связи с помощью символической логики, сохраняя в то же время простоту и рациональность выражения. Целое знание математической системы обозначений покоится на экономичном выражении связей через символическую логику, и это выражение является «формальным» в том смысле, что из него можно формальными способами получить некоторые предсказания. Не будь этой способности предсказывать результаты изменений одного или более элементов связей, мы бы не могли считать эти выражения научной, а не просто литературной записью. Поэтому использование математических обозначений в моделировании сложных систем является попыткой дать содержательную символику, которая упрощает, но не слишком искажает основные взаимосвязи. Различные математические правила манипулирования со связями системы позволяют нам делать предсказания относительно тех изменений, которые могут произойти в экологических системах, когда изменяются их составляющие. Такие предсказания в свою очередь позволяют сравнивать модельные системы с теми реальными объектами, которые они должны представлять, и проверять тем самым адекватность модели наблюдениям и экспериментальным данным. В сущности даже манипуляции с самой модельной системой могут подсказать, какие реальные эксперименты необходимо поставить для проверки адекватности модели.

Некоторые исследователи делают различия между моделями и «имитациями». «Имитацией» они считают максимально подробное математическое описание с какой-то практической целью, а под термином «модель» понимают описание общих идей, содержащее как можно меньше деталей. Но мы не будем делать этого различия, считая моделью любое формальное описание связей между определенными символами, эти модели мы будем применять, как правило, для того, чтобы имитировать реакцию экологической системы в ответ на различные воздействия. Таким образом, в прикладном системном анализе мы будем стремиться к слиянию понятий «модель» и «имитация».

В общем случае математические модели классифицируют на детерминистские и стохастические, хотя в последнее время в связи с бурным развитием вычислительной техники и различных приложений практически все модели являются смешанными и еще с элементами имитации.

Если предыдущее состояние системы однозначно определяет последующее состояние, то система или модель называется детерминистской. В качестве примера можно привести модели, описанные с помощью дифференциальных уравнений. Если, зная состояние системы в данный момент времени, можно лишь указать вероятности наступления того или иного состояния в следующий момент времени, то система называется вероятностной или стохастической. Для описания и исследования таких систем применяется математический аппарат теории случайных процессов.

Существует деление математических моделей и по способу описания динамики моделируемого объекта. Если и время, и состояние моделируемого объекта описываются на бесконечных непрерывных множествах (например время и численность популяции), то называют такую модель непрерывно-непрерывной (системы дифференциальных уравнений). Если время принимает только целые положительные значения, а состояние – на непрерывных множествах, то такая модель называется дискретно-непрерывной (уравнения в конечных разностях). Если и время, и состояние моделируемой системы описываются на дискретных множествах, то такую модель называют дискретно-дискретной. Примером может служить оценка численности популяции в баллах (мало, немного, много особей и т.д.). В этом случае применяется математический аппарат теории конечных автоматов, сюда можно отнести матричные модели и т.п.

3.3. Детерминистские модели

Прежде чем двигаться дальше, нам нужно дать некоторые определения, отражающие основные концепции. Однако делать это целесообразно на примере каких-либо простых моделей, которые мы сейчас рассмотрим.

Одной из простейших моделей роста популяции организмов является модель, заданная дифференциальным уравнением:

$$\frac{dY}{dt} = ry, \quad (3.1)$$

где y – плотность популяции в момент t , r – константа. Один из примеров биологического процесса, который может быть представлен подобной моделью, – это рост бактериальной культуры до того, как начнет истощаться среда. Здесь скорость роста в любой момент времени равна

постоянной доле от плотности популяции в этот момент. Выражая эту связь в такой форме, мы можем, решая уравнение (3.1), получить выражение для плотности популяции в любой момент времени:

$$y = y_0 \cdot e^{rt}, \quad (3.2)$$

где y – плотность популяции в момент t , y_0 – плотность в момент $t=0$, r – константа, а e – основание натурального логарифма.

Эта простая экспоненциальная модель имеет довольно ограниченное применение, поскольку плотность популяции организмов будет по мере истощения питательных веществ достигать некоторого стационарного значения. Альтернативной моделью, обладающей данным свойством, является дифференциальное уравнение:

$$\frac{dY}{dt} = ay - by^2, \quad (3.3)$$

где y – вновь плотность популяции в момент времени t , a и b – константы. Аналогично, решая дифференциальное уравнение, получим:

$$y = \frac{a/b}{1 + e^{-a(t-t_0)}}. \quad (3.4)$$

Эта логистическая модель достаточно хорошо описывает рост бактериальных популяций в условиях, когда запасы питательных веществ ограничены. Сначала рост популяции носит экспоненциальный характер, а затем, по мере истощения ресурсов, постепенно замедляется, пока плотность популяции не достигнет постоянного уровня или асимптоты. Более того, предсказать, что этот постоянный уровень равен a/b , мы можем при помощи простых алгебраических манипуляций с исходной моделью, т.е. посредством логической дедукции в рамках символической логики математического выражения нашей модели. Иными словами, выражая модель в абстрактных математических терминах, мы сразу же приобретаем возможность получения из модели дальнейшей информации. Обе модели являются детерминистскими в том смысле, что при заданных значениях констант плотность популяции в данный момент времени t всегда одна и та же: величина Y однозначно определяется значением t .

3.4. Стохастические модели

Модели, задаваемые дифференциальными уравнениями, были разработаны вначале в приложениях математики к физике и, естественно, что в поисках моделей для экологии нам прежде всего стоит посмотреть, нельзя ли использовать то, что было развито в других областях.

Мы можем, однако, строить наши модели совершенно иным способом, положив в их основу изменчивость живых организмов, тогда это

будут вероятностные или стохастические модели. В подобных моделях используется совсем иная область математики, развившаяся позже, чем дифференциальное исчисление и дифференциальные уравнения. Один простой пример такой модели, соответствующий детерминистской модели экспоненциального роста, задается уравнением:

$$\frac{dY}{dt} = [a + b(t)] \cdot y, \quad (3.5)$$

где y – плотность популяции в момент времени t , a – константа, $b(t)$ – случайная переменная с нулевым средним. Это значит, что величина $b(t)$ меняется, принимая значения из некоторого случайного распределения так, что между флуктуациями в последовательные моменты нет никакой корреляции. Легко видеть, что если основой для имитации служит стохастическая модель, то результаты имитации будут различаться, даже если константы и начальные условия одинаковы. Эту вариабельность обеспечивают вероятностные элементы модели; назначение таких моделей именно в том и состоит, чтобы отразить изменчивость, характерную для живых организмов и экологических систем. Что же касается постановки реального эксперимента, то обычно бывает необходимо провести целую серию имитаций, с тем чтобы определить, как система реагирует на различные воздействия.

Итак, мы вкратце рассмотрели два типа моделей:

- 1) детерминистские модели, в которых предсказываемые значения могут быть точно вычислены;
- 2) стохастические модели, в которых предсказываемые значения зависят от распределения вероятностей.

Это различие важно иметь в виду, и далее мы рассмотрим, как с помощью распределения вероятностей осуществляется подгонка моделей, т.е. выбор таких значений параметров, при которых предсказанные величины достаточно близки к результатам наблюдений. Оценка таких параметров требует применения статистических методов, которые опираются на теорию вероятностей. И здесь следует различать *популяцию* и *выборку*. Под популяцией понимается такое множество индивидов, свойства которых мы хотим исследовать. Эти индивиды могут быть организмами, экосистемами или даже любой характеристикой организмов или экосистем.

Выборка – это любое конечное множество индивидов, извлеченное из популяции, при этом считается, что выборка делается таким образом, что вычисленные по ней величины являются показательными (репрезентативными) для всей популяции и могут поэтому рассматриваться как оценки соответствующих величин для этой популяции. Методы, которыми проводятся выборки, мы рассматривать не будем.

Величины, характеризующие популяцию в целом, определим как параметры либо как константы или коэффициенты в уравнениях модели. Необходимо все время помнить о разнице между параметрами и выборочными оценками.

Уравнения, задающие модель, будут содержать два типа переменных. По крайней мере, одна из переменных будет зависимой в том смысле, что она меняется при изменении других переменных. В рассмотренных выше примерах такой величиной является плотность популяции u . Другие переменные считаются независимыми, например t .

Определим подгонку моделей как выбор таких значений параметров, при которых предсказанные значения величин достаточно близки к наблюдаемым. В действительности, вероятность того, что параметры отвечают данным наблюдений, мы будем рассматривать как математическую функцию этих параметров и определим ее как *функцию правдоподобия*. Эта функция является мерой соответствия между моделью и данными, а те значения параметров, для которых правдоподобие максимально, называются *оценками максимального правдоподобия*.

Кроме того, наши модели подразделяются еще на две категории, а именно аналитические и имитационные.

Аналитические модели – это те, в которых для определения значений предсказываемых величин получаются выражения в явном виде, сюда относятся регрессионные и многомерные модели, модели планирования эксперимента и стандартные теоретические статистические распределения.

Имитационные модели – это те, которые могут быть описаны с помощью набора определенных математических операций, таких как решение дифференциальных уравнений, повторное применение переходной матрицы или использование случайных чисел, различные регрессии. Преимущество имитационных моделей состоит в том, что их легче построить не математику, но подогнать их под данные наблюдений обычно труднее, чем аналитические модели.

3.5. Динамические модели

К динамическим моделям можно отнести все модели, где рассматриваются различные параметры биосистем в динамике от времени или другой независимой величины.

Всякое практическое использование динамических моделей зависит от способности современных ЭВМ решать большое число (сотни) уравнений за короткие промежутки времени. Эти уравнения являются более или менее сложными математическими описаниями того, как функционирует имитируемая система, и даются они в форме выражений для уровней различных типов, темп изменения которых регулируется управляющими функциями. Уравнения для уровней описывают накоп-

ления в системе таких величин, как масса, численность организмов или количество энергии, а уравнения для темпов управляют изменением этих уровней во времени. Управляющие функции отражают правила, явные или неявные, которые регулируют функционирование системы. Математические модели системы могут отображать ее лишь с той степенью точности, с какой уравнения, описывающие свойства компонентов модели, отображают свойства компонентов реальной системы. Популярность динамических моделей обязана большой гибкости методов, применяемых для описания динамики систем, которая включает нелинейные реакции компонентов на регулирующие переменные, а также положительные или отрицательные обратные связи. Такая гибкость имеет и свои недостатки. Например, невозможно учесть уравнения для всех компонентов системы, так как даже при наличии современных ЭВМ имитация быстро становится слишком сложной. Поэтому необходимо иметь некоторую абстракцию, основанную на здравом смысле и допущениях о функционировании экосистемы.

При использовании системной динамики в моделировании выделяют три главных этапа:

- Во-первых, нужно установить, какое именно динамическое свойство системы представляет интерес и сформулировать гипотезы о взаимодействиях, порождающих данное свойство.
- Во-вторых, компьютерная имитационная модель должна быть построена таким образом, чтобы она дублировала элементы поведения и взаимодействий, определенные как существенные для системы.
- В-третьих, когда мы убедимся в том, что поведение модели достаточно близко к поведению реальной системы, мы используем модель, чтобы понять последовательность изменений, наблюдаемых в реальной системе, и предложить эксперименты, которые нужно поставить на стадии оценки потенциальных стратегий, т.е на следующем этапе системного анализа.

Многих экологов привлекает к динамическим моделям наличие специально ориентированных языков и программирующих систем для их машинной реализации, чтобы исследователю не обучаться современным методам программирования. Эти программирующие системы призваны облегчить общение не только между исследователями и ЭВМ, но и между самими исследователями. Важной чертой таких имитационных программирующих систем является то, что все процессы и их детали могут быть представлены в концептуальной, а не вычислительной форме. Сама программирующая система включает некую процедуру сортировки, которая упорядочивает все расчеты и процессы интегрирования в эффективный алгоритм. В результате этого программа имитации может быть представлена в более понятной форме, а ряд концептуальных ошибок и ошибок программирования выявляются самой системой. Тем

не менее многие предпочитают записывать свои программы имитации на языках высокого уровня. Работая с языками, мы избегаем от ограничений и правил, присущих любому специально ориентированному языку.

Основные характеристики динамических моделей состоят в том, что экологическая система рассматривается в динамике во времени, т.е. происходит изменение количественных характеристик (численности, биомассы) в динамике, описываемой непрерывными функциями.

Трудности динамических моделей заключаются в том, что не всегда легко предсказать поведение даже самых простых моделей. Достаточно лишь одной нелинейности и двух петель обратной связи, чтобы поведение модели стало «контринтуитивным», т.е. противоречило нашим интуитивным представлениям о системе. С другой стороны, ничего не стоит построить модель, не совпадающую с действительностью или неустойчивую. Еще одна трудность связана с тем, что для выяснения механизма функционирования модельной системы обычно необходимо провести много специальных экспериментов с моделью. Например, всегда приходится проверять поведение модели в ответ на одновременное изменение двух или более входных переменных и только в редких случаях достаточно проверить реакцию на изменение лишь одной переменной.

Трудности, связанные с предсказанием поведения динамических моделей, заметно снижают их роль в дальнейшем развитии теории. Естественно, что наибольшие трудности в построении математических моделей связаны с проверкой основных допущений, необходимых для применения модели, но часто эта проверка бывает более легкой и математически строгой, нежели поиск сложных типов поведения и разрывностей в динамических моделях. Еще один недостаток в том, что они не всегда дают оценки значений основных параметров, особенно когда их число достаточно велико, а использование метода итераций довольно трудоемко даже для супер ЭВМ (много времени, плохо сходятся оценки).

Динамические модели по своей природе и математической структуре нацелены в основном на получение детерминистских решений. Правда, в них могут включаться стохастические элементы, но иногда это сопряжено с трудностями.

Итак, динамические модели могут быть особенно полезны на ранних стадиях системного анализа сложных экологических систем, поскольку они направлены на выявление основных связей в системе и тех переменных и подсистем, которые являются ключевыми. На более поздних этапах целесообразнее сосредоточить усилия на использовании какого-либо другого семейства моделей, именно поэтому в системном анализе выделена стадия получения альтернативных решений проблемы.

3.6. Матричные модели

Использование матричного исчисления для описания роста сложных популяций началось в основном после работ Лесли (Уильямсон, 1975). Матричные модели представляют собой семейство таких моделей, реалистичность которых в известной мере принесена в жертву тем преимуществам, которые дает специфика математического описания модели. Они представляют собой одну из удобных форм описания популяционных систем для практических вычислений.

Матрица есть прямоугольная таблица, размером $i \times j$, где i – число строк, j – число столбцов, (например 3×4). Каждое из $i \times j$ чисел называется элементом. Если в целом матрица обозначается A , то a_{ij} – это элемент i -той строки, j -того столбца A .

$$A = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & a_{34} \end{vmatrix} \quad (3.6)$$

Матрицы бывают нескольких типов: квадратные, единичные, нулевые, симметричные. Кроме того, существуют матрицы вектор-столбец и вектор-строка, а также состоящая из одного элемента – скаляр, например $A=3$.

Записывать массивы чисел в виде матриц удобно потому, что это позволяет оперировать с ними так же, как и с обычными числами, т.е. скалярами. Например, сложение и вычитание двух матриц состоит в сложении или вычитании всех соответствующих элементов этих матриц. Умножение и деление матриц не столь просты, но тоже представляют вполне определенные математические операции. Матричная алгебра является одной из важнейших областей современной математики и экологам, использующим системный анализ необходимо ее знать.

Квадратные матрицы обладают одним важным свойством: для любой такой матрицы существуют собственные числа (λ) и собственные векторы (v), которые удовлетворяют уравнению $A \times v = \lambda \times v$, где A – квадратная матрица, v – вектор столбец, λ – скаляр, главное собственное число. В общем случае, если матрица имеет размер $n \times n$, существует n собственных чисел и векторов. Они играют важную роль при выяснении специфических свойств исходной матрицы. Существует много методов их определения и, как правило, без ЭВМ это невозможно.

Один из ранних вариантов матричной модели был разработан Льюисом и Лесли в начале сороковых годов. Как детерминистская модель она предсказывает будущую возрастную структуру популяции самок по известной структуре в настоящий момент времени и гипотетиче-

ским коэффициентам выживания и плодовитости. Популяцию разбивают на $n+1$ возрастных групп (т.е. $0, 1, 2, \dots, n$), причем каждая группа состоит из особей одного возраста, так что самая старшая группа или группа, в которой все доживающие до данного возраста животные вымирают, имеет возраст n . Модель представляется матричным уравнением:

$$\begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 \dots f_{n-1} & f_n \\ P_0 & 0 & 0 \dots 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 \dots 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2 \dots 0 & 0 \\ \dots & & & \\ \dots & & & \\ 0 & 0 & 0 \dots p_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} n_{t,0} \\ n_{t,1} \\ n_{t,2} \\ n_{t,3} \\ \dots \\ \dots \\ n_{t,n} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{t+1,0} \\ n_{t+1,1} \\ n_{t+1,2} \\ n_{t+1,3} \\ \dots \\ \dots \\ n_{t+1,n} \end{pmatrix} \quad (3.7)$$

Согласно этому уравнению численности животных возрастных классов в момент времени $t+1$ можно получить, умножив численности возрастных классов в момент времени t на матрицу, элементами которой являются коэффициенты плодовитости и выживания для каждого возрастного класса. Величины $f_i (i=0, 1, 2, \dots, n)$ представляют число самок, производимых одной самкой i -того возрастного класса, а $p_i (i=0, 1, 2, \dots, n-1)$ – вероятность того, что самка i -того возрастного класса доживет до возраста $i+1$.

Менее очевидно то, что поведение этой модели можно предсказать, анализируя некоторые формальные свойства матрицы в уравнении

$$A \times a_t = a_{t+1}, \quad (3.8)$$

где a_t – вектор-столбец, представляющий возрастную структуру популяции в момент t , а a_{t+1} – вектор-столбец, представляющий возрастную структуру в момент $t+1$.

Во-первых, последовательно умножив уравнение на матрицу A , легко получить более общее уравнение для численности возрастных классов к моменту времени $t+k$:

$$a_{t+k} = A^k \times a_t. \quad (3.9)$$

Во-вторых, поскольку матрица A квадратная с $n+1$ строками и столбцами, она имеет $n+1$ собственных чисел и собственных векторов. Элементы A суть положительные числа или нули, т.к. ни f_i , ни p_i не могут принимать отрицательных значений, в этом случае наибольшее собственное число и все координаты соответствующего ему собственного вектора также положительны и имеют определенный экологический смысл.

Пример. Простейшая модель Уильямсона (1981):

$$\begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{t+1,0} \\ n_{t+1,1} \\ n_{t+1,2} \end{pmatrix} \quad (3.10)$$

Исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста, что отражено в векторе-столбце в левой части уравнения. По прошествии одного временного интервала в популяции будет уже 12 самок младшего возраста, поскольку

$$\begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (3.11)$$

Повторное применение модели, когда вектор для предшествующей популяции умножается на коэффициенты плодовитости и выживания, дает такие результаты:

$$\begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} 0 \\ 4 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} 36 \\ 0 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 24 \\ 12 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (3.12)$$

и т.д.

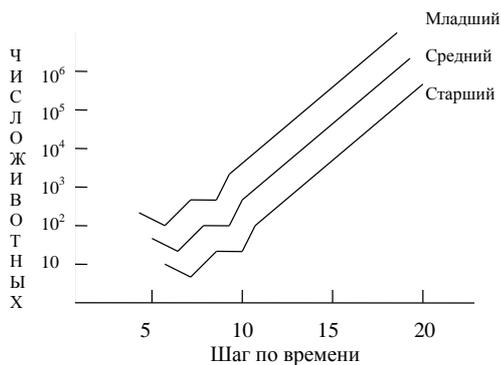


Рис. 3.1. Предсказание численности самок младшего, среднего и старшего возраста

Каждое животное старшего возраста, прежде чем умереть, успевает произвести в среднем 12 потомков, каждое животное среднего возраста – прежде чем умереть или перейти в следующий класс (вероятности этих событий одинаковы), производит в среднем 9 потомков. Молодые особи не производят потомства и с вероятностью 1/3 попадают в среднюю возрастную группу. На рис. 3.1 в логарифмическом масштабе показаны изменения численности каждой возрастной группы для первых 20 временных интервалов. С момента времени, до которого наблюдаются колебания численностей, предсказанные численности экспоненциально возрастают, причем соотношение между численностями животных разных возрастов остается постоянным.

Главное собственное число и собственный вектор можно найти простым методом последовательных приближений. Главное собственное число дает скорость, с которой возрастает размер популяции, в нашем случае это 2, т.е. за каждый временной интервал размер популяции удваивается. В общем случае, если λ – главное собственное число,

$$A \times v = \lambda \times v, \quad (3.13)$$

где v – устойчивая возрастная структура популяции, причем численность возрастных классов представлена в виде относительных величин. Если построить график зависимости логарифма размера популяции (численности) от времени, то наклон этого графика после достижения устойчивой структуры будет равен $\ln \lambda$ – внутренней скорости естественного прироста. Зная главное собственное число, можно по уравнению оценить также число особей, которых необходимо изъять из популяции, чтобы размер ее стал равен исходному (здесь N – доля особей в %, изымаемых из популяции).

$$N = 100 \left(\frac{\lambda - 1}{\lambda} \right), \quad (3.14)$$

В свою очередь, соответствующий главному собственному числу собственный вектор отражает устойчивую возрастную структуру популяции.

$$\begin{pmatrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (3.15)$$

В нашем примере этот вектор указывает на то, что между численностью животных младшего, среднего и старшего возрастных классов в популяции, достигшей устойчивой возрастной структуры, имеется определенное соотношение.

3.7. Марковские модели

Марковские модели – один из типов стохастических моделей. Они состоят в близком родстве с матричными моделями, т.к. их основная

конструкция – матрицы, но элементами которых являются не детерминированные, а вероятностные переходы из одного состояния в другое. Суммы вероятностей по всем строкам равны 1.

Марковская модель первого порядка – это модель, в которой будущее развитие системы определяется ее текущим состоянием и не зависит от того, каким путем система пришла в это состояние. Последовательность результатов, получаемых из такой модели, часто называют *марковской цепью*. Применение такой модели к практическим ситуациям требует выполнения трех основных условий:

1. Система должна допускать классификацию на конечное число состояний.

2. Переходы должны происходить в дискретные моменты времени, правда, они должны быть достаточно близкими, чтобы для моделируемой системы время можно было бы считать непрерывным.

3. Вероятности не должны меняться во времени.

Возможны и модификации этих условий, однако математическая сложность модели при этом будет возрастать. Иногда используют вероятности, зависящие от времени, и непостоянные промежутки времени между переходами.

Особенно велико потенциальное значение марковских моделей в экологии, в тех случаях, когда изучаемые системы проявляют марковские свойства и из анализа модели можно получить такие, например важные выводы:

1. Алгебраический анализ матрицы перехода выявляет существование переходных множеств состояний, замкнутых множеств состояний и поглощающих состояний. Дальнейший анализ позволяет разбить переходную матрицу на блоки, которые исследуются по отдельности, что упрощает изучение экологической системы.

2. Анализ переходной матрицы позволяет вычислить среднее время перехода из одного состояния в другое и среднюю длительность пребывания в конкретном состоянии, если оно достигается.

Когда существуют замкнутые или поглощающие состояния, можно вычислить вероятность пребывания в замкнутом множестве или среднее время поглощения.

Экологический смысл этих понятий схематически иллюстрирует рис. 3.2., где показана типичная сукцессия (Джефферс, 1981).

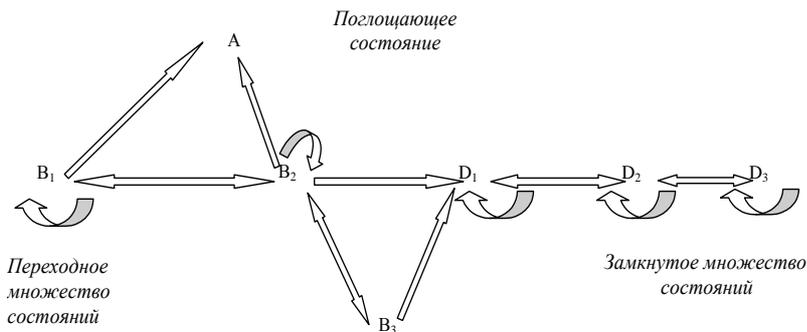


Рис. 3.2. Схематическое изображение переходных, замкнутых и поглощающих состояний

Переходным множеством состояний является множество, каждое состояние которого может в конце концов быть достигнуто из любого другого состояния этого множества, но которое покидается навсегда, если система переходит в *замкнутое множество состояний* или в *поглощающее состояние*.

Замкнутое множество состояний отличается от переходного тем, что оно не может быть покинуто, если система перешла в одно из состояний замкнутого множества.

Поглощающим является состояние, которое, будучи достигнуто, уже не покидается, т.е. в нем происходит полное самозамещение. Среднее время первого достижения соответствует тогда среднему времени, необходимому для наступления конкретной стадии сукцессии, а среднее время поглощения – среднему времени достижения устойчивой композиции.

Наиболее перспективным является применение марковских моделей для моделирования сукцессий экосистем.

Для построения моделей марковского типа необходимо следующее:

1. Некая разумная классификация состояний сукцессии по определенным категориям. Здесь будут полезны и многомерные модели.
2. Данные для определения переходных вероятностей или скоростей, с которыми состояния переходят со временем из одной категории данной классификации в другую.
3. Данные о начальных условиях, сложившихся в некоторый фиксированный момент времени, обычно после известного возмущения (катаклизмы, катастрофы и т.п.).

Выбор между марковскими и другими моделями часто зависит от целей исследований, но там, где можно применить прямой марковский подход, анализ появляется возможность провести дальнейший алгебраический анализ, позволяющий лучше понять характер экологических процессов и вычислить средние времена достижения и поглощения, а также степени стабильности и сходимости для определенного состояния, что дает конкретную информацию, имеющую отношение к экологии и управлению.

Преимущества моделей марковского типа сводятся к следующему:

1. Такие модели довольно легко строить на основе данных по сукцессиям.

2. Марковские модели не требуют глубокого понимания внутренних механизмов динамических изменений в системе, т.е. выступают как конкретный ориентир для дальнейших исследований.

3. Основная матрица переходных вероятностей отображает главные параметры динамических изменений в системе таким образом, который доступен лишь немногим моделям других типов.

4. Результаты анализа марковских моделей легко представить графически, что делает их более наглядными и понятными.

5. Вычислительные потребности при исследовании марковских моделей довольно скромны, особенно при небольшом числе состояний.

К недостаткам таких моделей можно отнести следующее:

1. Отсутствие зависимости от функциональных механизмов, что снижает привлекательность моделей для экологов.

2. Отклонение от стационарности, в предположении которой получены марковские цепи первого порядка. Хотя в случае прямых марковских моделей это в принципе и возможно, но приводит к непомерно большим трудностям в анализе и вычислениях.

3. В отдельных случаях имеющихся данных недостаточно для того, чтобы достоверно оценить вероятности или скорости перехода.

4. Как и в других моделях выяснение адекватности модели зависит от возможности предсказать поведение системы. Сделать же это для процессов, охватывающих достаточно длительные периоды времени, довольно трудно.

Главная задача при построении марковских моделей состоит в сборе данных для вычисления переходных вероятностей и создания переходных матриц, для чего требуется информация об изменениях, происходящих за определенные интервалы времени, и реакция на различные типы возмущений. Приведем пример (табл. 3.1) применения марковской модели для анализа сукцессии экосистемы болота из работы Джефферса (1981).

Таблица 3.1

**Оценка вероятностей переходов между четырьмя
возможными состояниями за период в 20 лет**

Начальное состояние	Вероятность перехода в конечное состояние			
	1. Болото	2. <i>Calluna vulgaris</i>	3. Лес	4. Участок, выедаемый крупными травоядными
1. Болото	0,65	0,29	0,06	0
2. <i>Calluna vulgaris</i>	0,3	0,33	0,3	0,07
3. Лес	0	0,28	0,69	0,03
4. Участок, выедаемый крупными травоядными	0	0,4	0,2	0,4

Состояние 1 – соответствует наиболее влажной фации; 2 – отвечает более сухой фации с ассоциацией *calluna vulgaris*; 3 – соответствует более или менее укоренившемуся лесу; 4 – соответствует стадии, на которой более сухие фации спорадически выедаются крупными травоядными.

Участки, соответствующие первому состоянию (болото) через 20 лет (шаг модели) с вероятностью $P=0,65$, остаются такими же, с $P=0,29$ превращаются в *calluna vulgaris*, с $P=0,06$ – в лес. Аналогичные изменения происходят и по остальным пунктам таблицы.

Таким образом, ни одно из указанных четырех состояний не является замкнутым или поглощающим.

В целом набор этих состояний отражает переход от болота к лесу – переход, на который накладываются внешние возмущения, обусловленные выеданием растительности травоядными. Когда поглощающие состояния отсутствуют, марковский процесс является эргодической цепью и все следствия из матрицы переходных вероятностей мы можем получить, используя основные свойства марковской модели.

Отметим, что приведенная матричная модель представляет собой переход из состояния в состояние за один временной шаг (20 лет).

Вероятности переходов за два временных шага можно получить, умножая одношаговую матрицу саму на себя, так что в простейшем случае двух состояний соответствующие вероятности задаются матрицей:

$$\begin{vmatrix} P_{11}^{(2)} & P_{12}^{(2)} \\ P_{21}^{(2)} & P_{22}^{(2)} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{vmatrix} \times \begin{vmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{vmatrix} \quad (3.16)$$

или в сжатой (матричной) форме:

$$P^{(2)} = P \times P. \quad (3.17)$$

Трехшаговые матрицы получаются умножением матрицы второго порядка на матрицу первого:

$$P^{(3)} = P^{(2)} \times P. \quad (3.18)$$

Для общего случая из n шагов имеем

$$P^{(n)} = P^{(n-1)} \times P. \quad (3.19)$$

Для нашей матрицы вероятности переходов за два шага равны:

$$\begin{vmatrix} 0,51 & 0,3 & 0,17 & 0,2 \\ 0,29 & 0,31 & 0,34 & 0,06 \\ 0,08 & 0,3 & 0,57 & 0,05 \\ 0,12 & 0,35 & 0,34 & 0,19 \end{vmatrix}. \quad (3.20)$$

Если матрицу вероятностей переходов последовательно возводить в степень до тех пор, пока каждая ее строка не станет такой же, как и все остальные, образуя некоторый фиксированный вектор вероятностей, мы получим так называемую регулярную переходную матрицу. Эта матрица показывает, до какой степени вероятность перехода из одного состояния в другое не зависит от начального состояния, а фиксированный вектор вероятностей дает стационарное распределение вероятностей всех состояний. В нашем примере это вектор [0,2177 0,2539 0,3822 0,1462]. Таким образом, данная экосистема достигает в конце концов состояния равновесия, в котором $\approx 22\%$ площади занято болотами и приблизительно по 25, 38 и 15% занимают сообщества *calluna vulgaris*, лес и участки, выедаемые травоядными.

При отсутствии поглощающих состояний (как в нашем случае) нас интересуют средние времена первого достижения любого состояния, например, среднее время превращения болота в *calluna vulgaris*, в лес, либо в выедаемый травоядными животными участок. В результате вычислений, которые здесь не приводятся, получаем матрицу средних времен первого достижения.

$$\begin{vmatrix} 0 & 3,561 & 7,197 & 31,688 \\ 9,566 & 0 & 5,237 & 28,755 \\ 13,672 & 4,107 & 0 & 29,178 \\ 18,673 & 9,107 & 5 & 0 \end{vmatrix}. \quad (3.21)$$

Поскольку каждый временной шаг равен 20 годам, среднее время, необходимое для того, чтобы участок, где преобладает *calluna vulgaris*, превратился в болото, составляет $9,566 \times 20 = 191$ г. Аналогично среднее

время, необходимое для превращения леса в участок, на котором преобладает *calluna vulgaris*, составляет $4,107 \times 20 = 82$ г. Таким же образом можно вычислить и другие времена.

Наконец, зная матрицу времен и вектор вероятностей, легко найти вектор средних времен первого достижения в равновесии:

$$| 10,385 \ 3,676 \ 3,627 \ 25,351 |.$$

И вновь, поскольку шаг равен 20 годам, среднее время, необходимое для того, чтобы случайно выбранный участок превратился в болото, составляет $10,385 \times 20 = 208$ лет, а чтобы он превратился в участок, на котором преобладает вид *calluna vulgaris*, в лес или участок, выедаемый травоядными, в среднем соответственно 74 г., 73 г., 507 лет.

Здесь, как и во многих других математических моделях, основные свойства модели дают дополнительную информацию о поведении моделируемой системы и тем самым позволяют избежать длительных экспериментов для определения свойств эмпирической модели динамики.

3.8. Оптимизационные модели

Описанные в данной главе модели обычно считаются менее приемлемыми для решения экологических задач, тем более они стали использоваться сравнительно недавно. Тем не менее для специалиста по системной экологии очень важно представлять себе возможности моделей, когда работа находится на стадии выбора пути решения задачи. Столь необычное слово «оптимизация» придумано для того, чтобы обозначить отыскание максимума либо минимума какого-то математического выражения или функции, когда некоторые их переменные мы можем изменять в определенных пределах. Если бы мы хотели найти только максимум, мы могли бы назвать процесс максимизацией – словом, которое в конце концов более приемлемо. И наоборот, отыскивая только минимум, мы могли бы использовать слово минимизация. Математически одну из этих операций всегда можно превратить в другую, так что в том, что оба процесса рассматриваются как один, есть определенная логика. Практически любые модели могут быть использованы при отыскании тех или иных максимумов или минимумов. Будет ли это использование иметь смысл, целиком зависит от конкретной задачи, но такие ситуации, когда необходимо изучить возможность увеличения продуктивности некоторой экологической системы путем изменения окружающей среды или смены методов управления, возникают в экологии довольно часто. Одна из главных причин применения моделей в том и состоит, что мы должны уметь предвидеть результаты этих изменений.

С помощью динамической модели, например роста дрожжей в смешанной культуре, описанной с помощью дифференциальных уравнений, мы можем попытаться определить соотношение между исход-

ными количествами двух видов дрожжей, при котором продуцируется максимум дрожжевых клеток. Определив экспериментально основные параметры моделей, мы можем последующие эксперименты с целью отыскания нужных соотношений проводить уже на моделях.

В матричных моделях, экспериментируя с несколькими различными возрастными структурами популяции и интенсивностями ее эксплуатации, мы можем определить оптимальное значение некоторой целевой функции, хотя сами матричные методы при заданных начальных условиях определяют стационарные состояния и коэффициенты сбора урожая.

Интересные возможности для экспериментирования предоставляют и стохастические модели. Моделируя поведение изменения экосистем верхового болота, можно исследовать влияние изменения переходных вероятностей на продолжительность времени, в течение которого исследуемый участок остается в каком-то конкретном состоянии, применяя для этих целей матрицы переходных вероятностей.

Труднее, пожалуй, предусмотреть оптимизацию в многомерных моделях, но, по крайней мере, в одном смысле эти модели уже обнаруживают оптимальные условия, определяющие связи. Так, например, дискриминантные функции представляют собой линейные функции исходных переменных, которые обеспечивают наилучшую (т.е. оптимальную) дискриминацию между априорными группами. Аналогичным образом канонические корреляции определяют такие линейные функции двух наборов переменных, которые обладают наибольшими корреляциями.

Совершенно естественным, однако, является желание сформулировать модель так, чтобы облегчить отыскание оптимальной комбинации ключевых переменных, и основные математические формулировки такого рода были разработаны независимо в тех ранних приложениях математических методов к практическим задачам, которые известны сейчас под названием «исследование операций». Еще до появления написания инструкций для ЭВМ в обиход вошло выражение «математическое программирование», которое в наиболее простейшей форме известно под названием «линейное программирование». В этой модели центральное место может занимать линейная целевая функция

$$Y = A_1 \times X_1 + A_2 \times X_2 + \dots + A_n \times X_n = \sum A_i \times X_i \quad (3.22)$$

и для этой модели определяется максимум или минимум функции при одном или более ограничениях, которые также выражены в виде линейных функций, хотя исходно это могут быть просто неравенства, например

$$b_1 \times X_1 + b_2 \times X_2 \geq Z. \quad (3.23)$$

Часто имеются неявные ограничения, состоящие в том, что X_i не могут быть отрицательными.

Когда переменных только две, задачи оптимизации такого рода довольно легко решаются графическими методами. Для более чем двух переменных задача сильно усложняется, и обычный подход к ее решению предполагает использование так называемого «симплекс-метода». Прежде всего путем введения вспомогательных переменных; ограничения, выраженные в виде неравенств, заменяются линейными уравнениями. Но ограничения, состоящие в том, что все переменные должны быть больше нуля, остаются прежними. Затем ищется любое допустимое решение задачи, и, как только оно найдено, итеративным методом пытаются улучшить это решение, т.е. приблизить его к определенному оптимуму целевой функции с помощью малых изменений значений переменных. Эта итеративная процедура продолжается до тех пор, пока нельзя будет получить никакого дальнейшего улучшения.

Одно из преимуществ оптимизационных моделей состоит в том, что они всегда освещают два немаловажных аспекта проблемы. Полученное решение дает значение переменных целевой функции, при которых эта функция достигает максимума или минимума, в зависимости от того, как поставлена задача. Однако, помимо этого, метод указывает и то ограничение, которое нужно ослабить, чтобы улучшить оптимальное значение целевой функции. В результате этого экспериментатор может тщательнее проверить постановку задачи и, в частности, свои оценки коэффициентов при переменных в целевой функции и природу указанного ограничения. Если окажется, что можно улучшить оценки или ослабить ограничение, то он сможет найти еще лучшее решение.

Пример. Оптимальные стратегии хищника

Предположим, что хищник существует в гнезде в точке A и имеется два потенциальных источника пищи, расположенных на участках B и C . Время, необходимое для того, чтобы добраться до участков B и C и возвратиться с единицей добычи, полагается двум и трем минутам соответственно. С другой стороны, на участке B хищник затрачивает на поимку добычи x_1 две минуты, тогда как на участке C ему требуется лишь одна минута, чтобы поймать единицу добычи x_2 . Энергетическая ценность одной единицы x_1 оценивается в 25 Дж, а единицы x_2 – в 30 Дж.

Если мы введем теперь ограничение, состоящее в том, что на путь из гнезда в любой из участков и обратно хищник может затрачивать не более 120 минут в сутки и что на поиск жертв он может тратить не более 80 мин в сутки, то мы придем к классической задаче линейного программирования. Упомянутые ограничения записываются в виде неравенств:

$$2x_1 + 3x_2 \leq 120 \text{ – для времени в пути и}$$

$$2x_1 + 1x_2 \leq 80 \text{ – для времени поиска пищи.}$$

Нужно записать также неявные ограничения $x_1 \geq 0, x_2 \geq 0$, так как хищник не может поймать отрицательное число жертв. При этих ограничениях мы хотим максимизировать целевую функцию

$$Z = (25x_1 + 30x_2) \text{ Дж.}$$

Эту частную задачу легко решить графически, воспользовавшись записанными в виде неравенств ограничениями. Ограничение по времени в пути показывает, что если x_1 равно нулю, то x_2 может быть не более 40 единиц. Точно так же, если x_2 равно нулю, то x_1 может быть не более 60 единиц. Комбинации предельных значений x_1 и x_2 можно представить в виде прямой, соединяющей две точки – $(x_1 = 60; x_2 = 0)$ и $(x_1 = 0; x_2 = 40)$ (рис. 3.3).

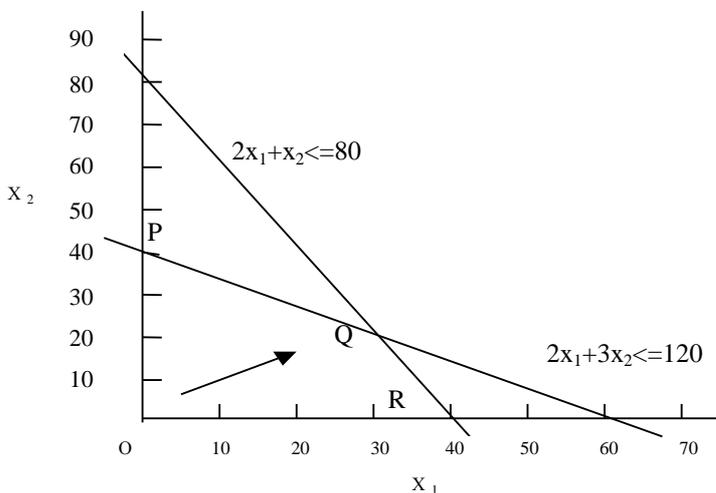


Рис. 3.3. Графическое решение простой задачи линейного программирования

Применив аналогичные рассуждения к ограничению по времени поиска пищи, мы получим, что если x_1 равно нулю, то x_2 не может превышать 80 единиц, а если x_2 равно нулю, то не может быть больше 40 единиц.

Все имеющие смысл решения лежат, таким образом, в четырехугольнике $OPQR$ (см. рис. 3.3), а максимум целевой функции достигается в точке, которая наиболее удалена от начала координат в направлении, показанном стрелкой. Эта точка имеет координаты $(x_1=30; x_2=20)$, так что максимальное значение целевой функции равно

$$Z = 25x_1 + 30x_2 = 1350 \text{ Дж.}$$

Можно самостоятельно проверить, как влияет ослабление одного или обоих ограничений на целевую функцию, имея в виду, что самым важным при оптимизации часто является нахождение того ограничения, ослабление которого позволяет найти еще лучшее решение.

Данный пример, разумеется, очень прост, и графический метод решения обычно можно применять лишь в том случае, когда целевая функция и ограничения зависят от двух переменных; правда, такие решения нередко можно найти и для случая нескольких ограничений. Однако имеются эффективные алгоритмы для решения задач линейного программирования и особенно для тех задач, которые возникли и сформулированы как задачи о перевозках, связанные с оптимизацией транспортировки различных материалов и полезных ископаемых. Но существует множество экологических проблем, которые можно выразить через модели линейного программирования. Большинство этих проблем связано с управлением природными ресурсами в сельском хозяйстве и лесоводстве, где линейное программирование применяется в исследованиях по управлению и планированию лесных запасов, при экономическом анализе мероприятий по улучшению качества древесных лесных пород и при анализе развития сельскохозяйственных предприятий и т.п. Однако не все задачи можно представить через линейные целевые функции и линейные ограничения, особенно в экологических исследованиях. Нелинейность же этих функций или ограничений – либо и того и другого – очень сильно затрудняет отыскание решений. К таким же трудностям приводят и постановки задач, при которых накладываются определенные ограничения на размеры скоплений, в которых могут быть сосредоточены единицы каких-то конкретных ресурсов. В связи с этим была разработана теория нелинейного программирования, хотя экологических моделей, построенных исключительно на основе этой теории, довольно мало.

Иногда крупномасштабные проблемы оптимизации можно подразделить на ряд более мелких задач, образующих последовательность во времени или в пространстве, или наоборот. Подобные постановки задач часто позволяют упростить процедуру отыскания решения, при этом нужно специально проверять, дает ли последовательность оптимальных решений подзадач приближение оптимального решения полной проблемы. Такой поиск наилучшего решения на каждом этапе известен под названием «динамического программирования». Математический аппарат, использующийся в таких моделях, довольно сложен, и поэтому примеры их успешного применения в экологии весьма немногочисленны. В работе Уатта (1971) рассматривается применение динамического программирования для определения стратегий борьбы с вредителями. Шрайдер (1968) описывает модель, которая дает рекомендации по капиталовложениям в лесоводстве, от посадки деревьев до получения годовой продукции одной или нескольких первичных деревообрабатывающих отраслей.

3.9. Модели теории игр

С моделями математического программирования тесно связаны модели, которые основаны на теории игр. Простейшая из этих моделей – так называемая игра двух лиц с нулевой суммой. При этом имеется два множества интересов, одно из которых может представлять природу или какую-то другую внешнюю силу, а сама игра «замкнута» в том смысле, что все, что проигрывает один из игроков, выигрывает другой. Теорию можно распространить и на случай игры многих лиц с нулевой суммой, но этот случай выходит за рамки нашего обзора.

В той разновидности игры, с которой мы будем иметь дело, в центре анализа стоит простая матрица, показывающая, какие стратегии могут применять оба игрока и исходы возможных комбинаций этих стратегий. Пример такой матрицы приведен в табл. 3.2 из работы Вильямса (1960), которая дает возможные исходы игры с точки зрения человека, который не может вспомнить, является ли сегодняшний день днем рождения его жены! Он может применить две стратегии, а именно: либо купить цветы, либо прийти домой без цветов. У природы здесь тоже две стратегии, т.е. день рождения жены либо сегодня, либо в другой день.

Таблица 3.2

**Матрица игры, указывающая стратегии и исходы для задачи
«Не сегодня ли день рождения жены?»**

	Стратегия	Природа	
		День рождения не сегодня	День рождения сегодня
Муж	Без цветов	0	-10
	С цветами	1	1,5

Числа в таблице показывают исход игры с точки зрения мужа для каждой комбинации стратегий двух игроков. В соответствии с ними, если муж приходит домой без цветов и день рождения жены не сегодня, исход игры для него нулевой – он ничего не выигрывает и ничего не проигрывает. Если же он приходит без цветов, а день рождения жены сегодня, муж проигрывает достаточно много (-10), т.к. он забыл нечто, о чем следовало бы хорошо помнить. Если муж приходит домой с цветами, но день рождения не сегодня, имеется весьма скромный выигрыш, ценность которого быть может слегка уменьшается из-за ощущения, что он сделал то, чего можно было бы и не делать. Если муж приходит домой с цветами и день рождения жены именно сегодня, то выигрыш не-

сколько больше (1,5), т.к. муж вспомнил о том, чего в общем-то и не должен был забывать.

Можно сказать, что данная игра обладает той характерной особенностью, которая в теории игр называется «седловой точкой». Попросту говоря, когда наибольший из минимумов по строке совпадает с наименьшим из максимумов по столбцу, игра имеет седловую точку и игрокам всегда следует придерживаться той чистой стратегии, которая стоит на пересечении соответствующих строки и столбца. В данной игре мужу в любом случае следует прийти домой с цветами!

Поиск седловых точек является весьма важным моментом теории игр; вероятность того, что эти седловые точки будут существовать у случайно выбранной матрицы, велика для матриц высоких порядков. В тех же случаях, когда никакой седловой точки не существует, можно показать, что решение следует искать в смешанных стратегиях. Это означает, что должны применяться две или более стратегии и что вероятности, с какими данные стратегии применяются, могут быть вычислены по матрице игры. Каждый раз во время игры выбор стратегии должен осуществляться случайно, но с фиксированными вероятностями для существующих стратегий.

Уместно, конечно, спросить, почему мы рассматриваем природу как злого противника, стремящегося минимизировать выигрыш партнера, будь то человек, животное или растение. И все же в ситуациях, когда у нас не хватает знаний о реакции живых организмов или внешней среды на выбор стратегий, которые будут давать наилучший результат хотя бы в среднем, стоит принять некую комбинацию стратегий, консервативную в том смысле, что она минимизирует ущерб, причиняемый при наихудших стратегиях, которые может применить природа.

Простой пример из области экологии, рассмотренный ниже, является измененным вариантом примера, приведенного также в книге Вильямса (1960), связанный со стратегией ловли рыб на удочку и характера их питания тремя видами пищи.

Представим себе, что существование некоего вида рыб, питающихся у поверхности воды, зависит главным образом от трех видов летающих насекомых. Эти виды обозначим через x_1, x_2 и x_3 – у поверхности воды представлены неодинаково, а с частотами соответственно $15n, 5n, n$. Иными словами, насекомых x_2 в пять раз больше, чем x_3 , а x_1 – в три раза больше, чем x_2 .

Допустим, что кто-то ловит рыбу на один из этих трех видов насекомых, насаживая их на крючок. Тогда исходы игры с точки зрения рыбы для каждого из возможных сочетаний стратегий питания и применяемой наживки могут быть такими, как приведенные в табл. 3.3.

Таблица 3.3

Матрица игры для стратегий ловли на удочку и питания

Стратегия		Рыболов использует в качестве наживки		
		x_1	x_2	x_3
Рыба питается	x_1	-2	0	0
	x_2	0	-6	0
	x_3	0	0	-30

Можно показать, что данная матрица игры не имеет седловой точки, а как рыболову, так и рыбе следует применять одну и ту же смешанную стратегию ужения и питания – $x_1: x_2: x_3 = 15:5:1$. При этом цена игры для рыбы оказывается отрицательной и равной $-10/7$, указывая на то, что в конце концов рыба будет поймана, но что оптимальная стратегия питания уменьшает вероятность поимки в каждом конкретном случае.

Если мы предположим теперь, что рыболов иногда использует приманку, которая может быть принята по ошибке за любое из трех насекомых, но которая вдвое чаще вызывает подозрение у рыбы, то матрица игры изменится так, как это показано в табл. 3.4. Новая матрица по-прежнему не имеет седловой точки, а оптимальная смешанная стратегия для рыбы выражается теперь пропорцией 3:1:0 – насекомые x_3 стали слишком опасны для жизни! Оптимальная смешанная стратегия рыболова выражается пропорцией 7:2:0:1, и ему тоже никогда не следует использовать x_3 в качестве наживки. Цена игры для рыбы теперь равна $-30/20$, что несколько меньше, чем в исходном варианте.

Таблица 3.4

Матрица игры для измененных стратегий ловли на удочку и питания

Стратегия		Рыболов использует в качестве наживки			
		x_1	x_2	x_3	Приманка
Рыба питается	x_1	-2	0	0	-1
	x_2	0	-6	0	-3
	x_3	0	0	-30	-15

Модели, основанные на теории игр, представляют собой интересный и пока еще мало изученный подход к решению стратегических задач. Разработка теории для более сложных игр с ненулевой суммой и

игр многих лиц, где между игроками могут создаваться коалиции, представляет собой область исследований, заслуживающую особого внимания, в частности в экологических проектах, связанных с планированием и оценкой воздействия на окружающую среду.

3.10. Модели теории катастроф

Теория катастроф является весьма элегантным результатом применения топологии к системам, которые обладают четырьмя основными свойствами: бимодальностью, разрывностью, гистерезисом и дивергенцией. О бимодальности говорят, когда для системы характерно одно из двух (или более) состояний, а свойство разрывности предполагает, что между этими двумя состояниями оказывается сравнительно мало индивидов или наблюдений. Хороший пример как бимодальности, так и разрывности дает характерное деление организмов на самцов и самок. Наличие случайных организмов неопределенного пола не создает серьезных препятствий для распознавания этих двух состояний, а теория предполагает такой разрыв между состояниями, что любой индивид может без труда быть отнесен лишь к одной из категорий. О разрывности говорят и тогда, когда малые изменения какой-либо переменной, в том числе времени, вызывают большие изменения в поведении или состоянии. Гистерезис проявляется в том, что система обладает четко выраженной замедленной реакцией на некое воздействие, причем эта реакция идет по одному пути, когда воздействие возрастает, и по другому, когда оно убывает.

Труднее описать свойство дивергенции, характерной особенностью которого является то, что близкие начальные условия эволюционируют к значительно удаленным друг от друга конечным состояниям. В приложениях таких моделей к динамике популяций, например, начальные условия чуть выше или чуть ниже вполне определенных порогов, часто расходятся к принципиально разным конечным состояниям.

Простейший тип катастрофы иллюстрируется рис. 3.4, на котором изображена катастрофа, именуемая *складкой*. Предполагается, что система сначала находится в точке A на нижней ветви складчатого многообразия. С ростом переменной p переменная x тоже возрастает, так что система переходит через точку B и достигает точки C . В данной точке переменная p пересекает особенность S_1 , и система совершает «катастрофический» скачок на верхнюю ветвь многообразия в точку C' . Дальнейшее возрастание переменной p уводит систему далее за точку D .

Если же переменная p начинает теперь убывать, то система продолжает следовать вдоль верхней ветви многообразия через точку E к точке F . В этой точке переменная p пересекает особенность S_2 , и система совершает «катастрофический» возврат на нижнюю ветвь многообразия в точку F' , после чего дальнейшие изменения переменной p ведут

систему либо к точке A , либо к точке B до тех пор, пока она вновь не пересечет особенность S_1 .

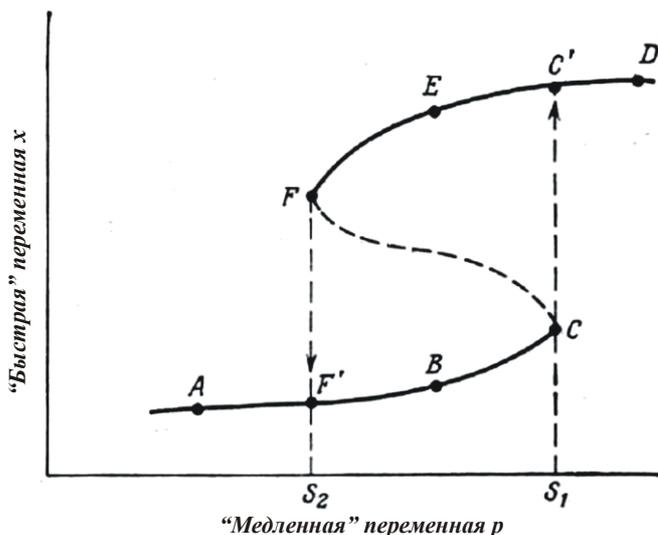


Рис. 3.4. Изображение катастрофы «складка»

Простая катастрофа «складка» довольно хорошо иллюстрирует свойство бимодальности, представленное двумя ветвями складчатого многообразия, и свойство разрывности, представленное резкими скачками с одной ветви на другую, в особенностях S_1 и S_2 . Гистерезис иллюстрируется тем, что траектория системы при уменьшении p после пересечения особенности отличается от траектории, по которой движется система при увеличении p . Следует пожалуй отметить, что конкретная форма функции, связывающей x и p на многообразии, не важна – лишь бы в проекциях x на p сохранялась особенность типа складки. Простейшая из эквивалентных функций, представляющих катастрофу «складка», задается многочленом третьей степени:

$$f(x,p) = -(x^3 - x + p) \tag{3.22}$$

Более сложный тип катастроф – *сборка* – изображен на рис. 3.5. Допустим, что данная система описывается переменной x , которая зависит от двух переменных p и q . Благодаря наличию складки на поверхности, изображающей эту зависимость, поведение системы варьирует в соответствии со значениями p и q .

Например, при изменении p от точки P_1 к P_2 система движется из точки A , пока не встретится с особенностью и не совершит «катастрофический» скачок на нижнюю часть поверхности, вдоль которой будет

продолжать двигаться к точке B . С другой стороны, при движении системы от C к D то же самое изменение значений p не встречается с особенностью. Происходит или нет встреча с особенностью, зависит от относительных значений p и q .

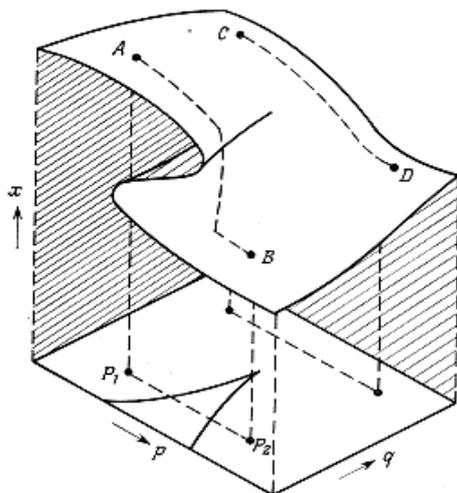


Рис. 3.5. Изображение катастрофы «сборка»

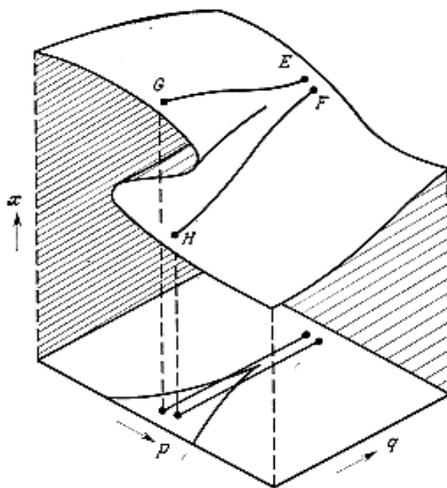


Рис. 3.6. Иллюстрация дивергенции при сборке

Катастрофа «сборка» хорошо иллюстрирует свойство дивергенции, что ясно видно на рис. 3.6, где показаны траектории системы из двух близких состояний E и F . Если значение q уменьшается, система движется к точкам G и H соответственно. При одном и том же изменении параметра q и даже при том, что обе траектории могут начинаться из сколь угодно близких точек, они приводят систему в весьма далекие друг от друга конечные состояния. Благодаря наличию складки, траектории из двух этих близких точек расходятся, причем траектория EG оказывается на верхнем, а траектория FH – на нижнем листе многообразия.

Приведенные здесь примеры отнюдь не исчерпывают все известные в настоящее время типы катастроф. Всем, кто хотел бы получить простое и ясное представление о приложении теории катастроф, лучше всего обратиться к работе Джилмора (1980) и Касти (1982). Помимо популярного введения в теорию катастроф и формулировки основных условий, необходимых для ее применения, в них демонстрируется применение этой теории при моделировании биосистемы. Мы приведем пример из работы Джефферса (1981) по анализу заболеваемости голландского вяза.

Возбудителем этого заболевания, вызывающего высыхание верхушек деревьев и их гибель, является гриб *Ceratocystis ulmi*, который переносится от дерева к дереву жуками-короедами рода *Scolytus*. В Англии заболевание было впервые зарегистрировано в 1927 г., хотя почти наверняка оно существовало ранее. После 1927 г. произошло несколько серьезных вспышек этого заболевания, когда оно, очевидно, переходило от эндемической стадии к эпидемической.

Исследования позволяют утверждать, что рассматриваемая эпидемическая вспышка болезни вызвана агрессивным штаммом *Ceratocystis ulmi*, и предполагается, что заметная региональность в распространении заболевания есть результат независимого появления агрессивного штамма в различных местах. Считается, что слабо пораженные деревья, – особенно в местах, удаленных от основных очагов заболевания, – заражены неагрессивным штаммом, который образует остаточную популяцию *Ceratocystis ulmi*, сохранившуюся после спада предыдущей эпидемии.

Альтернативная гипотеза состоит в том, что как гибель значительной части зараженных вязов, так и наличие агрессивного штамма являются отражением эпидемической фазы заболевания и что оба эти фактора связаны с популяцией жуков-короедов *Scolytus* и числом вязов на единицу площади так, как это показано на рис. 3.7. Типичный путь развития эпидемии начинается в точке A , для которой характерно большое число вязов на единицу площади и низкая численность популяции жуков. Если популяция жуков увеличивается (например, вследствие того, что в течение нескольких лет была мягкая зима), этот путь пересекает складчатую особенность в точке T и скачком переходит в точку B эпидемической стадии, для которой характерны наличие агрессивного штамма и гибель значительной части зараженных деревьев.

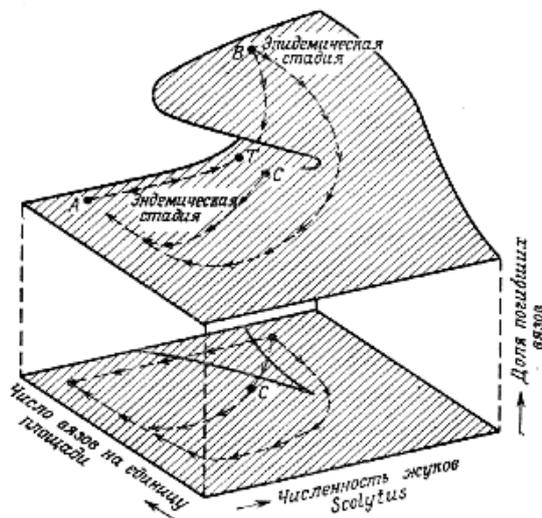


Рис. 3.7. Модель, основанная на теории катастроф, для заболевания голландского вяза

Из точки *B* система может двигаться двумя различными путями. Если в результате эпидемии или выборочной рубки число вязы на единицу площади существенно уменьшается и параллельно уменьшается численность жуков, то заболевание постепенно возвращается к эндемическому уровню. Если, однако, вследствие соответствующей обработки или неблагоприятных условий популяция жуков резко сокращается прежде, чем существенно уменьшается численность вязы, то «путь» заболевания переходит через складку, совершая резкий переход в точку *C* эндемического уровня, причем скорость перехода зависит от размаха складки.

О динамике популяций жуков-короедов известно довольно мало. В работе Гиббса и Хоуэлла, однако, приведены оценки численности вязы на 1 км^2 в южных графствах Англии наряду с оценками доли зараженных вязы и доли вязы с явными признаками заболевания по данным 1971г. Если считать долю зараженных вязы грубым показателем численности популяции жуков, то можно провести предварительную оценку справедливости гипотезы теории катастроф, опираясь на соотношения между долями вязы с явными признаками заболевания и зараженных деревьев. Для графств с плотностью менее 200 вязы на 1 км^2 и более 200 вязы на 1 км^2 они представлены на рис. 3.8. Эти данные не противоречат гипотезе многообразия со сборкой где-то между 100 и 200 вязыми на 1 км^2 при доле зараженных деревьев примерно 10%. Ясно, однако, что для проверки этой гипотезы необходимы дальнейшие исследования.

Модели, основанные на теории катастроф, впервые появились в 1970 г. и с тех пор вызывают большой интерес. Эти модели привлекают стройностью своей теории и наглядностью изображения, но их трудно применять к ситуациям с большим числом измерений. Серьезные трудности приходится преодолевать и при оценке параметров многообразий по экологическим данным. Тем не менее, можно почти не сомневаться, что в ближайшем будущем эти модели получат дальнейшее развитие и применение.

Мы завершаем обзор основных семейств математических моделей, встречающихся в приложениях системного анализа к экологическим проблемам. Для конкретных задач могут оказаться приемлемы все либо некоторые из этих семейств моделей, и на этапе выбора путей решения следует использовать – по крайней мере в предварительной форме – как можно большее их число.

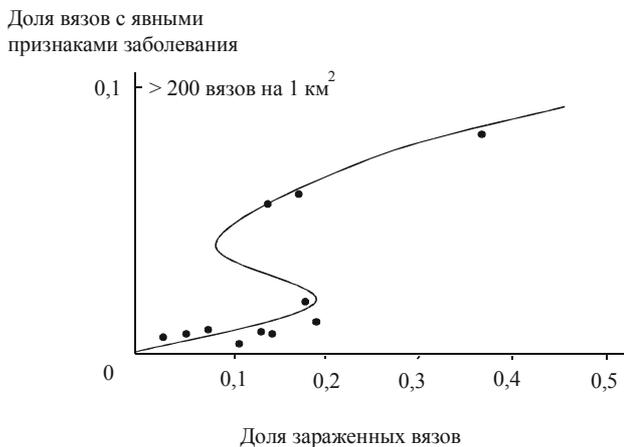
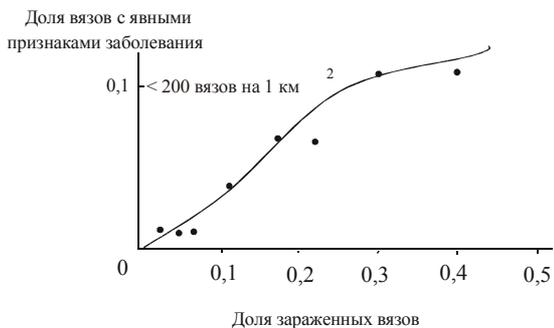


Рис. 3.8. Соотношение между долями зараженных язвов и язвов с явными признаками заболевания

ТЕМА 4. МНОГОМЕРНЫЕ МОДЕЛИ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ЭКОСИСТЕМ

В экологических исследованиях и других приложениях системного анализа, как правило, решение различных проблем и разработка моделей связаны с анализом множества переменных. Такие модели называются «многомерными», и они связаны с методами, которые в совокупности именуются «многомерным анализом» – выражение, достаточно широко используемое для обозначения методов обработки данных, которые являются многомерными в том смысле, что каждый представитель (индивидуум или группа) порождает значения p переменных. Математический аппарат, основанный на многомерных нормальных распределениях, был разработан в 30-е годы прошлого столетия и методы, разработанные в то время, служат основой большинства многомерных методов, применяемых и по сей день. Как правило, вычисления, необходимые для многомерного анализа и построения многомерных моделей, довольно громоздки и зависят от количества рассматриваемых переменных (p) и требуют значительных вычислительных ресурсов. В данной главе мы рассмотрим основные многомерные модели, которые применяются в настоящее время и имеются в современных статистических пакетах для ПЭВМ с примерами для анализа биосистем.

Прежде всего эти модели можно разделить на две основные категории, а именно: модели, в которых одни случайные величины используются для предсказания значений других, и модели, где переменные одного типа и не делается попыток предсказать одно множество значений по другому. Последнюю категорию моделей, которые в целом называются описательными, можно далее подразделить на модели, у которых все входы количественные и которые используют анализ главных компонент и кластерный анализ, и модели, у которых, по крайней мере, некоторые из входов не количественные, а качественные. Для последних больше подходит модель взаимного осреднения. Прогностические модели, в свою очередь, могут быть подразделены по числу предсказываемых случайных величин, а затем по тому, являются ли все прогнозы количественными. Если предсказывается несколько величин, наиболее приемлемой оказывается модель канонического анализа. Если же предсказываемая величина только одна и *a priori* имеется две группы индивидов, наиболее подходящей из имеющихся моделей оказывается модель дискриминантного анализа, в то время как более чем для двух априорных групп индивидов наиболее плодотворным оказывается подход, основанный на применении канонических переменных, хотя это и не исключает использование попарных дискриминантных функций.

4.1. Линейный корреляционный анализ

Корреляционный анализ – один из методов исследования взаимосвязи между двумя или более переменными. Многие многомерные модели основаны на анализе корреляционных или связанных с ними ковариационных таблиц, построенных для множества переменных.

Термин «корреляция», буквально означающий «соотношение» или «взаимосвязь», имеет следующий смысл: корреляция есть наличие взаимной согласованности в изменчивости двух или нескольких признаков, явлений. Корреляционный анализ изучает сопряженную изменчивость двух или нескольких признаков. Работа по проведению корреляционного анализа начинается с построения корреляционных решеток (табл. 4.1). Пусть имеется выборка наблюдений (x, y) из популяции W . Причем x и y – случайные величины. Корреляционная решетка для двух переменных (признаков) представляет собой таблицу из $m \times k$ клеток, где m и k – число значений признаков x и y . Значения признаков удобно располагать в возрастающем порядке слева направо для x и сверху вниз для y . В клетках таблицы производят разnosку сопряженных частот f_{xy} (число наблюдений со значениями признаков x и y) в зависимости от значений двух признаков одновременно.

Таблица 4.1

Схема корреляционной решетки

x	X_1	X_2	X_3	...	X_k	f_y
Y_1	F_{11}	F_{12}	F_{13}	...	F_{1k}	F_{y1}
Y_2	F_{21}	F_{22}	F_{23}	...	F_{2k}	F_{y2}
Y_3	F_{31}	F_{32}	F_{33}	...	F_{3k}	F_{y3}
...						
y_m	F_{m1}	F_{m2}	F_{m3}	...	F_{mk}	F_{ym}
f_x	F_{x1}	F_{x2}	F_{x3}	...	F_{xk}	n

f_x, f_y – частоты вариационных рядов, f_{ij} – сопряженные частоты, n – объем выборки, x, y – значения признаков:

$$f_{xj} = \sum_{i=1}^m f_{ij}, \quad j = 1 \div k \quad (4.1)$$

$$f_{yi} = \sum_{j=1}^k f_{ij}, \quad i = 1 \div m \quad (4.2)$$

$$n = \sum_{j=1}^k f_{xj} = \sum_{i=1}^m f_{yi} \quad (4.3)$$

Для расчета коэффициента корреляции необходимо предварительно рассчитать некоторые статистики (средние значения, дисперсию, среднеквадратичное отклонение, корреляционный момент) по следующим формулам:

$$\bar{x} = \frac{\sum_{j=1}^k f_{xj} \cdot x_j}{n}, \quad \bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^m f_{yi} \cdot y_i}{n} \quad - \text{средние} \quad (4.4)$$

$$\left\{ \begin{aligned} D_x^2 &= \frac{(\sum_{j=1}^k f_{xj} \cdot x_j^2 - \frac{1}{n} (\sum_{j=1}^k f_{xj} \cdot x_j)^2)}{n-1}, \\ D_y^2 &= \frac{(\sum_{i=1}^m f_{yi} \cdot y_i^2 - \frac{1}{n} (\sum_{i=1}^m f_{yi} \cdot y_i)^2)}{n-1} \end{aligned} \right. \quad - \text{дисперсии} \quad (4.5)$$

$$\left\{ \begin{aligned} \sigma_x &= \sqrt{D_x^2}, \\ \sigma_y &= \sqrt{D_y^2}, \end{aligned} \right. \quad - \text{среднеквадратичные отклонения} \quad (4.6)$$

$$m_{xy} = \frac{1}{n-1} \left(\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k f_{ij} \cdot x_j \cdot y_i - \frac{1}{n} \left(\sum_{j=1}^k f_{xj} \cdot x_j \cdot \sum_{i=1}^m f_{yi} \cdot y_i \right) \right), \quad (4.7)$$

m_{xy} – корреляционный момент.

Для удобства расчетов рекомендуется заполнить табл. 4.2

Таблица 4.2

Таблица для расчета коэффициента линейной корреляции

X	X_1	X_2	...	X_k	f_{yi}	$f_{yi}y_i$	$\sum_{j=1}^k f_{ij} \cdot x_j$	$Y_i^2 \cdot f_{yi}$	$y_i \sum_{j=1}^k f_{ij} \cdot x_j$	
y	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Y_1	f_{11}	f_{12}	...	f_{1k}						
Y_2	f_{21}	f_{22}	...	f_{2k}						
...						
y_m	f_{m1}	f_{m2}	...	f_{mk}						
f_{xj}										
$f_{xj} \cdot x_j$										

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\sum_{i=1}^m f_{ij} y_i$									
$f_{xj} \cdot x_j^2$									
$x_j \sum_{i=1}^m f_{ij} y_i$									

Коэффициент линейной корреляции рассчитывается по формулам:

$$r = \frac{m_{xy}}{\sigma_x \sigma_y} \quad (4.8)$$

или

$$r = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k f_{ij} (x_j - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{j=1}^k (x_j - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^m (y_i - \bar{y})^2}} \quad (4.9)$$

Вычисления по второй формуле более громоздки, т.к. отклонения от средней находятся для каждой сопряженной частоты.

Значение коэффициента корреляции заключено в пределах от -1 до 1. Положительное значение коэффициента указывает, что Y имеет тенденцию возрастать совместно с X , отрицательное наоборот – Y уменьшается с возрастанием X . Экстремальное значение (-1 или +1) соответствует полной линейной зависимости между X и Y . Чем ближе коэффициент корреляции к 1, тем ближе зависимость к линейной.

4.1.1. Частные и множественные коэффициенты корреляции

Корреляционная связь между признаками может осуществляться не непосредственно, а косвенно – за счет связи каждого из них в отдельности с каким-либо третьим (четвертым и т.д.) признаком. Например, размеры вегетативных органов обычно сильно коррелируют с высотой растения и для изучения связи между ними в «чистом» виде необходимо найти способ исключить влияние на эту связь высоты растения.

Если рассчитаны парные коэффициенты корреляции r_{xy} , r_{xz} , r_{yz} между тремя признаками (x, y, z), то исключить влияние признака z на связь между признаками x и y можно, рассчитав по следующей формуле коэффициент частной корреляции:

$${}_z r_{xy} = \frac{r_{xy} - r_{xz} \cdot r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xz}^2)(1 - r_{yz}^2)}}. \quad (4.10)$$

Ошибка этого коэффициента рассчитывается по формуле

$$m_z r_{xy} = \sqrt{\frac{1 - {}_z r_{xy}^2}{n - 2}}, \quad (4.11)$$

а достоверность связи оценивается обычным путем с помощью критерия t

$$t = \frac{r}{m_r} \quad (4.12)$$

при числе степеней свободы $v=n-3$. Полученное значение сравнивают со стандартным, и если оно значительно превосходит стандартное значение критерия, то полученный коэффициент корреляции в высшей степени достоверен. Более строгим способом оценки достоверности служит z -преобразование Фишера, использовать которое целесообразно при низких значениях коэффициента корреляции. Значение r предварительно переводят в $z=0,5\{\ln(1+r)-\ln(1-r)\}$. Этот переход осуществляется по готовой таблице, в которую входят по рассчитанному значению r . После этого вычисляют ошибку величины z и критерий t :

$$m_z = \frac{1}{\sqrt{n-3}}, \quad (4.13)$$

$$t = \frac{z}{m_z}. \quad (4.14)$$

Возьмем конкретный пример. При изучении связей между длиной соцветия (x), длиной листа (y) и высотой растения (z) в выборке ($n=150$) были получены значения парных коэффициентов корреляции: $r_{xy}=0,46$; $r_{xz}=0,61$; $r_{yz}=0,7$. Требуется установить, какова связь между двумя первыми признаками в «чистом» виде, т.е. не влияет ли высота растения на полученную величину $r_{xy}=0,46$. Подставляя полученные значения в формулу частного коэффициента корреляции, имеем

$${}_z r_{xy} = \frac{0,46 - 0,61 \cdot 0,7}{\sqrt{(1 - 0,61^2)(1 - 0,7^2)}} = 0,06. \text{ Ошибка коэффициента, равная } 0,08,$$

превышает его значение, и поэтому без вычисления t ясно, что он недостоверен. Значение связи между длиной листа и длиной соцветия при исключении влияния высоты растения оказалось недостоверным, т.е. в действительности эти признаки независимы друг от друга и в выборке связаны косвенно, через высоту растения.

Задача множественной корреляции по своему смыслу противоположна цели частной корреляции: на основе имеющихся парных коэффициентов корреляции можно установить степень связи одного признака с двумя другими, вместе взятыми. Формула коэффициента множественной корреляции имеет вид

$$r_{x \cdot yz} = \sqrt{\frac{r_{xy}^2 + r_{xz}^2 - 2r_{xy}r_{xz}r_{yz}}{1 - r_{yz}^2}}, \quad (4.15)$$

где точка в обозначении $r_{x \cdot yz}$ означает, что изучается взаимосвязь признака x с признаками y и z вместе взятыми. Оценка достоверности коэффициента множественной корреляции производится по общим правилам при $v=n-3$.

Вернемся к предыдущему примеру, но поставим теперь другую задачу: установить связь длины соцветия (x) с длиной листа (y) и высотой растения (z) вместе взятыми. Получаем коэффициент множественной корреляции $r_{x \cdot yz}=0,61$. Полученное значение достоверно, т.к. величине $r_{x \cdot yz}=0,61$ соответствует $z=0,7089$. Ошибка величины z равна $m_z=1/\sqrt{147}=0,083$, а значение t – критерия – $t=8,54$. При $v=150-3=147$ $t > t_{st}$ и любом уровне значимости.

Методы частной и множественной корреляции основаны на использовании коэффициента корреляции и справедливы только для линейной и близкой к ней связи.

4.1.2. Линейный регрессионный анализ

В экологических исследованиях, и особенно в экспериментальных данных, обычно используется регрессионный анализ, который тесно связан с корреляционным анализом и является его логическим продолжением, углубляя представления о корреляционной связи в следующих важных направлениях. Во-первых, приемы регрессионного анализа позволяют выявить и графически отобразить зависимость изменения одного признака от изменения другого (регрессию y по x обозначают y/x , и регрессию x по y соответственно x/y). Во-вторых, на основе составления и решения уравнений регрессии становится возможным выравнивание эмпирических линий регрессий, т.е. моделирование наблюдений зависимости путем подбора соответствующей функции, график которой и представляет собой теоретическую линию регрессии. В-третьих, если подобранная функция не только формально описывает связь в интервале интерполяции эмпирических данных, но отражает биологическую сущность явления, то открывается перспектива прогнозирования значений признака в зоне экстраполяции, т.е. за пределами ряда фактически сделанных наблюдений. Итак, под регрессией подразумевается зависи-

мость изменений одного признака от изменений другого или нескольких признаков (множественная регрессия). В соответствии с этим регрессия, подобно корреляции, может быть парной (простой) или множественной, а в зависимости от формы связи – линейной или нелинейной. В отличие от корреляционного анализа, требующего достаточно большого объема выборки, анализ регрессии возможен и при наличии всего нескольких пар сопряженных наблюдений, однако его имеет смысл проводить лишь при обнаружении достоверных и достаточно сильных (порядка $r \geq 0,7$) связей между признаками. Начинать регрессионный анализ целесообразно с построения эмпирических линий регрессии, по которым можно визуально определить характер связи (линейная, нелинейная, асимптотическая и т.п.).

Прежде чем переходить к множественному регрессионному анализу, уясним основные статистики и формулы расчета параметров для простой линии регрессии (y/x). Точки эмпирических линий регрессии вычисляются либо как взвешенные средние арифметические по строкам и столбцам корреляционной решетки:

$$y_i / x_j = \frac{\sum_{i=1}^m y_i \cdot f_{ij}}{f_{xj}}, \quad j = 1 \div k \quad (4.16)$$

$$x_j / y_i = \frac{\sum_{j=1}^k x_j \cdot f_{ij}}{f_{yi}}, \quad i = 1 \div m \quad (4.17)$$

либо по прямым наблюдениям соответствующих y , x признаков для заранее определенных равномерных интервалов по x как среднеарифметические \bar{y}_i , где $i = 1, 2, \dots, n_i$ – номер интервала по x , а по y как \bar{x}_i – среднеарифметические для интервала по y .

4.1.2.1. Эмпирическая линия регрессии

Для примера построения эмпирической линии регрессии рассмотрим зависимость между длиной и шириной листа у *Melampyrum polonicum* (Beauv.) Soo. Корреляционная решетка и рассчитанные точки эмпирических линий регрессии y/x и x/y даны в табл. 4.3, а сами эмпирические линии регрессии нанесены на график (рис. 4.1).

Таблица 4.3

**Корреляция между длиной (у) и шириной (х) листа(в мм)
у *Melampyrum polonicum* (Beauv.) Soo и точки эмпирических линий
регрессии у/х и х/у**

x	1	4	7	10	13	16	f_y	x/y
19,5	1	2					3	3,0
29,5		9	4				13	4,9
39,5		3	10	1			14	6,6
49,5			7	6	6		19	9,8
59,5			1	3		1	5	10,6
69,5					1	1	2	14,5
f_x	1	14	22	10	7	2	$n=56$	
y/x	19,5	30,2	41,8	51,5	52,4	64,5		

Графическое изображение эмпирических линий регрессии надо считать обязательным, т.к. по их внешнему виду можно сделать некоторое предварительное заключение о характере связи. При полном отсутствии связи эмпирические линии регрессии, пересекаясь под прямым углом, располагаются параллельно осям графика. Чем сильнее связь, тем меньше угол между линиями: при полной связи они параллельны друг другу

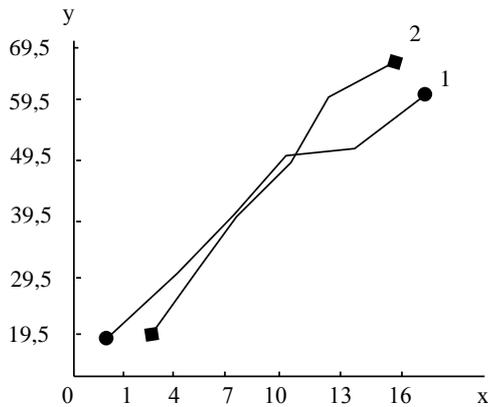


Рис. 4.1. Эмпирические линии регрессии длины (у) и ширины (х) листа *Melampyrum polonicum* 1 – регрессия y/x , 2 – регрессия x/y

Направление эмпирических линий регрессии говорит о знаке связи, а их конфигурация ориентировочно указывает на степень линейной связи (при этом надо оценивать основную тенденцию хода кривых на графике, мысленно сглаживая их изломы). Обладая определенными навыками, исследователь по форме эмпирической линии регрессии может достаточно уверенно судить о том, какая теоретическая функция окажется пригодной для ее выравнивания.

Из рассмотренного примера (рис. 4.1) видно, что связь между длиной и шириной листа *Melampyrum polonicum* положительна (с увеличением значений одного признака возрастают и значения другого) и достаточно сильна (угол между линиями невелик). Форма кривых наводит на мысль о некоторой нелинейности связи, однако для начала целесообразно попытаться описать наблюдаемую регрессию более простыми линейными методами.

4.1.2.2. Линейная регрессия

В общем виде суть простого регрессионного анализа можно представить в следующем виде.

Рассмотрим ситуацию, когда две переменные связаны линейным соотношением. Пусть Y – зависимая, X – независимая переменные.

Предположим, что имеется выборка парных наблюдений $(x_1, y_1), (x_2, y_2), \dots, (x_n, y_n)$ из некоторой популяции W . Первый способ состоит в том, что значения X фиксируются, т.е. $X=x_1, \dots, X=x_n$, так, что для $X=x_i$ мы имеем подпопуляцию W_i из W , содержащую все индивидуумы, для которых $X=x_i, i=1, \dots, n$. Из W_i случайным образом выбирается индивидуум, у которого измеряется $Y=y_i, i=1, \dots, n$. При таком подходе только Y является случайной величиной.

При втором методе получения выборки мы случайным образом отбираем n индивидов из W и у каждого из них измеряем как переменные X , так и Y . Здесь случайными являются обе величины X и Y . Преимущество этого метода получения выборки заключается в том, что мы можем сделать статистические выводы относительно коэффициента корреляции между X и Y , в то время как при первом методе этого сделать нельзя.

Независимо от способа получения выборки имеются два предварительных шага для определения существования и степени линейной зависимости между X и Y . Первый шаг заключается в графическом отображении точек $(x_1, y_1), \dots, (x_n, y_n)$ на плоскость XY . Такой график называется диаграммой рассеяния. Анализируя ее, мы можем эмпирически решить, допустимо ли предположение о линейной зависимости между X и Y .

Вторым шагом является вычисление выборочного коэффициента корреляции

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\left[\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2 \right]^{1/2}} \quad (4.18)$$

Если абсолютная величина коэффициента корреляции велика, это обоснованно указывает на сильную линейную зависимость между переменными.

В современных статистических программах для ПЭВМ одновременно с вычислением коэффициента корреляции можно построить и диаграммы рассеяния.

Если предполагается линейная зависимость между X и Y , то теоретическая модель задается уравнениями

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + e_i \quad i=1, \dots, n \quad (4.19)$$

и называется моделью простой линейной регрессии Y по X . Величины β_0 и β_1 являются неизвестными параметрами, а e_1, e_2, \dots, e_n суть некоррелированные ошибки случайной переменной со средним 0 и неизвестной дисперсией σ^2 , т.е. $E(e_i) = 0$ и $V(e_i) = \sigma^2$, $i=1, \dots, n$.

Наилучшие оценки значений b_0 и b_1 для β_0 и β_1 получаются минимизацией соответственно по β_0 и β_1 суммы квадратов отклонений

$$S = \sum_{i=1}^n (y_i - \beta_0 - \beta_1 x_i)^2. \quad (4.20)$$

Эти оценки называются оценками наименьших квадратов и даются формулами:

$$b_0 = \bar{y} - b_1 \bar{x} \quad (4.21)$$

$$b_1 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x}) y_i}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \equiv \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}. \quad (4.22)$$

Отметим, что S – есть мера ошибки, возникающей при аппроксимации выборки прямой. Оценки b_0 и b_1 минимизируют ошибку.

Оценкой уравнения регрессии (прямой наименьших квадратов) будет

$$\hat{y} = b_0 + b_1 x, \quad (4.23)$$

так что оценка значения Y при $X=x_i$ есть $\hat{y} = b_0 + b_1 x_i$. Разница между наблюдаемым и отклоненным значением Y при $X=x_i$ называется откло-

нением или остатком $d_i = y_i - \hat{y}_i$. Прямая наименьших квадратов доставляет минимум сумме квадратов отклонений $\hat{S} = \sum_{i=1}^n d_i^2$.

Во многих пакетах статистических программ вычисляются оценки b_0 и b_1 наименьших квадратов. Они на выходе обычно называются коэффициентом регрессии b_1 и свободным членом b_0 . Соотношение между теоретической регрессионной прямой, прямой наименьших квадратов и точками выборки изображены на рис. 4.2.

Чтобы сделать статистические выводы о β_0, β_1 и \hat{y} , сначала необходимо оценить дисперсию σ^2 , а затем описать распределение ошибки случайной переменной $e^i, i=1, \dots, n$. Согласно теории общей линейной модели обычная несмещенная оценка для σ^2 определяется через дисперсию оценки

$$s^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - b_0 - b_1 x_i)^2}{n - 2} \quad (4.24)$$

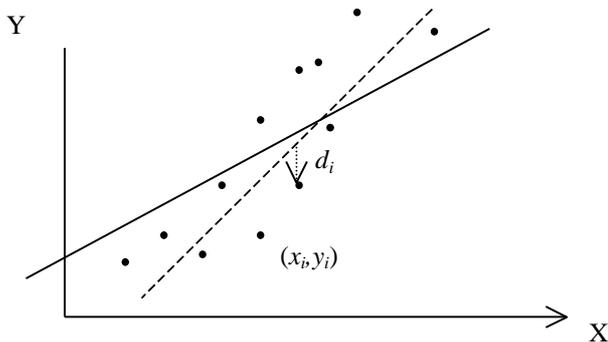


Рис. 4.2. Теоретическая регрессионная прямая наименьших квадратов с указанным i -м отклонением $d_i = y_i - \hat{y}_i$. Прямая наименьших квадратов доставляет минимум S . Пунктирная линия – прямая наименьших квадратов $\hat{y} = b_0 + b_1 x$, сплошная линия – неизвестная теоретическая прямая $y = \beta_0 + \beta_1 x$

Положительный квадратный корень из этой величины называют стандартной ошибкой оценки. Дисперсию оценки можно также найти из таблицы дисперсионного анализа (табл. 4.4).

Таблица дисперсионного анализа для простой линейной регрессии

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F-отношение
Регрессия	$SS_D = \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - \bar{y})^2$	$\nu_D = 1$	$MS_D = SS_D$	$F_0 = \frac{MS_D}{MS_R}$
Отклонение от регрессии	$SS_R = \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2$	$\nu_R = n - 2$	$MS_R \equiv s^2 = \frac{SS_R}{\nu_R}$	
Полная	$SS_T = \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2$	$\nu_T = n - 1$		

Величина s^2 идентична MS_R – среднему квадрату отклонения (остатка) от регрессии. Остаточная сумма квадратов SS_R и остаточное число степеней свободы ν_R являются соответственно числителем и знаменателем в формуле (4.24). Обусловленная регрессией сумма квадратов SS_D получила такое название потому, что ее можно записать как функцию оцененного коэффициента регрессии b_1 , именно

$$SS_D = b_1^2 \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2. \quad (4.25)$$

Итак, чем больше коэффициент регрессии, тем больше сумма квадратов, «обусловленная регрессией».

F-отношение может быть использовано для проверки гипотез, если ошибки e_1, e_2, \dots, e_n предполагаются нормально распределенными. В этом случае моделью простой линейной регрессии будет

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + e_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.26)$$

где e_1, e_2, \dots, e_n – независимые случайные ошибки, распределенные по нормальному закону.

Для проверки гипотезы о том, что простая линейная регрессия Y по X отсутствует, т.е. гипотезы $H_0: \beta_1 = 0$ против альтернативы $H_1: \beta_1 \neq 0$, мы используем F-отношение из таблицы дисперсионного анализа

$$F_0 = MS_D / MS_R \equiv MS_D / s^2. \quad (4.27)$$

Если верна гипотеза H_0 , то F_0 имеет F -распределение с $\nu_D=1$ и $\nu_K=n-2$ степенями свободы на уровне значимости $\alpha=0,05$ – общепринятого для биологии, причем $F_0 < F_{st}$.

В качестве примера приведем расчет линейной регрессии для вида *M. polonicum*, который можно провести с помощью микрокалькулятора. Определение линейной регрессии совпадает с определением линейной корреляции: равномерным изменениям одного признака соответствуют равномерные в среднем изменения другого признака. Указанием на линейность служит возможность проведения на графике от руки прямой линии таким образом, чтобы точки эмпирической линии регрессии располагались по обе стороны от прямой и по возможности ближе к ней.

Уравнением линейной регрессии служит уравнение прямой линии: $y=a+bx$, где y – значение зависимой переменной (признака); x – значение независимой переменной (признака или фактора, влияющего на первый признак); a – начальное значение y при $x=0$; b – угловой коэффициент (тангенс угла наклона линии регрессии к оси абсцисс, отражающий пропорциональную зависимость y от x).

Задача состоит в нахождении неизвестных параметров a и b . Для этого составляется и решается система стольких, так называемых нормальных уравнений, сколько неизвестных требуется определить.

В случае линейной регрессии y/x система состоит из двух уравнений и выглядит следующим образом:

$$\begin{cases} na + b \sum x = \sum y \\ a \sum x + b \sum x^2 = \sum xy, \end{cases} \quad (4.28)$$

где y – точки эмпирической линии регрессии y/x ; n – число пар сопряженных наблюдений; x – значение признака, a и b – коэффициенты.

Необходимые для подстановки в нормальные уравнения суммы ($\sum x, \sum y, \sum x^2, \sum xy$) удобно рассчитывать в табличной форме. Применительно к нашему примеру регрессии длины листа *M. polonicum* на его ширину (табл. 4.3) соответствующие расчеты выполнены в левой части табл. 4.5, причем требуемые суммы указаны в нижней ее строке. Подставляем эти суммы в систему нормальных уравнений:

$$\begin{cases} 6a + 51b = 259,9, \\ 51a + 591b = 2661,1 \end{cases}$$

и решаем ее обычным алгебраическим путем. Для этого, разделив первое уравнение на 6, а второе на 51, освободимся от коэффициентов при неизвестном a :

$$\begin{cases} a + 8,5b = 43,32, \\ a + 11,59 = 52,18 \end{cases}$$

и после вычитания первого уравнения из второго получим $3,09b=8,86$, откуда следует, что $b=2,87$. Подставив значение $b=2,87$ в любое из ранее полученных уравнений, находим, что $a=18,92$. Теперь можно записать искомое уравнение регрессии: $y=18,92+2,87x$.

Таблица 4.5

Выравнивание эмпирической линии регрессии длины листа (y) на его ширину (x) у *Melampyrum polonicum* (Beauv.) уравнением прямой линии (y')

Расчеты для определения параметров уравнения				Построение теоретической линии регрессии		Расчет критерия χ^2		
x	y	x ²	xy	bx	a+bx=y'	y-y'	(y-y') ²	$\frac{(y-y')^2}{y'}$
1	19,5	1	19,5	2,87	21,79	-2,29	5,2441	0,2407
4	30,2	16	120,8	11,48	30,4	-0,2	0,04	0,0013
7	41,8	49	292,6	20,09	39,01	2,79	7,7841	0,1995
10	51,5	100	515,0	28,7	47,62	3,88	15,0544	0,3161
13	52,4	169	681,2	37,31	56,23	-3,83	14,6689	0,2609
16	64,5	256	1032	45,92	64,84	-0,34	0,1156	0,0018
51	259,9	591	2661,1	–	259,89	0,01	42,9071	1,0203

Посредством обратного высчисления, последовательно подставляя в найденное уравнение значения $x=1, x=4, x=7$ и т.д. (табл. 4.4.), рассчитываем точки (y') теоретической линии регрессии. Теоретическую линию регрессии для ее визуального сравнения с эмпирической полезно нанести на график (рис. 4.3а), а степень их совпадения можно проверить посредством расчета критерия χ^2 . Полученное значение $\chi^2=1,0203$ далеко не достигает стандартных значений этого критерия, составляющих при $v=n-1=5$ $\chi^2_{05}= 11,1$ и $\chi^2_{01}= 15,1$, указывая на достаточно хорошее соответствие теоретической линии регрессии эмпирическому ряду.

Ошибка уравнения регрессии рассчитывается по формуле

$$m_{y/x} = \sqrt{\frac{\sum (y - y')^2}{n - k}}, \quad (4.29)$$

где n – число точек линии регрессии, k – число коэффициентов в уравнении регрессии, включая свободный член.

В нашем примере $\sum(y-y')^2=42,9071$; $n=6$ и $k=2$, поэтому

$$m_{y/x} = \sqrt{\frac{42,9071}{6-2}} = \pm 3,28.$$

Это средний показатель точности, с которым «работает» выведенное нами уравнение регрессии.

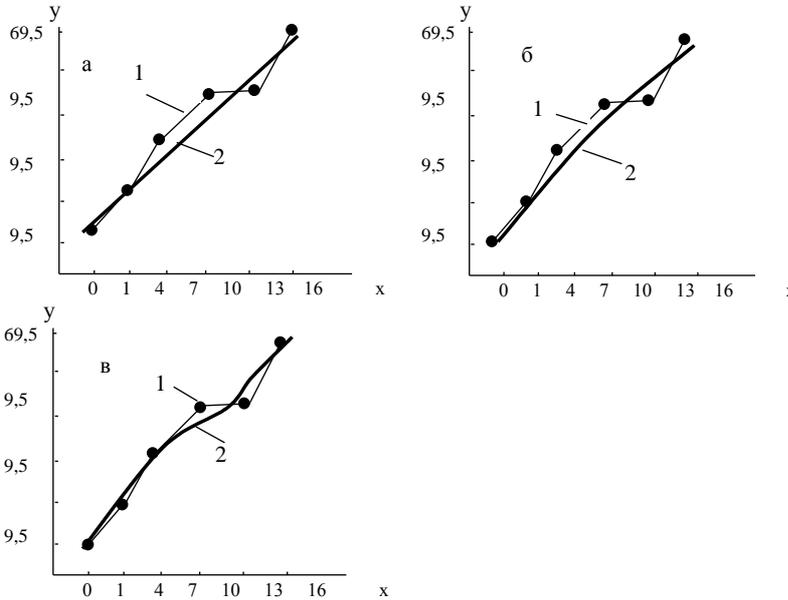


Рис. 4.3. Выравнивание эмпирической линии регрессии y/x (1) уравнением прямой линии (2) по данным табл. 4.5 (а), уравнением параболы второй степени (2) по данным табл. 4.9 (б) и уравнением параболы третьей степени (2) по данным табл. 4.10 (в)

По аналогии с вышеизложенным рассчитывается и вторая теоретическая линия регрессии (x/y), для чего в системе нормальных уравнений признаки x и y следует поменять местами:

$$\begin{cases} na + b \sum y = \sum x \\ a \sum y + b \sum y^2 = \sum xy \end{cases} \quad (4.30)$$

Исходя из данных табл. 4.5, можно выполнить необходимые расчеты. Мы приводим лишь итоговое уравнение теоретической линии регрессии x/y : $x=-1,56+0,22y$.

Удовлетворительно интерполируя эмпирические данные, уравнение прямой линии в нашем примере не в состоянии, однако, обеспечить экстраполяцию за пределы эмпирического ряда наблюдений. В этом легко убедиться, если, например, в уравнении $y=18,92+2,87x$ придать ширине листа (x) нулевое значение: длина листа (y) при этом окажется равной 18,92 мм, что лишено биологического смысла. Таким образом, линейная функция не отражает полностью биологическую сущность связи между длиной и шириной листа. Если нас не удовлетворяет формальная интерполяция, мы должны продолжить поиск и найти такую функцию, которая наряду с интерполяцией позволяла бы проводить экстраполяцию (и обеспечить нулевое значение длины листа при нулевой его ширине).

Угловой коэффициент (b) в уравнении линейной регрессии, отражающий пропорциональную зависимость между признаками, называется коэффициентом регрессии (R). Для признаков длины и ширины листа у *M. polonicum* мы получили в предыдущем разделе два уравнения регрессии (y/x и x/y), из которых следует, что $R_{y/x}=2,87$, а $R_{x/y}=0,22$.

Биологический смысл коэффициентов регрессии состоит в том, что они представляют собой меру изменения одного признака от определенного изменения другого. В нашем примере $R_{y/x}=2,87$ говорит о том, что с увеличением ширины листа (x) на 1 мм (принятая точность измерения) его длина (y) увеличивается в среднем на 2,87 мм. Второй коэффициент ($R_{x/y}=0,22$) свидетельствует о том, что при увеличении длины листа (y) на 1 мм его ширина (x) возрастает в среднем на 0,22 мм.

Коэффициенты регрессии могут быть вычислены и без составления уравнения регрессии. Один из способов основан на предварительном вычислении тех сумм, которые применительно к регрессии y/x указаны в нижней строке табл. 4.5 (для определения величины $R_{x/y}$ нужно составить аналогичную таблицу, поменяв местами x и y). Соответствующие формулы дают следующие результаты:

$$R_{y/x} = \frac{n \sum xy - \sum x \cdot \sum y}{n \sum x^2 - (\sum x)^2} = \frac{6 \cdot 2661,1 - 51 \cdot 259,9}{6 \cdot 591 - 51^2} = 2,87 \quad (4.31)$$

$$R_{x/y} = \frac{n \sum xy - \sum x \cdot \sum y}{n \sum y^2 - (\sum y)^2} = \frac{6 \cdot 2661,1 - 51 \cdot 259,9}{6 \cdot 13631,5 - 267^2} = 0,258 \quad (4.32)$$

Значение первого коэффициента полностью совпадает с ранее рассчитанным, а небольшое отклонение второго (против величины 0,22, полученной ранее) объясняется потерей десятичных знаков при промежуточных вычислениях. Мы привели основные уравнения для расчета коэффициентов регрессии на микрокалькуляторах для того, чтобы была понятна суть этого метода анализа данных. Естественно, что в настоя-

щее время имеются статистические пакеты, используя которые, можно рассчитать все параметры с оценкой достоверности. Но мы считаем, что для понятия смысла регрессионного анализа полезно знать формулы расчетов.

Другой способ определения коэффициентов регрессии может быть использован тогда, когда предварительно проводился корреляционный анализ и известно значение коэффициента корреляции (r) между признаками, а также их средние квадратичные отклонения:

$$R_{y/x} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}; \quad R_{x/y} = r \frac{\sigma_x}{\sigma_y}, \quad (4.33)$$

где σ_y и σ_x – «полные» сигмы, взятые с учетом классового интервала.

Эти формулы наглядно показывают тесную связь регрессионного анализа с корреляционным: перемножение их левых и правых частей приводит к выражению:

$$r = \sqrt{R_{y/x} \cdot R_{x/y}}, \quad (4.34)$$

из которого следует вывод, что коэффициент корреляции есть среднее геометрическое из двух коэффициентов регрессии. Сказанное соответствует биологическому смыслу показателей: коэффициент корреляции является относительной величиной, показывающей обоюдную степень связи между признаками, а коэффициенты регрессии – величины, конкретизирующие зависимость каждого из признаков от другого.

В примере с *M. polonicum* коэффициент корреляции $r=0,799$, а средние квадратичные отклонения признаков $\sigma_y=11,8$ мм, $\sigma_x=3,3$ мм. Отсюда

$$R_{y/x} = 0,799 \frac{11,8}{3,3} = 2,86 \quad \text{и} \quad R_{x/y} = 0,799 \frac{3,3}{11,8} = 0,22,$$

и, как видим, результат практически тождествен тому, который ранее был получен другими способами.

Как всякая выборочная величина, коэффициент регрессии имеет свою ошибку репрезентативности и с ее помощью может быть оценена его достоверность. Покажем это применительно к коэффициенту регрессии $R_{y/x}$ в нашем примере. Ошибка показателя вычисляется следующим образом:

$$m_{R_{y/x}} = \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \sqrt{\frac{1-r^2}{n-2}} = \frac{11,8}{3,3} \sqrt{\frac{1-0,799^2}{56-2}} = 0,29 \quad (4.35)$$

Далее можно использовать критерий t :

$$t = \frac{R_{y/x}}{m_{R_{y/x}}} = \frac{2,87}{0,29} = 9,9 \quad (4.36)$$

и при $v=n-2=56-2=54$ (здесь n – объем выборки по табл. 4.3.) полученное значение t высоко достоверно, т.к. значительно превышает табличное $t_{0,1}=2,68$. Это свидетельствует о достоверности рассчитанного коэффициента регрессии.

4.2. Нелинейный корреляционный и регрессионный анализы

4.2.1. Корреляционное отношение. Критерии нелинейности связи

При нелинейной корреляционной связи равномерным изменениям одного признака соответствуют в среднем неравномерные, но подчиняющиеся определенной закономерности изменения другого признака. Нелинейная связь возникает обычно при заметном отклонении одного или обоих распределений признаков от нормального.

Линейную и нелинейную зависимость измеряет корреляционное отношение $\eta=r$, но чем сильнее выражена нелинейность связи, тем больше значение корреляционного отношения превышает величину коэффициента корреляции r . Способ расчета корреляционного отношения связан с техникой регрессионного анализа. В отличие от коэффициента корреляции, являющегося мерой обоюдной связи между признаками, корреляционное отношение способно отражать как зависимость признака y от признака x ($\eta_{y/x}$), так и зависимость признака x от признака y ($\eta_{x/y}$). Таким образом, для пары признаков могут быть рассчитаны два корреляционных отношения, первое из которых условно назовем прямым, а второе – обратным. В общем случае прямое и обратное корреляционные отношения не совпадают, но чем сильнее связь и чем ближе она к линейной, тем больше (вплоть до полного совпадения) сближаются между собой их значения. На практике, исходя из биологической значимости того или иного признака, рассчитывают обычно одно из двух корреляционных отношений.

Другое отличие от коэффициента корреляции состоит в том, что корреляционное отношение принимает значения не от -1 до $+1$, а от 0 до $+1$.

Корреляционное отношение – это отношение двух средних квадратичных отклонений, одно из которых характеризует часть изменчивости первого признака, обусловленную его зависимостью от второго признака, а второе является обычной мерой общей изменчивости первого признака:

$$\eta_{y/x} = \frac{\sigma_{y/x}}{\sigma_y}; \quad \eta_{x/y} = \frac{\sigma_{x/y}}{\sigma_x}, \quad (4.37)$$

Для оценки достоверности корреляционного отношения необходимо вычислить ошибку квадрата этого показателя по формуле

$$m_{\eta^2} = (1 - \eta^2) \frac{k - 1}{n - k} \quad (4.38)$$

где k – число классов вариационного ряда; n – объем выборки.

После этого можно использовать критерий Фишера $F = \frac{\eta^2}{m_{\eta^2}}$ с $\nu_1 = k - 1$ и $\nu_2 = n - k$ степенями свободы, сравнивая его со стандартным значением.

Рассмотрим конкретный пример. Изучается зависимость между высотой растения и числом пар цветков в осевом соцветии. Данные в виде корреляционной решетки приведены в табл. 4.6.

Таблица 4.6

Корреляция между высотой растения (у) и числом пар цветков в осевом соцветии (х) у *Odontites serotina* Dum

$\begin{matrix} X \\ y \end{matrix}$	2,5	6,5	10,5	14,5	18,5	22,5	f_y	X/y
49,5	48	2					50	2,66
89,5	58	53	4				115	4,62
129,5	12	52	54	5			123	8,19
169,5	2	16	42	21	2		83	10,74
209,5	3	11	12	18	7		51	11,68
249,5	1	1	8	9	3		22	12,68
289,5		2	2		1	1	6	12,50
f_x	124	137	122	53	13	1	N=450	
Y/x	83,37	127,16	160,32	192,9	218,73	289,5		

Точки эмпирических линий регрессии рассчитываются как взвешенные средние арифметические по строкам и столбцам. Для дальнейших расчетов необходимо знать средние арифметические (медию) и средние квадратичные отклонения обоих рядов. В рассматриваемом примере $M_y = 134,7$, $\sigma_y = 56$, $M_x = 7,8$, $\sigma_x = 4,4$. Расчеты ведутся в табличной форме в соответствии с алгоритмом, содержащимся в заголовках столбцов (табл. 4.7).

Величиной, характеризующей долю изменчивости признака y , обусловленную его зависимостью от признака x , будет сигма ряда взвешенных квадратов отклонений точек эмпирической линии регрессии y/x от M_y :

$$\sigma_{y/x} = \sqrt{\frac{\sum (y/x - M_y)^2 \cdot f_x}{n}} = \sqrt{\frac{709858,57}{450}} = 39,72 \quad (4.39)$$

Таблица 4.7

Расчет прямого корреляционного отношения ($\eta_{y/x}$) по данным табл.4.6

x	Y/x	$Y/x - M_y$	$(y/x - M_y)^2$	f_x	$(y/x - M_y)^2 \cdot f_x$
2,5	83,37	-51,33	26,3477	124	326711,48
6,5	127,16	-7,54	56,85	137	7788,45
10,5	160,32	25,62	656,38	122	80078,36
14,5	192,9	58,2	3387,24	53	179523,72
18,5	218,73	84,03	7061,04	13	91793,52
22,5	289,5	154,8	23963,04	1	23963,04

$M_y=134,7, \sigma_y=56$

$n=450 \Sigma=709858,57$

Искомое корреляционное отношение составляет

$$\eta_{y/x} = \frac{\sigma_{y/x}}{\sigma_y} = \frac{39,72}{56} = 0,71.$$

Ошибка квадрата этого показателя

$$m_{\eta_{y/x}}^2 = (1 - 0,71^2) \frac{6 - 1}{450 - 6} = 0,0056, \quad (4.40)$$

откуда $F=0,71^2/0,0056=90,02$.

Из таблицы критических значений критерия Фишера находим, что при $\nu_1=6-1=5$ и $\nu_2=450-6=444$ стандартное значение $F_{01}=3,06$ и поскольку $F \gg F_{st}$, полученное корреляционное отношение в высшей степени достоверно.

Аналогичным способом рассчитывается и обратное корреляционное отношение ($\eta_{x/y}$), только теперь в основу расчетов берутся отклонения точек эмпирической линии регрессии x/y от M_x (табл. 4.8).

Таблица 4.8

**Расчет обратного корреляционного отношения ($\eta_{x/y}$)
по данным табл. 4.6**

y	X/y	$X/y - M_x$	$(x/y - M_x)^2$	f_y	$(x/y - M_x)^2 \cdot f_y$
49,5	2,66	-5,14	26,42	50	1321,0
89,5	4,62	-3,18	10,11	115	1162,65
129,5	8,19	0,39	0,15	123	18,45
169,5	10,74	2,94	8,64	83	717,12
209,5	11,68	3,88	15,05	51	767,55
249,5	12,68	4,88	23,81	22	523,82
289,5	12,5	4,7	22,09	6	132,54

$$M_x = 7,8, \quad \sigma_x = 4,4$$

$$n = 450 \quad \Sigma = 4643,13$$

Последовательно получаем:

$$\sigma_{x/y} = \sqrt{\frac{\sum (x/y - M_x)^2 \cdot f_y}{n}} = \sqrt{\frac{4643,13}{450}} = 3,21,$$

$$\eta_{x/y} = \frac{\sigma_{x/y}}{\sigma_x} = \frac{3,21}{4,4} = 0,73; \quad m_{\eta_{x/y}}^2 = (1 - 0,73^2) \frac{7 - 1}{450 - 7} = 0,0063;$$

$$F = \frac{0,73^2}{0,0063} = 84,59$$

и при $v_1 = 7 - 1 = 6$ и $v_2 = 450 - 7 = 443$ стандартное значение $F_{0,1} = 2,85$ и поскольку $F \gg F_{st}$, полученное корреляционное отношение в высшей степени достоверно. Как видно, прямое и обратное корреляционные отношения практически совпадают. Для сравнения, рассчитанный коэффициент корреляции равен 0,7, т.е. незначительно уступает по своей величине корреляционным отношениям. Это обстоятельство свидетельствует о том, что в рассмотренном примере корреляционная связь между признаками близка к линейной. Проверим это другим способом, более строгим, с помощью критерия нелинейности связи. Точно линейная связь в биологии такая же редкость, как и строго нормальное распределение признака. На практике небольшие отклонения связи от линейной можно не принимать в расчет и использовать линейные методы, облегчающие исследование корреляции и регрессии. Важно, однако, не переступить тот порог, по достижении которого отклонения связи от линейной становятся существенным.

Известно несколько критериев нелинейности связи, в том или ином виде использующих разность $\eta^2 - r^2$, т.е. требующих предварительного расчета корреляционного отношения и коэффициента корреляции и основанных на их сравнении. Наиболее часто употребляемыми являются критерий Блэкмана и критерий Фишера. Критерий Блэкмана проще:

$$n(\eta^2 - r^2) \gg 11,37, \quad (4.41)$$

где n – объем выборки; η – большее из двух корреляционных отношений; r – коэффициент корреляции. Связь признается нелинейной, если рассчитанное значение критерия превышает величину 11,37.

Критерий Фишера считается более точным:

$$F = \frac{(\eta_{y/x}^2 - r^2)(n - k_x)}{(1 - \eta_{y/x}^2)(k_x - 2)}, \quad (4.42)$$

где k_x – число классов в ряду x (если расчет ведется для прямого корреляционного отношения $\eta_{y/x}$). Рассчитанное значение F сравнивается по обычным правилам со стандартным при числе степеней свободы $v_1 = k_x - 2$ и $v_2 = n - k_x$. В рассматриваемом примере были получены значения $\eta_{x/y} = 0,73$; $r = 0,7$ при $n = 450$ и $k_y = 7$. Критерий Блэкмана, равный 19,31 превышает величину 11,37, что указывает на нелинейный характер зависимости. Критерий Фишера для данного корреляционного отношения

$$F = \frac{(0,73^2 - 0,7^2)(450 - 7)}{(1 - 0,73^2)(7 - 2)} = 8,14$$

подтверждает этот вывод, т.к. при

степенях свободы $v_1 = 7 - 2 = 5$ и $v_2 = 450 - 7 = 443$ стандартное значение $F_{0,1} = 3,06$, т.е. $F > F_{sr}$.

Этого достаточно для признания существенности нелинейности связи, т.к. расчет строится на большем из двух корреляционных отношений. Если же использовать меньшее из них ($\eta_{y/x} = 0,71$, $\kappa = 6$), то критерий Блэкмана $450(0,71^2 - 0,7^2) = 6,3$ позволяет считать связь линейной, а значение критерия Фишера $F = 3,16$ при степенях свободы $v_1 = 4$ и $v_2 = 444$ лежит между стандартными значениями $F_{0,5} = 2,39$ и $F_{0,1} = 3,36$, т.е. в зависимости от нашей требовательности связь может быть признана линейной или нелинейной. В целом следует сделать вывод, что в рассматриваемом примере нелинейность связи незначительна.

4.2.2. Нелинейная регрессия

Когда одинаковым приращениям одного признака сопутствуют неодинаковые, но изменяющиеся по определенному закону приращения другого признака, регрессия, так же как корреляция, оказывается нелинейной. Внешним признаком нелинейной регрессии служит то, что эмпирические линии регрессии на графике выглядят кривыми различной

конфигурации. При небольших отклонениях от линейности допустимо использование более простых приемов линейной регрессии, но в сомнительных случаях необходима проверка линейности связи (см. предыдущий раздел).

Для интерполирования нелинейной регрессии используются различные способы. Одним из них является параболическое интерполирование. Уравнение параболы n -й степени $y=a+bx+cx^2+dx^3+\dots+mx^n$ представляет собой очень гибкую и удобную для расчетов функцию, широко используемую для интерполяции эмпирических данных. Ее можно «оборвать» на любом члене и получить последовательно выражения: $y=a$ (отсутствие зависимости), $y=a+bx$ (уравнение линейной зависимости), $y=a+bx+cx^2$ (парабола второй степени) и т.д. Если имеется n точек, то парабола n -й степени имеет $n-1$ перегибов: при этом концы кривой уходят в бесконечность при четном n в одну сторону, при нечетном n в разные стороны.

Наращивая число членов уравнения (используя при n точках параболу степени $n-1$), в принципе можно описать почти все случаи нелинейной регрессии (т.е. добиться совпадения теоретической линии регрессии с эмпирическими точками). Вычисление парабол высоких степеней сопровождается резким увеличением громоздкости расчетов, но еще хуже то, что полученные при этом уравнения чаще всего не поддаются биологической интерпретации: имеет место лишь формальная «подгонка» эмпирических данных под достаточно гибкую математическую функцию.

Критерием правильности выбора функции может служить только удовлетворительное биологическое истолкование полученного результата. Если функция выбрана правильно и соответствует биологической сути описываемой зависимости, то она должна не только хорошо интерполировать эмпирические данные, но и допускать экстраполяцию за пределы наблюдаемого ряда. Добиться удовлетворительной экстраполяции удастся далеко не всегда. Но нельзя выдавать интерполяционную формулу, хорошо выравнивающую эмпирический ряд, за модель всего биологического явления в целом. Следует отметить, что нужно стремиться подбирать функции с наименьшим числом параметров, как правило, с двумя или тремя, что позволяет их интерпретировать.

Общая схема расчета едина для парабол любой степени. Параболы степени выше третьей практически используются редко.

Обратимся к уравнению параболы второй степени $y=a+bx+cx^2$, используя данные прежнего примера (табл. 4.3) регрессии длины на ширину листа у *M. polonicum*. Уже говорилось, что уравнение прямой (т.е. парабола первой степени) довольно хорошо интерполирует эту зависимость, но не допускает экстраполяцию в меньшую сторону (при ширине листа, равной нулю, его длина оказывается равной 18,92 мм!). Посмотрим, что дает использование параболы второй степени.

Расчет ведется методом наименьших квадратов, но в отличие от линейной регрессии придется решать систему не из двух, а уже из трех нормальных уравнений с тремя (a,b,c) неизвестными:¹

$$\begin{cases} na + b \sum x + c \sum x^2 = \sum y, \\ a \sum x + b \sum x^2 + c \sum x^3 = \sum xy, \\ a \sum x^2 + b \sum x^3 + c \sum x^4 = \sum x^2 y. \end{cases} \quad (4.43)$$

Как видно, по сравнению с уравнением прямой линии задача усложняется нахождением сумм $\sum x^3$, $\sum x^4$ и $\sum x^2 y$. Расчет нужных сумм показан в левой части табл. 4.9.

Исходя из данных этой таблицы, составим систему нормальных уравнений:

$$\begin{cases} 6a + 51b + 591c = 259,9, \\ 51a + 591b + 7701c = 2661,1, \\ 591a + 7701b + 106755c = 33068,5, \end{cases}$$

решая которую обычным алгебраическим путем, находим: $c=-0,04$; $b=3,55$; $a=17,07$.

Следовательно, уравнение параболы второй степени выглядит так: $y=17,07+3,55x-0,04x^2$.

Таблица 4.9

Выравнивание эмпирической линии регрессии длины листа (y) на его ширину (x) у *Melampyrum polonicum* (Beauv.) Соо уравнением параболы второй степени

Расчеты для определения параметров уравнения			Построение теоретической линии регрессии			Расчет критерия χ^2		
x^3	y^4	$x^2 y$	bx	cx^2	$a+bx+cx^2=y'$	$y-y'$	$(y-y')^2$	$\frac{(y-y')^2}{y'}$
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1	19,5	3,55	-0,04	20,58	-1,08	1,1664	0,0567
64	256	483,2	14,2	-0,64	30,63	-0,43	0,1849	0,006

¹ Аналогичным образом, путем наращивания степеней x и числа неизвестных, составляются системы нормальных уравнений и для парабол более высокого порядка, причем количество уравнений в системе составляет $n+1$, если n – степень параболы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
343	2401	2048,2	24,85	-1,96	39,96	1,84	3,3856	0,0847
1000	10000	5150,0	35,5	-4,0	48,57	2,93	8,5849	0,1768
2197	28561	8855,6	46,15	-6,76	56,46	-4,06	16,4836	0,292
4096	65536	16512	56,8	-10,24	63,63	0,87	0,7569	0,0119
7701	106755	33068,5	-	-	259,83	0,07	30,5623	0,6281

Примечание. Значения x, y, xy, x^2 см. в табл. 4.5.

Путем обратного вычисления (табл. 4.9) можно рассчитать точки (y') теоретической линии регрессии и построить соответствующий график (рис. 4.3,б). Парабола второй степени вполне удовлетворительно выравнивает эмпирический ряд, что подтверждается также расчетом критерия χ^2 (табл. 4.9): при числе степеней свободы $\nu=5$ значение $\chi^2=0,6281$ значительно меньше стандартных значений $\chi^2_{05}=11,1$ и $\chi^2_{01}=15,1$.

Средняя ошибка найденного уравнения регрессии составляет

$$m_{y/x} = \sqrt{\frac{(y - y')^2}{n - k}} = \sqrt{\frac{30,5623}{6 - 3}} = \pm 3,19. \quad (4.44)$$

Она чуть меньше, чем в случае применения линейной модели, но парабола второй степени по-прежнему не допускает экстраполяции за пределы эмпирического ряда: при $x=0$ длина листа $y=17,07$ мм. Таким образом, с помощью этой функции невозможно добиться естественного, с биологической точки зрения, соотношения $y=0$ при $x=0$.

Попробуем повысить порядок параболы, взяв уравнение третьей степени: $y=a+bx+cx^2+dx^3$.

В этом случае придется решать систему, состоящую из четырех нормальных уравнений:

$$\begin{cases} an + b \sum x + c \sum x^2 + d \sum x^3 = \sum y, \\ a \sum x + b \sum x^2 + c \sum x^3 + d \sum x^4 = \sum xy, \\ a \sum x^2 + b \sum x^3 + c \sum x^4 + d \sum x^5 = \sum x^2 y, \\ a \sum x^3 + b \sum x^4 + c \sum x^5 + d \sum x^6 = \sum x^3 y. \end{cases} \quad (4.45)$$

Применительно к нашему примеру (табл. 4.10) это означает:

$$\begin{cases} 6a + 51b + 591c + 7701d = 259,9, \\ 51a + 591b + 7701c + 106755d = 2661,1, \\ 591a + 7701b + 106755c + 1537701d = 33068,5, \\ 7701a + 106755b + 1537701c + 22725771d = 447104,5. \end{cases}$$

Решение этой системы дает значения неизвестных: $d= 0,0122$; $c=-0,3804$; $b=6,1357$; $a=12,9739$.

Итак, искомое уравнение параболы третьей степени: $y=12,9739+6,1357x-0,3804x^2+0,0122x^3$.

Обратное вычисление (табл. 4.10) позволяет получить точки (y') теоретической линии регрессии и построить по ним соответствующий график (рис.4.3,в). Вполне удовлетворительно выполненная интерполяция подтверждается также значением $\chi^2=0,50$, далеко не достигающим при $v=5$ стандартных значений $\chi^2_{05}=11,1$ и $\chi^2_{01}=15,1$.

Средняя ошибка уравнения регрессии составляет

$$m_{y/x} = \sqrt{\frac{\sum (y - y')^2}{n - k}} = \sqrt{\frac{22,5021}{6 - 4}} = \pm 3,35 \text{ мм},$$

т.е. мало отличается от ошибок прямой линии и параболы второго порядка. Однако парабола третьей степени по-прежнему не допускает экстраполяции, ибо при нулевой ширине листа его длина равна 12,97 мм, что противоречит здравому смыслу.

Дальнейшее повышение степени параболы, сопровождаемое увеличением громоздкости расчетов, вряд ли способно существенно улучшить интерполяцию, а вопрос о соответствии параболической функции внутренней сущности изучаемой зависимости скорее всего таким путем решить не удастся.

Таблица 4.10

Выравнивание эмпирической линии регрессии длины листа (y) на его ширину (x) у *Melampyrum polonicum* (Beauv.) Soo уравнением параболы третьей степени

Расчеты для определения параметров уравнения			Построение теоретической линии регрессии				Расчет критерия χ^2		
x^5	x^6	x^3y	bx	cx^2	dx^3	$a+bx+cx^2+dx^3=y'$	$y-y'$	$(y-y')^2$	$\frac{(y-y')^2}{y'}$
1	1	19,5	6,1357	-0,3804	0,0122	18,74	0,76	0,5776	0,0308
1024	4096	1932,8	24,5428	-6,0864	0,7808	32,21	-2,01	4,0401	0,1254
16807	117649	14337,4	42,9499	-18,6396	4,1846	41,47	0,33	0,1089	0,0026
100000	1000000	51500,0	61,357	-38,04	12,2	48,49	3,01	9,0601	0,1868
371293	4826809	115122,8	79,7641	-64,2876	26,8034	55,25	-2,85	8,1225	0,147
1048576	16777216	264192,0	98,1712	-97,3824	49,9712	63,73	0,77	0,5929	0,0093
1537701	2275771	447104,5	–	–	–	259,89	0,01	22,5021	0,5019

Примечание. Значения $x, y, xy, x^2, x^2y, x^3, x^4$ см. в табл. 4.5 – 4.8

В определенной мере здесь может помочь так называемый прием конечных разностей. Дело в том, что у параболы n -й степени конечная разность ее членов постоянна: $\Delta n_y = \text{const}$, а следующая разность равна нулю: $\Delta n_{y+1} = 0$. Поясним сказанное примером параболы четвертой степени $y=x^4$, где для удобства отброшены члены низшего порядка (x, x^2 и x^3), а также коэффициенты (табл. 4.11). Из таблицы видно, что разности (Δ) возрастающих порядков стремятся сблизиться и становятся одинаковыми на той разности, которая соответствует степени параболы.

Таблица 4.11

Разложение параболы $y=x^4$ на последовательные разности (Δ)

x	x^4	Δ_1	Δ_2	Δ_3	Δ_4	Δ_5
1	1	15				
2	16	65	50			
3	81	175	110	60	24	0
4	256	369	194	84	24	0
5	625	671	302	108	24	0
6	1296	1105	434	132	24	
7	2401	1695	590	156		
8	4096					

Отсюда следует, что если мы хотим установить соответствие параболы внутренней сущности биологического явления, то эмпирическую линию регрессии надо «разложить» на последовательные разности ($\Delta_1, \Delta_2, \dots, \Delta_n$) и посмотреть, какие из них более или менее стабилизируются (полного совпадения, разумеется, ожидать нельзя). Если окажутся слабо «пульсирующие» разности, то можно воспользоваться параболой высшей степени.

В нашем примере с длиной и шириной листа у *Melampyrum polonicum* стабилизировать разности точек эмпирической линии регрессии (y/x) не удастся (табл. 4.12) и, следовательно, параболическое интерполирование в этом случае описывает закономерность формально, не допуская экстраполяции.

При подборе интерполяционных формул следует обращаться к графическому анализу, сравнивая эмпирические линии регрессии с графиками встречающихся в биологии функций (рис. 4.4). В затруднительных случаях рекомендуется поиск выравнивающей функции посредством трансформации переменных. Этот прием заключается в построении нового графика, оси которого градуируются уже не натуральными значениями x и y , а такими значениями переменных, чтобы кривая на гра-

фике превратилась в прямую линию (рис. 4.4). Критерием соответствия данной формулы эмпирической линии регрессии служит рассеяние точек последней приблизительно вдоль прямой, которая на графике может располагаться как угодно. Если этого не происходит, надо переходить к испытанию другой формулы.

Таблица 4.12

Разложение эмпирической линии регрессии длины листа (y) на его ширину (x) у *Melampyrum polonicum* (Beauv.) Soo на последовательные разности (Δ)

y/x	Δ_1	Δ_2	Δ_3	Δ_4	Δ_5
1	2	3	4	5	6
19,5	10,7				
30,2	11,6	0,9	1,0	5,9	
41,8	9,7	1,9	6,9	4,5	1,4
51,5	0,9	8,8	2,4		
52,4	12,1	11,2			
64,5					

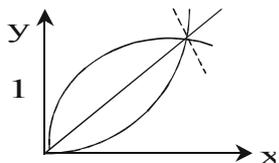
Представляется полезным прокомментировать биологический смысл некоторых формул.

Формула 1 (рис. 4.4) обычно хорошо описывает зависимость между размерами органов растений и животных, а также распределение организмов внутри экологических стаций. Она носит название аллометрической функции.

Формулы 4 и 5 характеризуют взаимоотношение ареалов и количество видов в родах, но значение их этим не исчерпывается. Эти формулы (особенно формула 5) хорошо описывают известное в зоологии «правило оптимума», отражающее зависимость размеров тела животных от средней температуры данного пояса и, следовательно, от географической широты.

Помимо изображенных на рис. 4.4 функций для описания биологических явлений могут применяться и другие формулы. Так, рост органов растений и животных во времени описывается S-образными кривыми, которые входят в обобщенный класс роста.

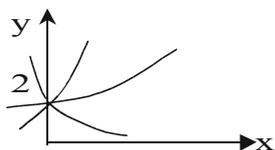
Функции	Преобразования для линеаризации	
	x	y



$$y = ax^b$$

$$\lg x$$

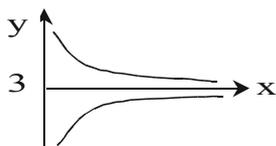
$$\lg y$$



$$y = ae^{bx}$$

$$x$$

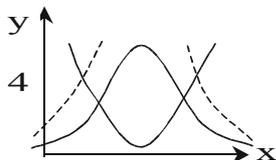
$$\lg y$$



$$y = a + b/x$$

$$1/x$$

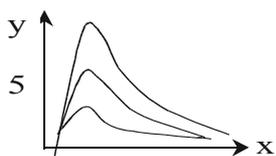
$$y$$



$$y = \frac{1}{a + bx + cx^2}$$

$$x$$

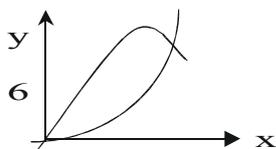
$$(1/y)'$$



$$y = \frac{x}{a + bx + cx^2}$$

$$x$$

$$(x/y)'$$



$$y = ax + bx^3$$

$$x^2$$

$$y/x$$

Рис. 4.4. Подбор интерполяционной формулы посредством линеаризации уравнения (пояснения в тексте)

Циклические явления (временные изменения численности популяций, так называемые «волны жизни», а также временные ряды фенологических наблюдений, связывающие сроки наступления фенофаз с периодическими колебаниями климата и др.), могут быть описаны периодическими функциями типа

$$y = a + b \sin\left(\frac{360}{r}x\right) + c \cos\left(\frac{360}{r}x\right), \quad (4.46)$$

где r – число наблюдений за цикл через равные промежутки времени; x – порядковый номер наблюдения от $x_1=0$ до $x_i=r-1$.

В некоторых случаях оказываются полезными «гибридные» формулы, например, сочетание прямой линии с параболой $y=a+bx+c \lg x$ или функция типа $\lg y=a+b \lg x+c \lg x^2$.

Применение перечисленных функций связано с использованием метода наименьших квадратов, для чего любая функция предварительно должна быть приведена к линейному виду. Следует отметить, что в настоящее время имеются специализированные пакеты описания зависимостей для ПЭВМ, а также статистические пакеты с широким набором функций для обработки исходных данных. Здесь на первый план для выбора функций выходит интуиция исследователя, а также опыт использования статистического описания данных в экологических исследованиях.

4.2.3. Множественная регрессия

Зависимость изменения одного признака от одновременного изменения двух или нескольких других признаков изучается методами множественной регрессии. С увеличением числа признаков и с переходом к нелинейной множественной регрессии сложность и громоздкость вычислений быстро нарастают, но в настоящее время это уже не является непреодолимым препятствием. Для лучшего понимания сути проблемы мы рассмотрим простейший, но чаще всего встречающийся в биометрической практике случай линейной множественной регрессии одного признака по двум другим.

Приведем математическое описание множественной регрессии. Параметры модели оцениваются по выборке объема n , полученной из популяции W . Предполагается, что x_{1i}, \dots, x_{pi} , $i=1, \dots, n$ – суть фиксированные значения независимых переменных X_1, \dots, X_p , а y_i – наблюдаемое значение переменной Y . Итак, выборка состоит из n наблюдений $(y_i; x_{1i}, \dots, x_{pi})$, $(y_n; x_{1n}, \dots, x_{pn})$. Для модели множественной линейной регрессии имеем:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{1i} + \dots + \beta_p x_{pi} + e_i, \quad (4.47)$$

где $\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_p$ – неизвестные параметры, а e_1, \dots, e_n – независимые случайные ошибки, распределенные по нормальному закону.

Например, $y = \beta_0 + \beta_1 \sin z_1 + \beta_2 \cos z_1 + e$ есть модель множественной регрессии с $x_1 = \sin z_1$ и $x_2 = \cos z_1$. В частности, если $x_i = x^i$, $i=1, \dots, p$, то получается модель полиномиальной регрессии $y = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2 + \dots + \beta_p x^p + e$. Наконец нужно помнить, что слово «линейная» подразумевает линейность относительно параметров, но не относительно независимых переменных. Так, например, $y = \beta_0 + \sin(\beta_1 x_1) + \beta_2 x_2$ не является линейной функцией параметров.

Как правило, любая программа в пакетах прикладных статистических программ для ПЭВМ при оценке параметров $\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_p$ минимизирует сумму квадратов отклонений

$$S = \sum_{i=1}^n (y_i - \beta_0 - \beta_1 x_{1i} - \dots - \beta_p x_{pi})^2. \quad (4.48)$$

Эти оценки обычно называются (частными) коэффициентами регрессии и содержатся в выходных данных программ. Оценка уравнения множественной линейной регрессии может быть записана в виде

$$\hat{y} = b_0 + b_1 x_1 + \dots + b_p x_p. \quad (4.49)$$

В выходных данных программ обычно содержатся еще четыре величины. Первая, называемая остаточной суммой квадратов (или ошибкой) SS_R , есть значение S , которое получается при подстановке МНК-оценок вместо параметров, т.е.

$$SS_R = \sum_{i=1}^n (y_i - b_0 - b_1 x_{1i} - \dots - b_p x_{pi})^2. \quad (4.50)$$

Если эту величину разделить на число степеней свободы $\nu_R = n - p - 1$, получаем несмещенную оценку дисперсии ошибок σ^2 , называемую остаточным средним квадратом ошибки MS_R . Итак,

$$MS_R = \frac{SS_R}{\nu_R}. \quad (4.51)$$

Указанные три величины обычно возникают в таблице дисперсионного анализа аналогично тому, как это показано в табл. 4.4. Четвертая величина – квадратный корень из MS_R – называется стандартной ошибкой оценки. Описанные четыре величины приведены в табл. 4.13.

Таблица 4.13

**Таблица дисперсионного анализа для модели
множественной линейной регрессии**

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F -отношение
Регрессия	$SS_D = \sum_{i=1}^p b_i \sum (x_{ij} - \bar{x}_i) y_i$	$v_D = p$	$MS_D = \frac{SS_D}{v_D}$	$F = \frac{MS_D}{MS_R}$
Отклонение от регрессии	$SS_R = SS_T - SS_D$	$v_R = n - p - 1$	$MS_R \equiv s^2 = \frac{SS_R}{v_R}$	
Полная	$SS_T = \sum (y_i - \bar{y})^2$	$v_T = n - 1$		

Полная сумма квадратов SS_T , деленная на число степеней свободы ν_T , равна оценке дисперсии Y . Отношение $SS_D/SS_T=R^2$ (иногда называемое коэффициентом детерминации) есть доля дисперсии Y , «объясненная» регрессией Y по X_1, \dots, X_p . Итак, R^2 является мерой качества подгонки, т.е. чем больше R^2 , тем лучше модель аппроксимирует Y .

Пример. Изучалось октановое число бензина, содержащее различные концентрации добавок A и B . Пусть Y – октановое число, x_1 – % первой добавки, x_2 – % второй добавки. Для описания зависимости Y от x_1 и x_2 использовалась множественная линейная регрессия $y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{1i} + \beta_2 x_{2i} + e_i$. Каждая из двух независимых переменных принимала одно из четырех фиксированных значений, а значение Y их комбинациями ($n=16$):

X_1	X_2	Y	X_1	X_2	Y
2	2	96,3	4	2	96,2
	3	95,7		3	100,1
	4	99,9		4	103,2
	5	99,4		5	104,3
3	2	95,1	5	2	97,8
	3	97,8		3	102,2
	4	99,3		4	104,7
	5	104,9		5	108,8

С помощью программы множественной линейной регрессии ППП «Statistica» получены оценки $b_0=84,553$; $b_1=1,833$; $b_2=2,683$, т.е. $\hat{y} = 84,553 + 1,833x_1 + 2,683x_2$.

Результаты расчета обобщены в табл. 4.14.

Таблица 4.14

Результаты расчетов множественной линейной регрессии зависимости октанового числа бензина от концентрации добавок

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F -отношение
Регрессия	211	2	105,5	54,5
Отклонение от регрессии	25	13	1,94	
Полная	236	15		

Несмещенная оценка σ^2 равна 1,94, а стандартная ошибка равна $s = \sqrt{1,94} = 1,392$ и $R^2 = SS_D / SS_T = 211 / 236 = 0,893$, следовательно, доля дисперсии, объясненная Y по X_1 и X_2 , равна 89,3%. Так как значение F -отношения равно 54,5, а стандартные значения, найденные по таблице Фишера с $\nu_R = 13$ и $\nu_D = 2$ степенями свободы $F_{01} = 6,7$ и $F_{05} = 2,13$, то нулевая гипотеза об отсутствии линейной регрессии между Y x_1 и x_2 не принимается. Таким образом, октановое число линейно зависит по меньшей мере от одной из добавок A или B .

Приведем также пример расчетов на микрокалькуляторах по виду *Odontites litoralis* Fr., у которого изучалась зависимость длины соцветия от высоты растения и длины самого крупного листа. Задачу сформулируем следующим образом: можно ли, зная высоту растения и длину листа, достаточно точно определить длину соцветия?

В левой части табл. 4.15 представлены исходные данные: y – центральные классовые значения признака длины соцветия; x – точки эмпирической линии регрессии высоты растений на длину соцветия (x/y); z – точки эмпирической линии регрессии длины листа на длину соцветия (z/y). Там же произведен расчет необходимых сумм, указанных, как обычно, в нижней строке таблицы.

Уравнение линейной множественной регрессии имеет вид: $y = a + bx + cz$, а система нормальных уравнений в этом случае выглядит следующим образом:

$$\begin{cases} na + b \sum x + c \sum z = \sum y, \\ a \sum x + b \sum x^2 + c \sum xz = \sum xy, \\ a \sum z + b \sum xz + c \sum z^2 = \sum yz. \end{cases}$$

Учитывая, что $n=6$ (количество сопряженных значений признаков) и беря из табл. 4.15 необходимые суммы, подставляем эти величины в систему нормальных уравнений:

$$\begin{cases} 6a + 490,3b + 77,4c = 177,0, \\ 490,3a + 44396,53b + 6812,61c = 17141,35, \\ 77,4a + 6812,61b + 1069,1c = 2601,3. \end{cases}$$

Решая эту систему, получаем искомые значения неизвестных: $a = -24,8944$, $b = 0,5003$ и $c = 1,0474$.

Следовательно, уравнение, отражающее зависимость длины соцветия *Odontites litoralis* от высоты растения и длины самого крупного листа, можно записать так: $y = -24,89 + 0,50x + 1,05z$.

Путем обратного вычисления (табл. 4.15) находим теоретические значения (y'), которые достаточно хорошо согласуются с соответ-

вующими эмпирическими значениями признака (y). Подтвердить это соответствие помогает критерий χ^2 (табл. 4.15): полученная величина $\chi^2=1,88$ далеко не достигает стандартных (при $v=n-1=5$) значений $\chi^2_{05}=11,1$ и $\chi^2_{01}=15,1$.

Таким образом, подставляя в полученное выше уравнение фактически наблюдаемые у той или иной особи значения x (высота растения) и z (длина самого крупного листа), можно надеяться на достаточно точное определение y (длины соцветия). Имеется возможность определить ошибку такого предположения. Для этого надо по данным табл. 4.15 рассчитать средние арифметические (меди):

$$M_y = \frac{\sum y}{n} = \frac{177}{6} = 29,5; \quad M_x = \frac{\sum x}{n} = \frac{490,3}{6} = 81,7; \quad M_z = \frac{\sum z}{n} = \frac{77,4}{6} = 12,9$$

и вычислить следующие величины:

$$\sum a_y^2 = \sum y^2 - nM_y^2 = 6971,5 - 6 \cdot 29,5^2 = 1750;$$

$$\sum a_y a_x = \sum xy - nM_y M_x = 17141,35 - 6 \cdot 29,5 \cdot 81,7 = 2680,45;$$

$$\sum a_y a_z = \sum yz - nM_y M_z = 2601,3 - 6 \cdot 29,5 \cdot 12,9 = 318.$$

Найденные значения подставляются в формулу ошибки уравнения линейной множественной регрессии:

$$m_{y \cdot xz} = \sqrt{\frac{\sum a_y^2 - (b \sum a_y a_x + c \sum a_y a_z)}{n - k}},$$

где b и c – значения параметров найденного уравнения множественной регрессии; n – число сопряженных значений признаков; k – число коэффициентов уравнения регрессии, включая свободный член.

В рассматриваемом примере

$$m_{y \cdot xz} = \sqrt{\frac{1750 - (0,5003 \cdot 2680,45 + 1,0474 \cdot 318)}{6 - 3}} = \pm 5,03.$$

Следовательно, прогнозируя длину соцветия *Odontites litoralis* по высоте особи и длине ее самого крупного листа, мы рискуем ошибиться в среднем на 5 мм.

Таблица 4.15

**Вычисление параметров уравнения линейной множественной регрессии длины соцветия (у)
у *Odontites litoralis* Fr. на высоту растения (х) и длину наиболее крупного листа (z)**

Расчеты для определения параметров уравнения								Обратное вычисление				Расчет критерия χ^2		
y	x	z	y ²	x ²	z ²	xy	xz	yz	bx	cz	a+bx+cz=y'	y-y'	(y-y') ²	$\frac{(y-y')^2}{y'}$
4,5	41,7	7,6	20,25	1738,89	51,76	187,65	316,92	34,2	20,8625	7,9602	3,93	0,57	0,3249	0,0827
14,5	55,3	10,3	210,25	3058,09	106,09	801,85	569,59	149,35	27,6666	10,7882	13,56	0,94	0,8836	0,0652
24,5	73,2	12,5	600,25	5358,24	156,25	1793,4	915,0	306,25	36,6220	13,0925	24,82	-0,32	0,1024	0,0041
34,5	99,1	16,0	1190,25	9820,81	256,0	3418,95	1585,6	552,0	49,5797	16,7584	41,44	-6,94	48,1636	1,1623
44,5	110,5	13,0	1980,25	12210,25	169,0	4917,25	1436,5	578,5	55,2832	13,6162	44,01	0,49	0,2401	0,0055
54,5	110,5	18,0	2970,25	12210,25	324,0	6022,25	1989,0	981,0	55,2832	18,8532	49,24	5,26	27,6676	0,5619
177,0	490,3	77,4	6971,5	44396,53	1069,1	17141,35	6812,61	2601,3	–	–	177,0	0,0	77,3822	1,8817

4.2.4. Аллометрическая функция

Скорость роста разных органов растений и животных различна и изменяется в ходе онтогенеза. Важной особенностью одновременного роста двух или нескольких органов является то, что изменение скоростей их роста происходит синхронно, т.е. скоррелировано таким образом, что отношение скоростей роста остается приблизительно постоянной величиной. В этом и состоит биологическая сущность явления соотносительного (аллометрического) роста.

Связь между растущим органом и размером тела (или между двумя растущими органами) является нелинейной и обычно хорошо описывается аллометрической функцией $y = bx^\alpha$, где y – размер одного органа, x – размер другого органа; b – константа начального роста (при $x=1$ $y=b$); α – константа равновесия (аллометрический показатель), передающая относительную скорость (темп) роста одного органа по сравнению с другим.

Константа α имеет важный биологический смысл. При $\alpha=1$ оба органа растут с одинаковой скоростью (случай изометрии) и их относительные размеры остаются постоянными. При $\alpha > 1$ (случай положительной аллометрии) из-за преимущества в скорости роста размер одного органа увеличивается относительно размера другого органа. При $\alpha < 1$ (отрицательная аллометрия) в связи с меньшей скоростью роста размер органа уменьшается относительно размера другого органа. Наконец, возможен случай энантиометрии ($\alpha < 0$), при котором абсолютные размеры органа в ходе онтогенеза уменьшаются (в зоологии уменьшение длины хвоста головастика по мере превращения его в лягушку). Ход аллометрической функции при первых трех пороговых значениях α -константы изображен на рис. 4.5.

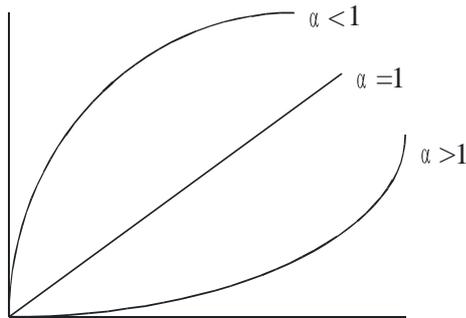


Рис. 4.5. Схематическое изображение аллометрической функции при пороговых значениях константы

Методика аллометрии представляет собой еще один частный случай регрессионного анализа. Порядок работы остается обычным. Для использования метода наименьших квадратов аллометрическую функцию путем логарифмирования приводят к линейной форме: $lgy = lgb + \alpha lgx$. Тогда система нормальных уравнений приобретает вид

$$\begin{cases} n lgb + \alpha \sum lgx = \sum lgy, \\ lgb \sum lgx + \alpha \sum (lgx)^2 = \sum lgx \cdot lgy. \end{cases} \quad (4.52)$$

Обратимся к конкретному примеру регрессии длины листа на ширину (использование уравнений прямой линии, парабол 2 и 3 степеней приводило к удовлетворительной интерполяции эмпирических данных, но не позволяло производить экстраполяцию). Применим к этому случаю аллометрическую функцию.

Таблица 4.16

Выравнивание эмпирической линии регрессии длины листа (y) на его ширину (x) у *Melampyrum polonicum* уравнением аллометрической функции (y')

x	y	lgx	lgy	Lgx × lgy	Lg(x) ²	αlgx	Lgb + αlgx = lgy'	Y'
1	19,5	0	1,29	0	0	0	1,2681	18,5
4	30,2	0,6021	1,48	0,8911	0,3625	0,2557	1,5238	33,4
7	41,8	0,8451	1,6212	1,3701	0,7142	0,3588	1,6269	42,4
10	51,5	1	1,7118	1,7118	1	0,4246	1,6927	49,3
13	52,4	1,1139	1,7193	1,9151	1,2408	0,473	1,7411	55,1
16	64,5	1,2041	1,8096	2,1789	1,4499	0,5113	1,7794	60,2
–	–	4,7652	9,6319	8,067	4,7674	–	–	–

Получаем систему нормальных уравнений:

$$\begin{cases} 6 lgb + 4,7652\alpha = 9,6319 \\ 4,7652 lgb + 4,7674\alpha = 8,067. \end{cases}$$

Решая которую, имеем: $\alpha = 0,4246$; $lgb = 1,2681$ и $b = 18,54$. Следовательно, искомая аллометрическая функция имеет вид $y = 18,54x^{0,4246}$ или в логарифмической форме $lgy = 1,2681 + 0,4246lgx$. Используя последнюю запись, произведем обратное dсчисление и находим точки теоретической линии регрессии (рис. 4.6). Как видно, аллометрическая функция хорошо описывает эмпирическую регрессию и позволяет экстраполировать опытные данные (при $x=0$ $y=0$).

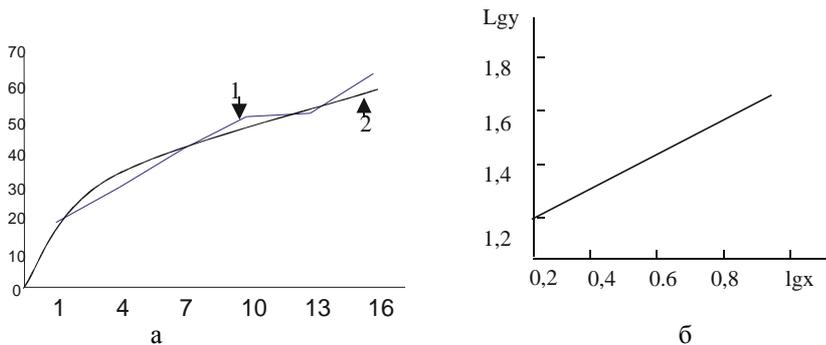


Рис. 4.6. Аллометрическая функция, отражающая регрессию длины листа на его ширину в натуральном (а) и логарифмическом масштабе (б)
1 – эмпирическая, 2 – теоретическая линии регрессии

График аллометрической функции, построенной в логарифмическом масштабе, имеет вид прямой линии с угловым коэффициентом α . На таком графике нагляднее видна относительная скорость роста: чем больше угол наклона прямой, тем эта скорость выше.

Из уравнения аллометрической функции $lgy = lgb + \alpha lgx$ видно, что α -константа есть не что иное, как коэффициент регрессии $R_{lgy/lgx}$. Таким образом, α -константа передает не только относительный темп роста двух органов (частей), но косвенно отражает и размерную зависимость изменения одного из них при изменении другого.

Поскольку мы имеем дело с двумя признаками (x и y), то существует возможность вычисления двух значений α и β -констант, характеризующих темп роста признака y относительно признака x (из уравнения $lgy = lgb_1 + \alpha_1 lgx$) и признака x относительно признака y (из уравнения $lgx = lgb_2 + \alpha_2 lgy$), причем $\alpha_1 \neq \alpha_2$ и $b_1 \neq b_2$, но при полной корреляционной связи ($r = \pm 1$) соблюдается соотношение $\alpha_1 = 1 : \alpha_2$. С учетом сказанного в разделе 4.2 можно записать: $\alpha_1 = R_{lgy/lgx} = r (\sigma_{lgy} / \sigma_{lgx})$ и $\alpha_2 = R_{lgx/lgy} = r (\sigma_{lgx} / \sigma_{lgy})$, где r – коэффициент линейной корреляции, σ – соответствующие средние квадратичные отклонения.

Тогда соотношение между коэффициентом корреляции и α -константами может быть выражено уравнением $r = \sqrt{\alpha_1 \cdot \alpha_2}$.

Исследование аллометрических зависимостей может преследовать разные цели. Различен и биологический смысл получаемых при этом α -констант.

4.3. Дисперсионный анализ

4.3.1. Логическая схема дисперсионного анализа.

Однофакторный дисперсионный комплекс

Дисперсионный анализ, основы которого были разработаны Фишером в 1920-1930 гг., позволяет устанавливать не только степень одновременного влияния на признак нескольких факторов и каждого в отдельности, но также их суммарное влияние в любых комбинациях и дополнительный эффект от сочетания разных факторов. Разумеется, и в этом случае остается масса неучтенных факторов, но, во-первых, методика позволяет оценить долю их влияния на общую изменчивость признака, а во-вторых, исследователь обычно имеет возможность выделить несколько ведущих факторов и исследовать именно их воздействие на изменчивость признаков.

Дисперсионный анализ позволяет решить множество задач, когда требуется изучить воздействие природных или искусственно создаваемых факторов на интересующий исследователя признак. Дисперсионный анализ принадлежит к числу довольно трудоемких биометрических методов, однако правильная организация опыта или сбора данных в природных условиях существенно облегчает вычисления.

В зависимости от числа учитываемых факторов дисперсионный анализ может быть одно-, двух-, трех- и многофакторным. Объем работы с увеличением числа факторов резко возрастает, поэтому уже четырехфакторный анализ следует проводить с помощью ЭВМ.

Идея дисперсионного анализа заключается в разложении общей дисперсии случайной величины на независимые случайные слагаемые, каждое из которых характеризует влияние того или иного фактора или их взаимодействия. Последующее сравнение этих дисперсий позволяет оценить существенность влияния фактора на исследуемую величину. Таким образом, задача дисперсионного анализа состоит в том, чтобы выявить ту часть общей изменчивости признака, которая обусловлена воздействием учитываемых факторов, и оценить достоверность сделанного вывода. Пусть, например, A – исследуемая величина, \bar{A} – среднее значение величины A , учитываемые факторы мы обозначим буквой x , неучитываемые – z , а все факторы вместе – буквой y (или припиской этих букв к соответствующим символам). Неучитываемые факторы составляют «шум» – помехи, мешающие выделить степень влияния учитываемых факторов. Отклонение A от \bar{A} при действии факторов x и z можно представить в виде суммы

$$(A - \bar{A}) = Y = X + Z, \quad (4.53)$$

где X – отклонение, вызываемое фактором x , Z – отклонение, вызываемое фактором z , Y – отклонение, вызываемое всеми факторами. Кроме

того, предположим, что X, Y, Z – являются независимыми случайными величинами, обозначим дисперсии через $\sigma^2_x, \sigma^2_y, \sigma^2_z, \sigma^2_A$. Тогда имеет место равенство

$$\sigma^2_A = \sigma^2_x + \sigma^2_z. \quad (4.54)$$

Сравнивая дисперсии, можно установить степень влияния факторов x и z на величину A , т.е. степень влияния учтенных и неучтенных факторов.

Непрерывным условием дисперсионного анализа является разбивка каждого учитываемого фактора не менее чем на две качественные или количественные градации. Если исследуется влияние одного фактора на изучаемую величину, то речь идет об однофакторном комплексе, если изучается влияние двух факторов, то о двухфакторном комплексе и т.д. Для проведения дисперсионного анализа обязательным условием является нормальное распределение и равные дисперсии совокупности случайных величин.

Для пояснения логической схемы дисперсионного анализа рассмотрим простейший произвольный пример. Предположим, что совокупности возрастающих доз удобрения на разных делянках имеют нормальное распределение и равные дисперсии. Имеется m таких совокупностей (разные делянки), из которых произведены выборки объемом n_1, n_2, \dots, n_m . Обозначим выборку из i -й совокупности через $(x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{in})$ – урожайность делянок. Тогда все выборки можно записать в виде табл. 4.17, которая называется матрицей наблюдений.

Таблица 4.17

Матрица наблюдений однофакторного дисперсионного комплекса

Кол-во элементов совокупности (n)-дозы удобрения Кол-во совокупностей (m)	1	2	...	J	...	N
1	X_{11}	X_{12}	...	X_{1j}	...	X_{1n1}
2	X_{21}	X_{22}	...	X_{2j}	...	X_{2n2}
...
I	X_{i1}	X_{i2}	...	x_{ij}	...	x_{in_i}
...	
m	X_{m1}	X_{m2}	...	x_{mj}	...	x_{mnm}

Средние этих выборок обозначим через $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_i, \dots, \beta_m$. Для проверки гипотезы о равенстве средних нулевую гипотезу запишем как $H_0: \beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_i = \dots = \beta_m$, альтернативную в виде $H_1: \beta_1 \neq \beta_2 \neq \dots \neq \beta_i \neq \dots \neq \beta_m$.

Гипотеза H_0 проверяется сравнением внутригрупповых и межгрупповых дисперсий по F -критерию. Если расхождение между ними незначительно, то нулевая гипотеза принимается. В противном случае нулевая гипотеза отвергается и делается заключение о том, что различия в средних обусловлены не только случайностями выборок, но и действием исследуемого фактора.

Для изучаемого признака характерно три типа изменчивости:

1. Факториальная (или групповая) изменчивость, характеризующаяся тем, что для каждой из совокупностей имеется своя средняя арифметическая (\bar{x}_{i*}). Разница в медиях зависит, очевидно, от разного действия факторов.

2. Остаточная изменчивость, характеризующаяся различными значениями признака внутри каждой градации. Эти различия не зависят от влияния фактора. Видимо, их причина лежит вне опыта, определяется неучитываемыми в данном анализе факторами.

3. Общая изменчивость, заключающаяся в том, что все наблюдения дисперсионного комплекса отличаются друг от друга (или иногда совпадают).

Мерилем изменчивости признака в выборке служит сумма квадратов отклонений его значений от средней арифметической $\sum(x - \bar{x})^2$. Эта величина, отнесенная к числу наблюдений, дает меру рассеяния, именуемую дисперсией, которая и применяется в дисперсионном анализе.

1. Мерой факториальной изменчивости будет сумма квадратов отклонений средних значений групп (\bar{x}_{i*}) от общего среднего

$$\bar{x} = \frac{1}{mn} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n x_{ij} :$$

$$S^2_x = n \sum_{i=1}^m (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2 . \quad (4.55)$$

Эту величину иногда называют рассеиванием по факторам.

2. Мера остаточной изменчивости выразится суммой квадратов отклонений всех наблюдений в данной совокупности от среднего значения совокупности:

$$S^2_z = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x}_{i*})^2 . \quad (4.56)$$

3. Мерой общей изменчивости является сумма квадратов отклонений в дисперсионном комплексе от общего среднего:

$$S_y^2 = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x})^2. \quad (4.57)$$

Тогда в соответствии с основной идеей дисперсионного анализа можно записать $S_y^2 = S_x^2 + S_z^2$ или

$$S_y^2 = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x})^2 = n \sum_{i=1}^m (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2 + \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x}_{i*})^2 \quad (4.58)$$

Вычислим факториальную и остаточную дисперсии как меры соответствующих типов изменчивости признака в дисперсионном комплексе:

$$\sigma_x^2 = \frac{S_x^2}{v_x}; \quad \sigma_z^2 = \frac{S_z^2}{v_z}; \quad \sigma_y^2 = \frac{S_y^2}{v_y}. \quad (4.59)$$

В этих формулах фигурируют степени свободы (v_x, v_z, v_y), т.к. дисперсия σ^2 и есть сумма квадратов отклонений в расчете на одну степень свободы. Число степеней свободы есть количество значений, необходимых для восстановления утерянного. Число степеней свободы для факториальной дисперсии равно числу совокупностей без единицы ($m-1$), т.к. все группы связаны друг с другом лишь одним общим условием – значением средней арифметической всего дисперсионного комплекса (\bar{x}). Число степеней свободы для остаточной дисперсии равно числу наблюдений в комплексе минус число совокупностей ($mn-m$), ибо все наблюдения связаны наличием в каждой группе своей средней арифметической (\bar{x}_{i*}). Число степеней свободы для вычисления общей дисперсии всего комплекса равно числу наблюдений в комплексе без единицы ($mn-1$), ибо все наблюдения связаны только одним общим условием – наличием общей средней (\bar{x}).

Затем необходимо рассчитать доли влияния учтенного и неучтенного факторов как отношения соответствующих сумм квадратов отклонений:

$$\eta_x^2 = \frac{S_x^2}{S_y^2}; \quad \eta_z^2 = \frac{S_z^2}{S_y^2}. \quad (4.60)$$

Эти величины представляют собой не что иное, как квадраты корреляционных отношений. В сумме эти показатели должны всегда составлять 1 (100%). Теперь можно ответить на интересующий вопрос: насколько учитываемый фактор ответственен за изменчивость результа-

тивного признака и сколько процентов падает на долю неучтенных факторов. Для проверки достоверности полученного вывода необходимо провести проверку по F -критерию. Определяют значение критерия Фишера (F), представляющего собой отношение двух дисперсий – факториальной и остаточной – $F = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_z^2}$, и сравнивают его с табличным в зави-

симости от числа степеней свободы $\nu_1=m-1$ и $\nu_2=mn-m$. Для того чтобы отвергнуть нулевую гипотезу, необходимо, чтобы полученное значение критерия было больше табличного.

Однофакторный дисперсионный анализ удобно представить в виде табл. 4.18.

Таблица 4.18

Логическая схема однофакторного дисперсионного комплекса

Компоненты дисперсии	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Дисперсии	Степень влияния фактора
Факториальная (межгрупповая)	$n \sum_i (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2$	$m-1$	$\frac{n \sum_i (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2}{m-1}$	$\eta_x^2 = \frac{S_x^2}{S_y^2}$
Остаточная (внутригрупповая)	$\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x}_{i*})^2$	$m(n-1)$	$\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x}_{i*})^2 \cdot \frac{1}{m(n-1)}$	$\eta_z^2 = \frac{S_z^2}{S_y^2}$
Полная (общая)	$\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x})^2$	$mn-1$	$\frac{1}{mn-1} \cdot \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (x_{ij} - \bar{x})^2$	

Пример построения простейшего дисперсионного комплекса

Предположим, что изучается влияние возрастающих доз удобрения определенного типа на урожайность какой-либо культуры. Пусть имеются четыре дозы удобрения ($A_1 \dots A_4$, причем $A1 < A2 < A3 < A4$), которое использовали на пяти делянках по каждой дозе ($m=4, n=5$). Требуется выяснить, влияет ли повышение дозы удобрения на урожайность и если да, то достоверен ли этот вывод настолько, чтобы можно было рекомендовать этот опыт сельскому хозяйству. Результаты наблюдений приведены в табл. 4.19.

Таблица 4.19

**Исходные данные для расчета однофакторного
дисперсионного комплекса**

Доза удобрения	Урожайность, ц/га				
	№ делян- ки 1	2	3	4	5
A1	150	140	150	145	150
A2	190	150	170	150	165
A3	200	170	200	170	180
A4	230	190	210	190	200

Рассчитываем средние $\bar{x}_{1*} = 147; \bar{x}_{2*} = 165; \bar{x}_{3*} = 184, \bar{x}_{4*} = 204$.

Средняя арифметическая всех совокупностей $\bar{x} = 3500/20 = 175$.

$$S_x^2 = 5 \cdot \sum_{i=1}^4 (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2 = 5 \times 1806 = 9030, v_x = 4 - 1 = 3;$$

$$S_z^2 = \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^5 (x_{ij} - \bar{x}_{i*})^2 = 3220, v_z = 20 - 4 = 16;$$

$$S_y^2 = \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^5 (x_{ij} - \bar{x})^2 = 12250, v_y = 20 - 1 = 19.$$

По расчетным данным составляем табл. 4.20.

Таблица 4.20

Результаты-расчеты однофакторного дисперсионного комплекса

Компоненты дисперсии	Суммы квадратов	Число сте- пеней сво- боды	Диспер- сии	Степень влияния фактора
Факториальная	9030	3	3010	0,74
Остаточная	3220	16	201,25	0,26
Общая	12250	19	644,7	

Значение критерия Фишера равно $F = 14,95$; при $v_1 = 16$ и $v_2 = 3$ степе-
нях свободы и уровне значимости 0,01 табличное значения критерия
составляет $F_{st} = 9,01$. Вычисленное значение больше стандартного, по-

этому нулевую гипотезу отвергаем, а это значит, что повышенные дозы удобрения влияют на урожайность достоверно. Но необходимо помнить, что на долю неучтенных факторов приходится 26% изменчивости, т.е. урожайность зависит еще и от других факторов.

4.3.2. Двухфакторный комплекс

Если исследуют влияние двух, трех и т.д. факторов, то структура дисперсионного анализа остается той же, что и при однофакторном комплексе, усложняются лишь вычисления. Рассмотрим задачу оценки действия двух одновременно действующих факторов. Но прежде всего введем некоторые ограничения. Основное из них состоит в том, что включаемые в дисперсионный анализ факторы должны быть независимы друг от друга, корреляция между ними не допустима. Нельзя, например, изучать одновременное влияние температуры и влажности воздуха на урожайность какой-либо культуры, ибо температура и влажность воздуха обычно сильно коррелируют. Крайне желательно, чтобы число наблюдений по совокупностям было одинаковым или хотя бы пропорциональным. Пусть имеется несколько однотипных участков земли и несколько видов удобрения. Требуется выяснить, значимо ли влияние качества различных участков земли и качество удобрений на урожайность зерновой культуры. Это типичная задача двухфакторного дисперсионного анализа. Пусть фактор A – влияние земли; фактор B – влияние качества удобрения. Урожайность обозначим через x_{ij} . Для простоты сначала рассмотрим случай, когда для каждого участка земли и для каждого удобрения сделано одно наблюдение. Тогда матрица наблюдений будет следующей

Таблица 4.21

Матрица наблюдений для двухфакторного дисперсионного комплекса (с одним наблюдением в ячейке)

Вид удобрения (j) Участки земли (i)	B_1	B_2	...	B_v	\bar{x}_{j*}
A_1	x_{11}	x_{12}	...	x_{1v}	\bar{x}_{1*}
A_2	x_{21}	x_{22}	...	x_{2v}	\bar{x}_{2*}
...
A_r	x_{r1}	x_{r2}	...	x_{rv}	\bar{x}_{r*}
\bar{x}^*j	\bar{x}^*1	\bar{x}^*2	...	\bar{x}^*v	\bar{x}

То есть мы имеем r участков земли и v видов удобрения. В матрице им соответствуют r строк – уровни фактора A и v столбцов – уровни фактора B .

По каждому столбцу и строке рассчитаем среднее значение, а также общее среднее. В двухфакторном анализе изучается раздельное влияние на признак фактора A , фактора B , в связи с этим факториальная сумма квадратов отклонений распадается на две части:

$$S^2_x = S^2_A + S^2_B, \quad (4.61)$$

а сама основная формула приобретает вид

$$S^2_y = S^2_A + S^2_B + S^2_z, \quad (4.62)$$

где

$$\begin{aligned} S^2_A &= v \sum_{i=1}^r (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2, \\ S^2_B &= r \sum_{j=1}^v (\bar{x}_{*j} - \bar{x})^2, \\ S^2_z &= \sum_i^r \sum_j^v (x_{ij} - \bar{x}_{i*} - \bar{x}_{*j} + \bar{x})^2. \end{aligned} \quad (4.63)$$

Произведем оценку дисперсий:

$$\sigma_A^2 = \frac{S^2_A}{r-1}, \quad \sigma_B^2 = \frac{S^2_B}{v-1}, \quad \sigma_z^2 = \frac{S^2_z}{(r-1)(v-1)}, \quad \sigma_y^2 = \frac{S^2_y}{rv-1}. \quad (4.64)$$

В двухфакторном анализе для выяснения значимости влияния факторов A и B на исследуемый признак сравнивают дисперсии по факторам с остаточной дисперсией, т.е. оценивают отношения $\frac{\sigma_A^2}{\sigma_z^2}$ и $\frac{\sigma_B^2}{\sigma_z^2}$,

находя таким образом значения F_A и F_B . Полученные значения сравнивают с табличными значениями при выбранном уровне значимости α . При $F_A < F_\alpha$ и $F_B < F_\alpha$ нулевая гипотеза о равенстве средних не отвергается, т.е. влияние факторов A и B на исследуемый признак незначительно.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа также удобно представить в виде табл. 4.22.

Таблица 4.22

**Логическая схема двухфакторного дисперсионного комплекса
(с одним наблюдением в ячейке)**

Компоненты дисперсии	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Дисперсии
Между средними по строкам (факториальная по A)	$S_A^2 = v \sum_{i=1}^r (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2$	$r-1$	$\sigma_A^2 = S_A^2 / r-1$
Между средними по столбцам (факториальная по B)	$S_B^2 = r \sum_{j=1}^v (\bar{x}_{*j} - \bar{x})^2$	$v-1$	$\sigma_B^2 = S_B^2 / v-1$
Остаточная	$S_z^2 = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^v (x_{ij} - \bar{x}_{i*} - \bar{x}_{*j} + \bar{x})^2$	$(r-1)(v-1)$	$\sigma_z^2 = S_z^2 / ((r-1)(v-1))$
Полная	$S_y^2 = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^v (x_{ij} - \bar{x})^2$	$rv-1$	$\sigma_y^2 = S_y^2 / (rv-1)$

При одном наблюдении в ячейке схема вычислений довольно проста, однако в этом случае достоверность выводов, полученных на основании проведенного анализа, недостаточна. Поэтому при решении практических задач желательно иметь несколько наблюдений в одной ячейке. Рассмотрим схему двухфакторного дисперсионного анализа с несколькими (но равными количествами – k) наблюдениями в каждой ячейке. Матрицу наблюдений можно представить в виде табл. 4.23.

Таблица 4.23

**Матрица наблюдений двухфакторного дисперсионного комплекса
с несколькими, но равными наблюдениями в ячейке**

$A \backslash B$	B_1	B_2	...	B_v	\bar{x}_{i**}
1	2	3	4	5	
A_I	$\bar{x}_{1*} (x_{111}, x_{112}, \dots, x_{11k})$	$\bar{x}_{12*} (x_{121}, x_{122}, \dots, x_{12k})$...	$\bar{x}_{1v*} (x_{1v1}, x_{1v2}, \dots, x_{1vk})$	\bar{x}_{1**}

1	2	3	4	5	6
A_2	$\bar{x}_{21*} (x_{211}, x_{212}, \dots, x_{21k})$	$\bar{x}_{22*} (x_{221}, x_{222}, \dots, x_{22k})$...	$\bar{x}_{2v*} (x_{2v1}, x_{2v2}, \dots, x_{2vk})$	\bar{x}_{2**}
...
A_r	$\bar{x}_{r1*} (x_{r11}, x_{r12}, \dots, x_{r1k})$	$\bar{x}_{r2*} (x_{r21}, x_{r22}, \dots, x_{r2k})$...	$\bar{x}_{rv*} (x_{rv1}, x_{rv2}, \dots, x_{rvk})$	\bar{x}_{r**}
\bar{x}_{*j*}	\bar{x}_{*1*}	\bar{x}_{*2*}	...	\bar{x}_{*v*}	\bar{x}

Для каждой ячейки имеется свое среднее значение, из которого находят средние по строкам и столбцам, а затем общее среднее. В табл. 4.23 r – число уровней фактора A , v – число уровней фактора B . Порядок проведения расчетов такой же, как и прежде. Схема анализа и порядок расчетов приведены в табл. 4.24.

Таблица 4.24

Логическая схема двухфакторного дисперсионного комплекса с несколькими, но равными наблюдениями в ячейке

Компонента дисперсии	Суммы квадратов	Число степеней свободы	Дисперсии
Между средними по строкам (по фактору A)	$S_A^2 = vk \sum_{i=1}^r (\bar{x}_{i**} - \bar{x})^2$	$v-1$	$\sigma_A^2 = S_A^2 / (v-1)$
Между средними по столбцам (по фактору B)	$S_B^2 = rk \sum_{j=1}^v (\bar{x}_{*j*} - \bar{x})^2$	$r-1$	$\sigma_B^2 = S_B^2 / (r-1)$
Взаимодействие	$S_{AB}^2 = k \sum_i \sum_j (\bar{x}_{ij*} - \bar{x}_{i**} - \bar{x}_{*j*} + \bar{x})^2$	$(v-1)(r-1)$	$\sigma_{AB}^2 = S_{AB}^2 / ((v-1)(r-1))$
Остаточная	$S_z^2 = \sum_i \sum_j \sum_1^k (x_{ijk} - \bar{x}_{ij*})^2$	$Rv(k-1)$	$\sigma_z^2 = S_z^2 / (rv(k-1))$
Полная	$S_y^2 = \sum_i \sum_j \sum_1^k (x_{ijk} - \bar{x})^2$	$Rvk-1$	$\sigma_y^2 = S_y^2 / (rvk-1)$

Проверка достоверности нулевой гипотезы делается точно так же, как и при одном наблюдении в ячейке.

Методики расчета двухфакторного дисперсионного комплекса с неравным числом наблюдений в ячейке и многофакторного комплекса подробно приводятся в учебном пособии (Иванова В.М. и др. Математическая статистика: Учеб. пособие. – М., 1975).

4.4. Анализ главных компонент

Анализ главных компонент является одним из самых простых способов изучения многомерных вариаций. Этот метод можно применять к любым данным, отвечающим следующим основным требованиям.

1. В каждой из выборок индивидов измеряются значения одних и тех же переменных. Индивиды, для которых измерения проведены не полностью, исключаются из рассмотрения.

2. Предполагается, что выбранные для анализа переменные непрерывны, а если они дискретны, то изменяются с такими приращениями, которые достаточно малы, чтобы величины можно было приближенно считать непрерывными.

3. К отношениям между переменными или их линейным функциям не добавляется никаких других отношений или линейных функций, так же как исходные переменные не заменяются их отношениями или линейными функциями.

В задачу анализа главных компонент может входить исследование одного или нескольких следующих вопросов:

1. Анализ корреляций между отдельными переменными.
2. Сведение исходной размерности вариабельности к наименьшему числу существенных для анализа измерений вариабельности.
3. Исключение тех переменных, которые несут сравнительно мало дополнительной информации по изучаемой проблеме.
4. Выявление наиболее информативных сочетаний отдельных выборок или какой-либо структуры.
5. Установление подлинности тех выборок, происхождение которых неизвестно или вызывает сомнения.

То есть сущность метода главных компонент состоит в переходе от описания некоторого множества изучаемых объектов, заданных большим числом косвенно измеряемых признаков, к описанию меньшим числом максимально информативных переменных, отражающих наиболее информативные свойства явления.

Пусть имеется m случайных переменных X_1, \dots, X_m с многомерным распределением. Требуется определить взаимосвязь между переменными. Эта взаимосвязь называется структурой зависимости и может быть измерена ковариациями, дисперсиями или корреляциями между исходными переменными (Ковариация – математическое ожидание (средняя)

произведения отклонений двух признаков от их средних: $cov = (\overline{x - \bar{x}})(\overline{y - \bar{y}})$, т.е. сопряженное варьирование двух признаков; $0 \leq |cov| \leq \sigma_x^2 = \sigma_y^2$). Задача состоит в нахождении переменных Y_1, \dots, Y_n , являющихся линейными комбинациями переменных X_i ($n < m$), по которым можно получить сжатую структуру зависимости между исходными переменными, несущую почти всю информацию, содержащуюся в них. Метод главных компонент является одним из наиболее простых методов анализа структуры зависимости.

Суть метода состоит в том, что ищутся такие линейные комбинации Y_1, Y_2, \dots, Y_m (называемые главными компонентами) исходных переменных X_1, X_2, \dots, X_m :

$$Y_k = \sum_{i=1}^m \alpha_{ki} X_i, \quad \sum_{i=1}^m \alpha_{ki}^2 = 1, \quad k=1, \dots, m, \quad (4.65)$$

что новые переменные Y_k не коррелированы и упорядочены по возрастанию дисперсии (k – номер компоненты). То есть Y_1 определяется условием максимальности дисперсии всех переменных; Y_2 определяется условием максимальности дисперсии среди всех нормированных комбинаций X_i , $i=1, \dots, m$, не коррелирующих с Y_1 ; Y_3 – условием максимальности дисперсии всех нормированных комбинаций X_i , не коррелирующих с Y_1 и Y_2 , и т.д. (Нормирование x и y – переход к новым величинам x' и y' , в которых средние равны 0, а дисперсии равны 1: $x' = \frac{x - \bar{x}}{\sigma_x}$; $y' = \frac{y - \bar{y}}{\sigma_y}$). Таким образом, подмножество q первых глав-

ных компонент будет объяснять большую часть общей дисперсии исходных признаков.

Обозначим дисперсии главных компонент v_1^2, \dots, v_m^2 , а дисперсии исходных признаков – s_1^2, \dots, s_m^2 . Из вышесказанного следует, что $v_1^2 \geq v_2^2 \geq \dots \geq v_m^2$. При этом справедливо равенство $\sum_{k=1}^m v_k^2 = \sum_{i=1}^m s_i^2 = S_{общ}^2$.

Это равенство означает, что исходно заложенная в данных дисперсия не меняется при переходе к новым переменным, а перераспределяется. Кроме того, новые переменные в отличие от исходных признаков приобрели такое ценное качество, как отсутствие корреляции друг с другом.

Решение поставленной задачи сводится к нахождению коэффициентов α_{ki} . Для этого необходимо построить исходную матрицу ковариаций или корреляций признаков, для которой находятся ее собственные значения и собственные векторы. Собственные значения матрицы равны дисперсии компоненты v_k^2 . Упорядоченные по убыванию собственных значений матрицы собственные векторы и будут являться искомыми

ми коэффициентами α_{ki} (т.е. собственный вектор есть не что иное, как набор коэффициентов α_{ki}).

Линейная комбинация $Y_1 = \alpha_{11}X_1 + \dots + \alpha_{1m}X_m$ называется первой главной компонентой переменных X_1, X_2, \dots, X_m . Она объясняет $100v^2(Y_1)/S^2_{\text{общ}}$ процентов общей дисперсии. Вторая главная компонента, которая определяется линейной комбинацией $Y_2 = \alpha_{21}X_1 + \dots + \alpha_{2m}X_m$, соответствует второму по величине собственному значению. Первая и вторая главные компоненты объясняют вместе $100[v^2(Y_1) + v^2(Y_2)]/S^2_{\text{общ}}$ процентов общей дисперсии и т.д. Последний собственный вектор определяет последнюю компоненту $Y_m = \alpha_{m1} \cdot X_1 + \dots + \alpha_{mm} \cdot X_m$, и все главные компоненты в совокупности объясняют $100 \sum_{k=1}^m v_k^2 / S^2_{\text{общ}}$ процентов

общей дисперсии и равны 100%.

Для получения главных компонент можно вместо ковариационной матрицы использовать корреляционную. Когда переменные измеряются в различных единицах, не имеющих между собой ничего общего, линейные комбинации бывает трудно интерпретировать. В этом случае необходимо провести стандартизацию (или нормирование) переменных. При этом общая дисперсия будет равна числу переменных. Надо отметить, что главные компоненты, получаемые из ковариационной и корреляционной матрицы, различны.

Корреляция между главными компонентами Y_k и переменной X_i задается величиной $\alpha_{ki}v_k / s_i$, где s_i – стандартное отклонение переменной x . Следовательно, для сравнения вкладов переменных X_i в Y_k необходимо сравнить величины α_{ki}/s_i . Когда известна корреляционная матрица, достаточно сравнить коэффициенты α_{ki} . В этом случае самый большой коэффициент показывает, какая переменная внесла наибольший вклад в k -ю главную компоненту.

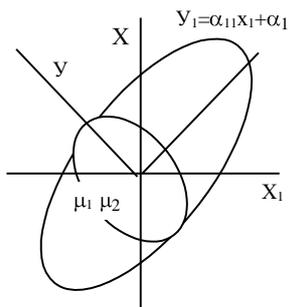


Рис. 4.7. Геометрическая интерпретация метода главных компонент

Можно привести следующую геометрическую интерпретацию метода главных компонент (рис. 4.7). Переменные x_1, \dots, x_m могут быть представлены координатными осями, начало координат находится в точке $(\mu_1, \dots, \mu_m)'$ – вектор средних. Таким образом в m мерном пространстве каждая реализация вектора $x = (x_1, \dots, x_m)$ представляется точкой с координатами $X_j = x_1, \dots, X_m = x_m$.

В анализе главных компонент ищется такой поворот системы координат, чтобы переменная y_1 , соответствующая одной из новых осей, имела максимальную дисперсию (наибольшую вытянутость облака точек вдоль оси), а переменная y_2 , соответствующая другой оси, была ортогональна (не коррелирована) с y_1 и имела бы при этом максимальную дисперсию. Переменная y_q должна быть ортогональна y_1, \dots, y_{q-1} и иметь максимальную дисперсию. Область m -мерного пространства называется эллипсоидом концентрации. Переменные x_1, x_2 порождают двухмерное пространство – эллипс. Первая главная компонента определяет направление большой оси эллипса, вторая – малой. Если найдено пространство главных компонент, то с помощью поворота осей можно получить бесконечно много решений. Задача состоит в том, чтобы подобрать оси таким образом, чтобы можно было дать новым переменным конкретный биологический смысл.

Практически довольствуются выделением 3–5 главных компонент. Дело в том, что объем информации, извлекаемый каждой последующей главной компонентой, быстро убывает, а биологическая интерпретация факторов становится все более затруднительной. В обычных исследованиях можно ограничиться тем числом главных компонент, которое обеспечивает извлечение 80–90% общей дисперсии признаков: гораздо важнее правильно истолковать смысл небольшого числа ведущих главных компонент, чем пытаться интерпретировать последующие, исходя из ничтожной доли привносимой ими информации.

Подводя итог, можно сказать, что смысл способа главных компонент состоит в последовательном устранении влияния каждого выделенного фактора на систему связи между признаками. В сущности анализ главных компонент основан на отыскании собственных чисел и соответствующих собственных векторов матрицы коэффициентов корреляции или ковариации между исходными переменными. Получающиеся собственные числа и собственные векторы определяют компоненты полной вариабельности (заложенной в исходных переменных) как линейные функции этих переменных с коэффициентами, выбранными так, что функции оказываются математически независимыми, или ортогональными друг другу.

Лучше всего проиллюстрировать этот метод простым примером Джефферса (1981).

В ходе исследования возможных последствий для окружающей среды, к которым могло привести возведение дамбы в заливе, был предпринят ряд наблюдений. В каждой из 274 выборочных точек в различных частях залива было взято по десять 10-сантиметровых колонок грунта; выборочный материал тут же обрабатывали. Для каждой из выборок определяли значение восьми переменных:

1. Долю частиц размером >250 мкм.
2. Долю частиц размером 125–250 мкм.

3. Долю частиц размером 62,5–125 мкм.
4. Долю частиц размером <62,5 мкм.
5. Потери в результате прокаливания при 550⁰С.
6. Содержание кальция.
7. Содержание фосфора.
8. Содержания азота.

Ставилась задача по исходным данным определить свойства грунта в заливе. В табл. 4.25 подытожены основные результаты наблюдений для 274 выборочных точек.

Таблица 4.25

Переменные, характеризующие свойства среды в заливе Моркам

Переменная	Минимум, %	Среднее, %	Максимум, %	Стандартное отклонение
1. Доля частиц размером >250 мкм.	0,1	1,207	43	4,479
2. Доля частиц размером 125–250 мкм.	0,05	20,31	94	23,27
3. Доля частиц размером 62,5–125 мкм.	0,1	53,67	97	21,36
4. Доля частиц размером <62,5 мкм.	0,5	24,74	88	20,77
5. Потери в результате прокаливания при 550 ⁰ С.	0,44	1,504	3,72	0,555
6. Содержание кальция.	1,5	2,401	9	0,704
7. Содержание фосфора.	0,016	0,028	0,048	0,0056
8. Содержание азота.	0,001	0,013	0,054	0,0093

В табл. 4.26 приведены коэффициенты корреляции между исходными переменными. Исследование таблицы корреляций показало, что доли частиц крупнее 250 мкм и частиц размером 125–250 мкм значимо и положительно коррелируют между собой и отрицательно коррелируют с долей частиц размером 62,5–125 и мельче 62,5 мкм. Последние показатели также значимо и отрицательно коррелируют между собой. В противоположность этому все четыре переменные, характеризующие химические свойства грунта, были значимо и положительно взаимно коррелированы. Потери при прокаливании положительно коррелировали с долями частиц размером 62,5–125 и мельче 62,5 мкм и отрицатель-

но коррелировали с долей частиц размером 125–250 мкм. Содержание кальция положительно коррелировало с долей частиц крупнее 50 мкм и мельче 62,5 мкм и отрицательно коррелировало с долей частиц размером от 125 до 250 мкм. Содержание фосфора положительно коррелировало с долей частиц менее 125 мкм и отрицательно коррелировало с долей частиц размером более 125 мкм. Содержание азота положительно коррелировало с долей частиц мельче 62,5 мкм и отрицательно коррелировало с долей частиц размером от 125 до 250 мкм.

Таблица 4.26

Коэффициенты корреляции между переменными среды

X_1							
0,147 ¹	X_2						
-0,283	-0,565 ¹	X_3					
-0,095	-0,572 ¹	-0,33 ¹	X_4				
-0,001	-0,462 ¹	0,127 ²	0,388 ¹	X_5			
0,713 ¹	-0,253 ¹	-0,051	0,175 ¹	0,359 ¹	X_6		
-0,148 ²	-0,405 ¹	0,217 ¹	0,264 ¹	0,566 ¹	0,167 ¹	X_7	
0,072	-0,426 ¹	0,005	0,453 ¹	0,735 ¹	0,421 ¹	0,436	X_8

¹ – значимо на уровне 0,01

² – значимо на уровне 0,05

Из простого рассмотрения корреляционной матрицы, т.е. в сущности, самих данных, трудно извлечь что-либо, кроме утверждения, что между этими восемью переменными существует тесная взаимная корреляция, а уж сделать вывод о свойствах грунта невозможно. Для этого применим метод главных компонент, чтобы изменить структуру исходных признаков таким образом, чтобы можно было сделать соответствующий вывод. Анализ главных компонент начинается с вычисления такой линейной функции восьми переменных, которая дает как можно большую часть всей вариабельности, содержащейся в 274 выборках.

Собственные числа и собственные векторы вычисляются на основе корреляционной матрицы признаков. Собственное число первой компоненты равно 3,12; оно показывает, какую долю полной вариабельности учитывает данная компонента. Аналогично остальные собственные числа отражают те доли вариабельности, которые учитываются соответствующими компонентами, а в сумме они дают кумулятивные доли полной вариабельности, учитываемые независимыми по определению главными компонентами. Из табл. 4.27 видно, что первая линейная функ-

ция восьми переменных отвечает за 39% полной вариабельности, а следующие три компоненты – за 23,4, 15,7 и 10,3% соответственно. В сумме четыре компоненты дают 88,4% вариабельности, содержащейся в восьми исходных переменных. Вычислять следующие компоненты, по-видимому, не стоит, так как вряд ли компоненты с собственными числами, меньшими примерно 0,8, будут иметь какое-то практическое значение.

Таблица 4.27

Собственные числа для первых четырех главных компонент

Компонента	Собственное число	Доля вариабельности	Кумулятивная доля вариабельности
Y_1	3,12	39	39
Y_2	1,87	23,4	62,4
Y_3	1,26	15,7	78,1
Y_4	0,83	10,3	88,4

В табл. 4.28 приведены собственные векторы, элементы которых есть коэффициенты линейных функций, определяющих компоненты полной вариабельности. Если нанести на график рассеивания имеющиеся данные, то они не будут разбросаны, как до применения метода главных компонент, а сгруппированы в четыре части по числу главных компонент. Их можно использовать для интерпретации экологического смысла компонент, используя знак и относительную величину коэффициентов как показатели веса, которые следует присвоить каждой переменной в этих четырех главных компонентах. Первая компонента отражает в основном противоположность фактора X_5 (потери при прокаливании образца) и факторов X_7 и X_8 (содержание фосфора и азота), с одной стороны, и фактора X_2 (доля частиц размером 125–250 мкм) – с другой, и представляет собой некоторую меру общего «плодородия» песка и ила. Вторая компонента является показателем доли самых крупных частиц (т.е. частиц >250 мкм) и содержания кальция и служит мерой количества разбитых раковин. Третья компонента отражает противоположности факторов X_3 (доля частиц размером 62,5–125 мкм) и X_4 (доля частиц, размер которых меньше 62,5 мкм) и рассматривается как мера накопления морского ила. Четвертая компонента вновь отражает противоположности факторов, но в данном случае факторов X_2 (доля частиц размером 125–250 мкм) и X_7 (содержание фосфора), с одной стороны, и фактора X_4 (число частиц мельче 62,5 мкм) – с другой, и интерпретируется как мера речных наносов.

Таблица 4.28

**Собственные векторы первых четырех компонент
переменных среды**

Переменная	Коэффициенты для компонент			
	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4
X_1	0,05	1	0,49	0,17
X_2	-0,9	0,4	-0,23	-1
X_3	0,25	-0,72	1	0,24
X_4	0,74	0,07	-0,87	0,84
X_5	1	0,01	-0,03	-0,64
X_6	0,61	0,79	0,53	0,24
X_7	0,8	-0,27	0,04	-0,86
X_8	0,97	0,17	-0,16	-0,42

Анализ показывает, что для учета основной изменчивости химических и физических свойств песка и ила в заливе достаточно ограниченного числа измерений вариабельности. В данном случае было достаточно четырех компонент, чтобы учесть 88% полной вариабельности, а сами компоненты легко интерпретировались через вполне конкретные типы изменчивости, поддающиеся определению. В действительности нахождение отдельных компонент для отдельных выборок и нанесение их значений на карту залива помогают выявить области высокой продуктивности, границы распространения морских осадков и речных наносов, а также области с высоким содержанием кальция, указывающим на наличие большого количества разбитых раковин. Получающиеся при этом карты помогают выявить источник вариабельности, который в противном случае остался бы неизвестным.

Помимо определения размера частиц и химического состава песка и ила, проводились выборочные исследования для определения численностей 22 видов или видовых групп беспозвоночных, обитающих в заливе. В табл. 4.29 приведены численности на 1 м^2 только семи из этих видов, поскольку остальные виды беспозвоночных встречались слишком редко, чтобы анализировать их численность. Общее число выборок, по которым составлена эта таблица, равно 329, т.к. помимо выборок для определения физических и химических свойств среды делались некоторые дополнительные выборки с целью уяснить распределение видов, поскольку считалось, что число видов более вариабельно, чем переменные среды. Как показывает анализ табл. 4.29, это предположение было, несомненно, справедливым, поскольку число отдельных организмов семи видов в выборках ила действительно очень сильно варьировало.

Таблица 4.29

Численности различных видов беспозвоночных в заливе Моркам

Вид	Численность на 1м ²			Стандартное отклонение
	минимум	среднее	максимум	
<i>Y₁ Macoma baltica</i>	0	2325	56325	5966
<i>Y₂ Tellina tenuis</i>	0	49,2	9800	544
<i>Y₃ Hydrobia ulvae</i>	0	374,2	8525	1014
<i>Y₄ Corophium volutator</i>	0	540,5	8700	1180
<i>Y₅ Nereis diversicolor</i>	0	63,5	750	116
<i>Y₆ Arenicola marina</i>	0	16,7	222	26
<i>Y₇ Nephthys hombergii</i>	0	4,94	100	17

В табл. 4.30 приведены коэффициенты корреляции между численностями видов в отдельных выборках. И вновь обычный критерий значимости для коэффициентов корреляции между двумя переменными здесь едва ли применим – не только потому, что мы проверяем несколько коэффициентов одновременно, но и потому, что распределение исходных данных далеко от нормального. Тем не менее, согласно обычному критерию значимости, численность *Macoma baltica* положительно коррелировала с численностями *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor* и *Arenicola marina* и отрицательно коррелировала с численностью *Nephthys hombergii*. Численности *Hydrobia ulvae*, *Corophium volutator* и *Nereis diversicolor* взаимно коррелировали, а численность *Corophium volutator* отрицательно коррелировала с численностью *Nephthys hombergii*. Численность *Tellina tenuis* не обнаруживала заметных корреляций с численностями всех остальных видов.

Таблица 4.30

Коэффициенты корреляции между численностями различных видов беспозвоночных

Y_1						
-0,028	Y_2					
0,358 ¹	0,032	Y_3				
0,051	0,054	0,313 ¹	Y_4			
0,569 ¹	0,009	0,302 ¹	0,162 ¹	Y_5		
0,174 ¹	-0,003	0,081	-0,095	0,084	Y_6	
-0,17 ¹	-0	-0,099	-0,118 ²	-0,092	-0,011	Y_7

¹ – значимо на уровне 0,01,

² – значимо на уровне 0,05.

Как и прежде, главные компоненты для корреляционной матрицы табл. 4.30 определяются по собственным числам и собственным векторам этой матрицы. Первые пять собственных чисел корреляционной матрицы приведены в табл. 4.31, которая показывает, что пять соответствующих компонент учитывают почти 86% полной вариабельности. Остальные две компоненты, которые можно вычислить, соответствуют, по-видимому, лишь случайным вариациям.

Таблица 4.31

Собственные числа первых пяти компонент для численностей различных видов беспозвоночных

Компонента	Собственное число	Доля вариабельности, %	Кумулятивная доля вариабельности, %
W ₁	1,98	28,3	28,3
W ₂	1,2	17,1	45,4
W ₃	1	14,3	59,7
W ₄	0,95	13,6	73,3
W ₅	0,85	12,2	85,5

Согласно приведенным в табл. 4.32 собственным векторам первая компонента, отвечающая за 28,3% полной вариабельности численности видов, является показателем численности *Macoma baltica*, *Hydrobia ulvae* и *Nereis diversicolor*. Вторая компонента, учитывающая 17,1% вариабельности, отражает противоположность изменений численностей *Corophium volutator* и *Arenicola marina*. Остальные компоненты, отвечающие за 14,3, 13,6 и 12,2% соответственно, являются прямой мерой численностей *Tellina tenuis*, *Nephtys hombergii* и *Arenicola marina* соответственно.

Таблица 4.32

Собственные векторы первых пяти компонент для численностей различных видов беспозвоночных

Переменная	Коэффициенты для компонент				
	W ₁	W ₂	W ₃	W ₄	W ₅
Y ₁	1	-0,48	-0,01	0,13	-0,43
Y ₂	0,04	0,4	1	-0,2	-0,41
Y ₃	0,89	0,32	0,04	0,11	0,59
Y ₄	0,51	1	-0,05	0,13	0,71
Y ₅	0,99	-0,22	-0,01	0,19	-0,59
Y ₆	0,29	-0,86	0,25	-0,54	1
Y ₇	-0,32	-0,44	0,34	1	0,47

Таким образом, с помощью анализа вновь удастся представить всю массу информации в относительно простом виде, где пять компонент учитывают около 86% полной вариабельности. Как и при анализе химических и физических свойств песка и ила, вычисление значений отдельных компонент для различных выборок и нанесение этих значений на карту залива дает ясную картину распределения организмов в рамках этих пяти независимых компонент. И вновь получающиеся карты помогают выявить источник вариабельности, который в противном случае оставался бы неизвестным.

Еще более интересным оказалось, однако, рассмотрение корреляций между значениями компонент для среды и для численности беспозвоночных. Эти корреляции были прослежены по тем 272 выборкам, по которым имелись оба набора компонент; соответствующие данные приведены в табл. 4.33.

Таблица 4.33

Коэффициенты корреляции между компонентами среды и компонентами для численности беспозвоночных

Компонента для численности беспозвоночных	Коэффициент корреляции с компонентой среды			
	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4
W_1	0,408 ¹	-0,029	0,039	-0,031
W_2	-0,047	-0,164 ¹	-0,097	0,153 ²
W_3	-0,78	-0,007	0,12 ²	0
W_4	-0,029	-0,187 ¹	0,062	-0,1
W_5	-0,004	0,042	0,095	0,156 ¹

¹ – значимо на уровне 0,01,

² – значимо на уровне 0,05.

С прежними оговорками по поводу обоснованности обычных критериев значимости для подобных корреляций мы можем сделать вывод, что, судя по данным таблицы, между компонентами для среды и компонентами для численности беспозвоночных существуют интересные взаимосвязи. Первая компонента, относящаяся к популяции беспозвоночных, – показатель численности *Macoma baltica*, *Hydrobia ulvae* и *Nereis diversicolor* – положительно коррелируют с первой из компонент для среды – общей продуктивностью. Противоположность между численностями *Corophium volutator* и *Arenicola marina* отрицательно коррелирует со второй компонентой для среды и положительно коррелирует с четвертой компонентой, т.е. отрицательно коррелирует с наличием разбитых раковин и положительно – с речными наносами. Численность *Tellina tenuis* положительно коррелирует с третьей компонентой для среды, которая служит мерой накопления морского ила, а численность *Arenicola marina* отрицательно коррелирует с наличием разбитых рако-

вин. Численность *Arenicola marina* положительно коррелирует с количеством осадочного материала морского происхождения. Схематически все эти корреляции изображены на рис. 4.8.

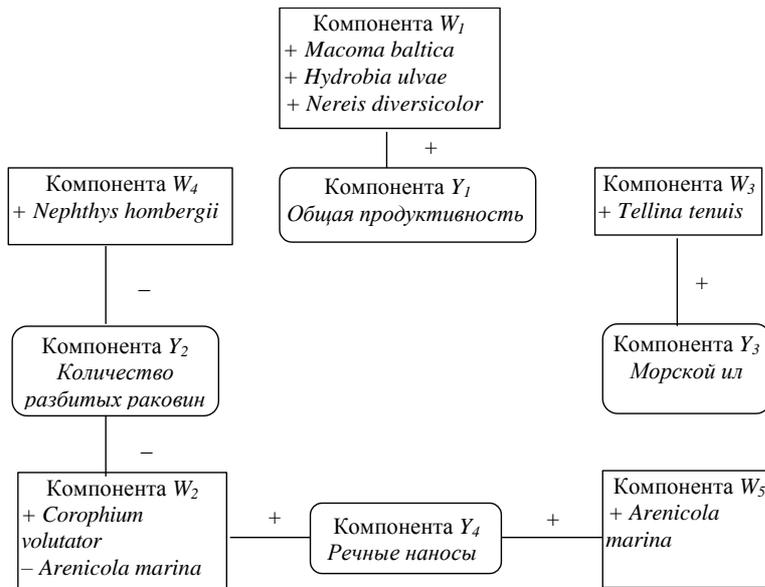


Рис. 4.8. Корреляции между численностями беспозвоночных и свойствами среды обитания

Два рассмотренных выше исследования дают пример интересного описательного анализа взаимосвязей между физико-химическими свойствами песка и ила и численностью популяций беспозвоночных в заливе Моркам. К этому примеру мы вернемся позже при рассмотрении еще одной альтернативной модели – модели канонических корреляций.

4.5. Факторный анализ

Факторный анализ во многом напоминает процедуру нахождения главных компонент и представляет собой наиболее общий подход к преобразованию структуры зависимости исходных переменных. В современных пакетах статистической обработки данных на ПЭВМ эти два метода объединены в один, под названием «факторный анализ», в котором метод главных компонент является составной частью, способом выделения факторов.

Пусть имеется p объектов, для которых проведены измерения m признаков. В факторном анализе вводится факторная модель:

$$X_1 = \sum_{j=1}^m \lambda_{1j} F_j + e_1, \dots, X_p = \sum_{j=1}^m \lambda_{pj} F_j + e_p, \quad (4.66)$$

где λ_{ij} – постоянные, а m , как правило, меньше p . Переменные F_1, \dots, F_m называются общими (первичными) факторами, поскольку они используются для представления всех p исходных переменных. Предполагается, что общие факторы не коррелированы и имеют единичные дисперсии. Переменные e_1, \dots, e_p называются специфическими (характерными) факторами, поскольку для каждой исходной переменной X_i определяется своя переменная e_i , $i=1, \dots, p$. Предполагается, что характерные факторы также не коррелированы и что $V(e_i) = \tau_i$, $i=1, \dots, p$, где τ_i – так называемая специфическая дисперсия, или специфичность i -й исходной переменной. Переменные F_i и e_i предполагаются некоррелированными. Переменные λ_{ij} называются факторными нагрузками.

Дисперсия и ковариация исходных переменных будет равна

$$\begin{aligned} \sigma_{ij} &= \lambda_{i1}\lambda_{j1} + \dots + \lambda_{im}\lambda_{jm}, & i \neq j \\ \sigma_{ii} &= \lambda_{i1}^2 + \dots + \lambda_{im}^2 + \tau_i, & i, j = 1, \dots, p \end{aligned} \quad (4.67)$$

Величина $\sum_{j=1}^m \lambda_{ij}^2$ называется общностью i -й исходной переменной и

равна разности ее вариации и специфичности.

Таким образом, p компонент модели главных компонент можно рассматривать как p общих факторов, описывающих структуру зависимости p исходных переменных, в то время как $m < p$ общих факторов факторной модели описывают основную часть структуры зависимости, а специфические факторы – оставшуюся часть. Другими словами, в модели главных компонент вся дисперсия приписывается p главным компонентам, тогда как в факторном анализе дисперсия каждой исходной переменной делится на две части: дисперсию, обусловленную наличием общих факторов (общность), и дисперсию, обусловленную вариацией каждой исходной переменной (специфичность).

Техника факторного анализа направлена на оценку факторных нагрузок и специфических дисперсий, а также на определение для каждого объекта значений общих факторов с помощью значений исходных переменных, т.е. на вычисление так называемых факторных значений. После того, как факторные нагрузки найдены, остается еще задача лучшей интерпретации общих факторов. Для этого используется метод вращения факторов.

4.5.1. Определение главных факторов

Предполагается наличие случайной выборки $x_1^{p \times 1}, \dots, x_n^{p \times 1}$ из многомерного нормального распределения с вектором средних

$\mu^{p \times 1} = (\mu_1, \dots, \mu_p)'$ и ковариационной матрицей $\sum^{p \times p} = (\sigma_{ij})$. Пусть $S^{p \times p} = (s_{ij})$ – выборочная ковариационная матрица и $R^{p \times p} = (r_{ij})$ – выборочная корреляционная матрица, где $r_{ij} = s_{ij} / (s_{ii}s_{jj})^{1/2}$, $i, j = 1, \dots, p$.

Первой задачей факторного анализа является определение по матрице S или R оценок l_{ij} факторных нагрузок λ_{ij} и оценок t_i специфических дисперсий τ_i , $i = 1, \dots, p$, $j = 1, \dots, m$. Следует отметить, что предпочтение отдается корреляционной матрице, поскольку исследователи преимущественно работают со стандартизованными переменными.

Прежде всего определяются оценки p главных компонент:

$$Y_i = \sum_{j=1}^p a_{ij} X_j, \quad i = 1, \dots, p. \quad (4.68)$$

Напомним, что p главных компонент взаимно некоррелированы и дисперсия i -й компоненты равна i -му по величине собственному значению выборочной ковариационной или корреляционной матрицы с соответствующим собственным вектором $a_i = (a_{i1}, \dots, a_{ip})'$, $i = 1, \dots, p$. Имеет место следующая система уравнений относительно исходных переменных:

$$X_i = \sum_{j=1}^p a_{ij} Y_j, \quad i, j = 1, \dots, p.$$

Согласно методу определения главных факторов в качестве общих факторов берется m первых главных компонент, взвешенных следующим образом:

$$F_j = \frac{Y_j}{[V(Y_j)]^{1/2}}, \quad j = 1, \dots, m, \quad (4.69)$$

где $[V(Y_j)]^{1/2}$ – средне-квадратичное отклонение

Оценками факторных нагрузок служат величины:

$$l_{ij} = a_{ji} [V(Y_j)]^{1/2}, \quad i = 1, \dots, p, j = 1, \dots, m, \quad (4.70)$$

а оценки специфических факторов задаются равенствами:

$$e_i = \sum_{j=m+1}^p a_{ji} Y_j, \quad i = 1, \dots, p. \quad (4.71)$$

Таким образом, получается следующая оценка факторной модели:

$$X_i = \sum_{j=1}^m l_{ij} F_j + e_i, \quad i = 1, \dots, p. \quad (4.72)$$

Здесь все общие факторы имеют единичные дисперсии и взаимно не коррелированы. Кроме того, они некоррелированы и со специфическими факторами.

Оценки общностей h_i^2 и специфичности t_i для $X_i, i=1, \dots, p$ имеют соответственно вид[^]

$$h_i^2 = \sum_{j=1}^m l_{ji}^2 = \sum_{j=1}^m a_{ji}^2 V(Y_j),$$

$$t_i = \sum_{j=m+1}^p a_{ji}^2 V(Y_j).$$
(4.73)

Напомним, что в анализе главных компонент сохраняется дисперсия, содержащаяся в общих факторах (главных компонентах). В факторном анализе часто требуется получить оценки общих факторов, сохраняющие общность $\sum_{i=1}^p h_i^2$ или всю дисперсию общих факторов. По-

этому пользователь может определить начальные оценки общностей всех исходных переменных и максимально допустимое число итераций, обеспечивающее сходимость к суммарной общности. Эти оценки подставляются вместо диагональных элементов матрицы, подлежащей факторному анализу. Получение оценок факторных нагрузок и новых общностей составляет шаг итерации. На следующем шаге диагональные элементы матрицы, подлежащей факторному анализу, заменяются на полученные общности. Затем заново определяются факторные нагрузки и общности. Процесс повторяется, пока не будет превышено максимально допустимое число итераций или пока максимальная разность общностей, полученных на соседних шагах итерации, не станет меньше заданного числа. Пользователь может оставить диагональные элементы без изменений и задать только допустимое число итераций, обеспечивающее сходимость к суммарной общности.

При определении числа m общих факторов пользователь может руководствоваться следующими критериями:

1) число существенных факторов можно оценить из содержательных соображений;

2) при использовании обычной корреляционной матрицы рекомендуется в качестве m брать число собственных значений, больших либо равных 1;

3) как и в анализе главных компонент, можно выбрать число факторов, объясняющих определенную часть общей дисперсии, или суммарной общности.

Следует помнить, что в зависимости от выбора исходной матрицы могут получаться различные факторы.

Для интерпретации каждого фактора имеет смысл пользоваться переменными с относительно большими по абсолютной величине нагрузками, т.к. они больше всего коррелированы с этим фактором.

4.5.2. Вращения факторов

Следующим шагом после определения факторных нагрузок является интерпретация каждого фактора. Для этого можно воспользоваться неоднозначностью определения факторов. Полученные факторы $F_1^{(R)}, \dots, F_m^{(R)}$ можно заменить их линейными комбинациями F_1, \dots, F_m , которые взаимно некоррелированы и имеют единичные дисперсии. Таким образом, имеется бесконечное множество наборов факторов, удовлетворяющих данной модели. Процедура получения нового набора факторов называется ортогональным вращением факторов. После вращения модель может быть записана в виде

$$X_i = \sum_{j=1}^m c_{ij} F_j^{(R)} + e_i, \quad i = 1, \dots, p, \quad (4.74)$$

где постоянные c_{ij} равны нагрузкам новых факторов. Следует заметить, что в результате ортогонального вращения факторов общность каждой исходной переменной X_i остается неизменной, т.е.

$$h_i^2 = \sum_{j=1}^m c_{ij}^2 = \sum_{j=1}^m l_{ij}^2, \quad i = 1, \dots, p. \quad (4.75)$$

Постоянные[^]

$$c_{ij} = \sum_{R=1}^m l_{ik} q_{kj}, \quad i = 1, \dots, p, \quad j = 1, \dots, m, \quad (4.76)$$

где q_{kj} – постоянные, $k=1, \dots, m, j=1, \dots, m$. Для облегчения интерпретации факторов эти постоянные выбираются так, чтобы результирующие нагрузки имели простую структуру. Структура факторных нагрузок считается простой, когда большинство из c_{ij} не слишком сильно отличается от 0 и лишь некоторые из них имеют относительно большие значения. Целью процедуры вращения является представление каждой исходной переменной одним или небольшим числом факторов. Нагрузки остальных факторов близки к 0. Задача интерпретации факторов значительно облегчается получением простой структуры.

В факторном анализе существует много графических и аналитических методов вращения для получения простой структуры. В аналитических методах для получения простых структур минимизируется так называемая целевая функция G , зависящая от c_{ij} и от параметра $0 \leq \gamma \leq 1$.

$$G = \sum_{k=1}^m \sum_{j=1}^m \left[\sum_{i=1}^p c_{ij}^2 c_{ik}^2 - \frac{\gamma}{p} \left(\sum_{i=1}^p c_{ij}^2 \right) \left(\sum_{i=1}^p c_{ik}^2 \right) \right]. \quad (4.77)$$

При $\gamma=0$ вращение, получаемое в результате минимизации функции G , называется «квартимакс»-критерий. Метод «квартимакс» максимизирует дисперсию квадратов факторных нагрузок, т.е. выбираются факторные нагрузки с достаточно большим диапазоном значений. При этом

большие значения нагрузок увеличиваются, а маленькие становятся еще меньше, и в результате каждый вектор связывается с возможно меньшим числом переменных. При $\gamma=1$ метод вращения носит название «варимакс»-критерий. Этот метод применяется наиболее часто. Метод «варимакс» максимизирует разброс квадратов нагрузок для каждого фактора, что приводит к увеличению больших и уменьшению малых значений факторных нагрузок. Но в этом случае простая структура получается для каждого фактора в отдельности, тогда как в методе «квартимакс» простая структура определяется для всех факторов одновременно.

Эти методы относятся к методам ортогонального вращения общих факторов. Существует мнение, что важнее получить простую структуру факторных нагрузок, чем сохранить ортогональность факторов. Поэтому условие некоррелированности факторов ослабляется и ищутся коррелированные факторы $F^{(R)}_1, \dots, F^{(R)}_m$ с единичными дисперсиями, являющиеся линейными комбинациями факторов F_1, \dots, F_m . Такой набор факторов не удовлетворяет факторной модели, а процедура получения таких факторов называется косоугольным вращением. Модель, получаемая в результате вращения, еще может быть представлена уравнениями (4.74) с постоянными c_{ij} , задаваемыми формулой (4.76), поскольку полученные факторы могут быть коррелированными, имеется более широкая область изменения постоянных q_{kj} $j=1, \dots, m$ и в свою очередь больший выбор c_{ij} .

Аналитические методы определения простых факторных нагрузок с помощью вращений, минимизирующих целевую функцию G , называются прямыми методами «облимин». Некоторые исследователи предлагают изменять γ от $-\infty$ до 0. Чем меньше γ , тем более коррелированными будут полученные факторы. При $\gamma=0$ получается прямой метод «квартимин», представляющий собой косоугольный аналог метода «квартимакс». Однако, поскольку не требуется некоррелированности факторов, этот метод не сводится к максимизации дисперсий квадратов факторных нагрузок.

Аналитические методы, в которых ищется простая вторичная структура, называются непрямыми методами «облимин». Вторичная структура – это структура вторичных факторов, которая представляет собой матрицу корреляций между исходной переменной и вторичным фактором. Вторичным фактором называется фактор, который можно поставить в соответствие фактору F (первичному) и не коррелированному с ним. При $\gamma=0$ получается (непрямой) метод квартимин, при $\gamma=1/2$ – непрямой биквартимин и при $\gamma=1$ – непрямой коваримин. Координатные оси наиболее сильно отличаются от прямоугольных при $\gamma=0$ и близки к ним при $\gamma=1$.

Программа факторного анализа на ПЭВМ позволяет пользователю выбирать способ вращения из совокупности следующих возможных методов:

– вращения не требуется;

- ортогональные вращения;
- прямые вращения «облимин» (косоугольные вращения для получения простой структуры факторных нагрузок);
- не прямые вращения «облимин» (косоугольные вращения для упрощения вторичной структуры).

Кроме того, можно будет задавать значение γ для целевой функции и максимально допустимое число вращений. Вращения выполняются заданное число раз или до тех пор, пока отношение изменения функции к ее начальному значению не станет меньше некоторой заранее заданной величины.

4.5.3. Значения факторов

Во многих случаях требуется определить значения факторов для данного вектора $x = (x_1, \dots, x_p)'$. Например, в задаче об определении культурного уровня существуют два общих фактора: качественный и количественный, которые описывают умственные способности студента. По данному вектору (x_1, \dots, x_p) результатов теста требуется оценить значения факторов для описания умственных способностей студента. Стандартного метода оценки значений фактора не существует. Как правило, для этой цели используется техника регрессионного анализа. Если рассматривать факторы как зависимые переменные, а исходные переменные $X_i, i=1, \dots, p$ считать независимыми, то можно записать следующие уравнения:

$$\widehat{F}_j = \sum_{i=1}^p b_{ij} z_i, \quad j = 1, \dots, m, \quad (4.78)$$

где \widehat{F}_j – оценка значения j -го фактора, z_i – стандартизованная оценка

значения i -й переменной ($z_i = \frac{x_i - \bar{x}_i}{s_i}$, $i = 1, \dots, p$), b_{ij} – оценки коэф-

фициентов регрессии, иногда они называются коэффициентами значений факторов. Напомним, что b_{ij} являются функцией коэффициентов корреляции исходных переменных друг с другом и их корреляций с общими факторами.

Рассмотрим пример (Афифи, 1982). Были собраны данные о 13 показателях для 113 больных при их поступлении в отделение интенсивной терапии, находящихся в критическом состоянии. В число показателей входили первоначальные измерения артериального и венозного давлений, кровотока, частоты сердечных сокращений и объемов составляющих крови (табл. 4.34). Для определения главных факторов программа факторного анализа применялась к выборочной корреляционной матрице. Были рассмотрены следующие случаи.

Таблица 4.34

Корреляционная матрица для исходных данных

Переменная	SP 1	MAP 2	HR 3	DP 4	MVP 5	L(CI) 6	L(AT) 7	L(MCT) 8	UO 9	L(PVI) 10	L(RCI) 11	Hgb 12	Hct 13
Систолическое значение	1												
Среднее артериальное давление	0,9	1											
Частота сердечных сокращений	-0,1	-0,07	1										
Диастолическое давление	0,81	0,95	0	1									
Среднее венозное давление	-0,03	-0,07	0,05	-0,13	1								
Логарифм сердечного индекса	0,12	0,03	-0,05	-0,07	-0,05	1							
Логарифм времени появления	-0,13	-0,11	-0,15	-0,04	-0,01	-0,49	1						
Логарифм среднего времени циркуляции	-0,17	-0,11	0,02	-0,00	0,14	-0,68	0,84	1					
Диурез	0,13	0,15	-0,12	0,12	-0,23	0,09	-0,21	-0,18	1				
Логарифм индекса объема плазмы	-0,08	-0,17	-0,13	-0,27	0,13	0,54	-0,16	-0,28	0,04	1			
Логарифм эритроцитарного индекса	0,09	0,11	-0,02	0,14	-0,06	-0,11	0,2	0,21	-0,05	0,04	1		
Гемоглобин	0,09	0,21	0,09	0,33	-0,09	-0,48	0,39	0,47	-0,07	-0,49	0,38	1	
Гематокрит	0,09	0,21	0,06	0,32	-0,08	-0,48	0,4	0,49	-0,09	-0,5	0,39	0,97	1

Диагональные элементы корреляционной матрицы были оставлены без изменений, а допустимое число итераций задавалось равным 1. Соответственно главным компонентам были получены следующие собственные значения:

Компонента	1	2	3	4	5	6	7
Собственное значение	3.875	2.98	1.269	1.233	1.095	0.766	0.711
Компонента	8	9	10	11	12	13	
Собственное значение	0.507	0.29	0.15	0.084	0.023	0.019	

Накопленные доли суммарной дисперсии по соответствующим компонентам имеют вид:

Компонента	1	2	3	4	5	6	7
Накопленная доля	0.30	0.53	0.62	0.72	0.80	0.86	0.92
Компонента	8	9	10	11	12	13	
накопленная доля	0.96	0.96	0.99	0.99	1.00	1.00	

Предполагалось, что факторы должны соответствовать давлениям, объемам и составляющим крови. Поэтому число m было взято равным 3. Полученные оценки факторных нагрузок приводятся в табл. 4.35.

Таблица 4.35

Нагрузки для факторов 1-3

Переменная	1	2	3
SP	0.21	0.88	-0.22
MAP	0.33	0.9	-0.13
HR	0.05	-0.08	0.59
DP	0.45	0.83	-0.04
MVP	-0.07	-0.18	-0.35
L(CI)	-0.7	0.33	-0.1
L(AT)	0.61	-0.44	-0.42
L(MCT)	0.71	-0.48	-0.26
UO	-0.13	0.31	-0.18
L(PVI)	-0.61	-0.03	-0.52
L(RCI)	0.4	0.03	-0.32
Hgb	0.87	-0.00	0.15
Hct	0.88	-0.01	0.13

Так, нагрузка $l_{11}=0.21$ есть коэффициент корреляции между систолическим давлением и первым фактором, $l_{12}=0.88$ есть коэффициент корреляции той же переменной со вторым фактором и т.д. Для интерпретации факторов рассмотрим нагрузки больше некоторого порогового значения, например $r=0,4$. В табл. 4.35 эти нагрузки помечены жирным шрифтом. Первый фактор зависит, главным образом, от восьми из 13 переменных; второй фактор зависит существенным образом от артериальных давлений и кровотока; третий фактор включает в себя частоту сердечных сокращений, время появления и индекс количества плазмы. Эти факторы не поддаются простой интерпретации. Здесь может помочь метод вращения факторов. Для облегчения интерпретации факторов, полученных во всех трех случаях, были применены методы вращения факторов. Число вращений было ограничено 50. Три фактора были подвергнуты вращению «варимакс». Полученные факторные нагрузки приводятся в табл. 4.36. Интерпретация факторов действительно упростилась.

В частности, фактор $F^{(R)}_1$ включает в себя кровоток и последние три переменные. Он может быть назван фактором кровотока и состава крови. Второй фактор сильно коррелирован с тремя переменными, соответствующими артериальным давлениям, и может быть назван фактором артериального давления. И, наконец, третий фактор можно интерпретировать как фактор объема крови.

Таблица 4.36

Нагрузки для факторов после вращения «варимакс»

Переменная	1	2	3
SP	-0.08	0.93	-0.08
MAP	-0.04	0.97	0.06
HR	-0.22	-0.19	0.53
DP	0.04	0.93	0.21
MVP	0.20	-0.12	-0.34
L(CI)	-0.63	0.08	-0.48
L(AT)	0.86	-0.11	-0.02
L(MCT)	0.88	-0.14	0.17
UO	-0.32	0.21	0.08
L(PVI)	-0.2	-0.13	-0.78
L(RCI)	0.46	0.23	-0.05
Hgb	0.60	0.26	0.60
Hct	0.61	0.26	0.59

Второй способ выборки общих факторов (тот же пример). В данном случае выбираются общие факторы, соответствующие собственным значениям, большим либо равным 1. Из анализа собственных значений видно, что $m=5$. Первые три фактора такие же, как и в первом случае. Нагрузки 4 и 5 факторов приводятся в табл. 4.37.

Таблица 4.37

Нагрузки для факторов 4-5

Переменная	4	5
SP	0.15	-0.09
MAP	0.14	-0.09
HR	0.48	0.33
DP	0.13	-0.07
MVP	0.71	-0.03
L(CI)	-0.06	0.34
L(AT)	-0.12	-0.20
L(MCT)	0.05	-0.21
UO	-0.59	-0.22
L(PVI)	-0.07	0.31
L(RCI)	-0.23	0.69
Hgb	-0.09	0.26
Hct	-0.08	0.26

Если взять в качестве порога $r = 0.4$, то 4-й фактор будет зависеть, главным образом, от частоты сердечных сокращений, венозного давления и диуреза, а 5-й фактор – от эритроцитарного индекса. За исключением пятого фактора все еще трудно интерпретировать полученные результаты.

Было произведено вращение методом «варимакс» пяти полученных факторов. Первые три столбца факторных нагрузок после вращении отличаются от соответствующих нагрузок в первом случае, когда $m=3$ (табл. 4.38).

Таблица 4.38

Факторные нагрузки 1-5 после вращении «варимакс»

Переменная	1	2	3	4	5
SP	-0.11	0.94	-0.09	0.02	0.03
MAP	-0.01	0.98	-0.00	-0.04	0.04
HR	-0.08	-0.1	0.81	0.17	0.04
DP	0.1	0.95	0.09	-0.08	0.09
MVP	0.03	-0.00	-0.00	0.81	-0.14
L(CI)	-0.85	0.02	-0.14	0.01	0.07
L(AT)	0.78	-0.13	-0.36	0.14	0.19
L(MCT)	0.88	-0.12	-0.14	0.21	0.14
UO	-0.15	0.14	-0.19	-0.67	-0.14
L(PVI)	-0.61	-0.21	-0.49	0.27	0.18
L(RCI)	0.08	0.07	-0.09	0.02	0.88
Hgb	0.64	0.21	0.32	-0.16	0.54
Hct	0.65	0.21	0.30	-0.15	0.54

Полученные факторы можно интерпретировать следующим образом: первый фактор – кровоток, второй – артериальное давление, третий – частота сердечных сокращений и плазма, четвертый – диурез и пятый – состав крови.

Оценки общностей для двух случаев, приведенных выше содержатся в табл. 4.39. Заметим, что при $m=3$ переменные 5, 9 и 11 имеют общности меньше 0,3, тогда как при $m=5$ все общности больше 0,5. Этот факт подтверждает, что общности (дисперсии, объясняемые общими факторами) увеличиваются с ростом m и влияние общих факторов на разные исходные переменные различно.

Третий случай (тот же пример). В этом примере демонстрируется эффект изменения диагональных элементов выборочной корреляционной матрицы. Диагональный элемент с номером i заменялся на квадрат множественного коэффициента корреляции X_i с остальными переменными.

Таблица 4.39

Оценки общностей

Переменная	$m=3$	$m=5$
SP	0.87	0.9
MAP	0.95	0.97
HR	0.37	0.71
DP	0.91	0.93
MVP	0.17	0.67
L(CI)	0.62	0.74
L(AT)	0.76	0.81
L(MCT)	0.81	0.86
UO	0.15	0.55
L(PVI)	0.66	0.76
L(RCI)	0.27	0.8
Hgb	0.79	0.87
Hct	0.80	0.87

Число итераций было взято 1, а число общих факторов равным 3. В силу того, что матрица R была изменена, собственные значения, накопленные доли дисперсии и факторные нагрузки получились отличными от двух предыдущих случаев. В табл. 4.40 приводятся факторные нагрузки с соответствующими квадратами множественных коэффициентов корреляции и оценками общностей. При том же пороговом значении $r=0,4$ первый фактор взвешивается преимущественно по тем же восьми переменным, что и в предыдущих примерах; второй фактор содержит артериальное давление и кровоток; третий фактор сильнее всего коррелирован с кровотоком. Два первых фактора получились похожими на соответствующие факторы из рассмотренных ранее случаев, для третьего фактора это неверно. Оценки общностей в целом меньше, чем при использовании просто корреляционной матрицы.

Таблица 4.39

Факторные нагрузки измененной матрицы корреляций

Переменная	Фактор			Множественный R ²	Оценки общностей
	1	2	3		
SP	0.24	0.85	0.23	0.85	0.84
MAP	0.37	0.89	0.17	0.96	0.98
HR	0.03	-0.06	-0.23	0.22	0.06
DP	0.49	0.81	0.1	0.94	0.92
MVP	-0.06	-0.13	0.2	0.28	0.06
L(CI)	-0.64	0.32	-0.08	0.63	0.53
L(AT)	0.58	-0.45	0.48	0.81	0.78
L(MCT)	0.68	-0.5	0.4	0.86	0.89
UO	-0.09	0.23	-0.08	0.18	0.07
L(PVI)	-0.55	0.00	0.22	0.50	0.36
L(RCI)	0.43	0.00	-0.02	0.26	0.11
Hgb	0.88	-0.05	-0.36	0.96	0.93
Hct	0.89	-0.06	-0.35	0.96	0.93

Три фактора были подвергнуты косоугольному вращению с использованием метода «квартимин» (табл. 4.40).

Таблица 4.40

Факторные нагрузки после вращения «квартимин»

Переменная	Фактор		
	1	2	3
SP	-0.13	0.94	0.01
MAP	0.00	0.99	-0.01
HR	0.27	-0.17	-0.21
DP	0.17	0.91	-0.01
MVP	-0.24	-0.02	0.24
L(CI)	-0.36	0.06	-0.48
L(AT)	-0.08	0.02	0.92
L(MCT)	0.07	-0.02	0.91
UO	0.00	0.13	-0.22
L(PVI)	-0.59	-0.04	0.01
L(RCI)	0.25	0.09	0.11
Hgb	0.96	0.01	0.01
Hct	0.95	0.01	0.03

Возможна следующая интерпретация этих факторов; первый – состав крови, второй – артериальное давление, третий – кровоток. Заметим, что интерпретация этих факторов проще, чем в предыдущих случаях, поскольку на вращения были наложены менее строгие ограничения.

Матрица корреляции между факторами имеет вид

	1	2	3
1	1	0.22	0.49
2	0.22	1	-0.12
3	0.49	-0.12	1

Первый и третий факторы наиболее сильно коррелированы, а второй и третий – коррелированы отрицательно и слабее всего.

4.6. Кластерный анализ

Когда все входы количественные, альтернативной многомерной описательной моделью является модель, основанная на кластерном анализе. Кластерный анализ сопутствует самым разнообразным методам обнаружения структур, присущих сложным совокупностям данных. Как и при анализе главных компонент, основу данных чаще всего составляет выборка объектов, каждый из которых описывается набором отдельных переменных. Задача заключается в объединении переменных или элементов данной группы в такие кластеры, чтобы элементы внутри одного кластера обладали высокой степенью «естественной близости» между собой, а сами кластеры были «достаточно отличны» один от другого. И подход к проблеме, и получаемые результаты принципиально зависят от того, какой смысл вкладывает исследователь в выражения «естественная близость» и «достаточно отличны».

В общем случае кластерный анализ предполагает, что о структуре, внутренне присущей совокупности данных ничего не известно или известно лишь немного. Все, что имеется в нашем распоряжении, это совокупность данных. Целью анализа в данном случае является обнаружение некоторой «категорной» структуры, которая соответствовала бы наблюдениям, и проблема часто формулируется как задача отыскания «естественных групп». Сущностью кластерного анализа можно было бы с равным успехом считать и отыскание подходящего смысла для терминов «естественные группы» и «естественные ассоциации».

Кластерный анализ представляет собой попытку сгруппировать выборочные точки многомерного пространства в отдельные множества, которые, как мы надеемся, будут соответствовать наблюдаемым свойствам выборки. Группы точек могут быть, в свою очередь, сгруппированы в более крупные множества, так что в конечном счете все точки оказываются иерархически классифицированными. Эту иерархическую классификацию можно представить схематически, и обычно в такие схемы вводится некий масштаб, чтобы указать степень подобия различных групп. Одним из простейших типов кластерного анализа является анализ по методу «одного звена», который был предложен Снитом как удобный способ представления таксономических связей в форме денд-

рограмм. Связи между выборками выражаются через таксономические расстояния между каждой парой выборок, измеренные в некотором разумном масштабе. Метод заключается в такой сортировке выборок, которая определяет кластеры по возрастающему набору пороговых расстояний (d_1, d_2, \dots, d_n) . Кластеры уровня d_i строятся следующим образом:

1. Выборки группируются путем объединения всех отрезков длины d_i или менее. Говорят, что каждое такое множество образует кластер уровня d_i , а длина всех отрезков, которые соединяют два кластера, определенных на уровне d_i , будет больше d_i .

2. После проведения сортировки при пороговом расстоянии $d_{i+1} > d_i$ все кластеры уровня d_i сохраняются, но некоторые из них могут сливаться в большие кластеры. В действительности два кластера будут сливаться, когда между ними существует хотя бы одно звено такой длины d , что $d_i < d \leq d_{i+1}$. (Это свойство достаточности лишь одного звена для слияния кластеров и объясняет выражение «кластерный анализ по методу одного звена»).

Дендрограмма показывает, как кластеры уровня d_i объединяются на уровне d_2 и т.д. на последующих уровнях, пока все выборки не сольются в единый кластер. На практике кластерный анализ по методу одного звена лучше всего провести, опираясь на понятие «дерева минимальной протяженности», т.е. дерева, соединяющего все точки набором прямолинейных отрезков некоторыми парами точек таким образом, что:

- 1) не возникает замкнутых петель;
- 2) каждая точка лежит хотя бы на одной прямой;
- 3) дерево является связным;
- 4) сумма длин отрезков минимальна.

На рис. 4.9 показан простой пример дерева с целочисленными длинами отрезков и общей длиной в 22 единицы.

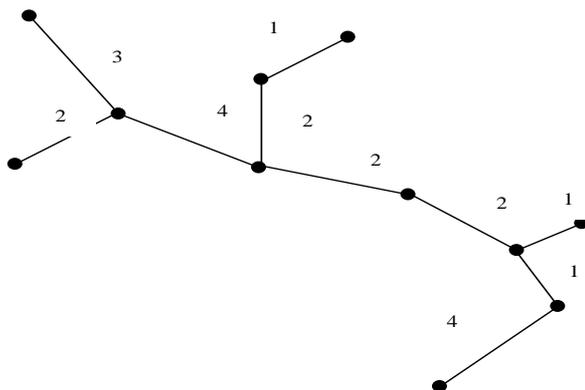


Рис. 4.9. Дерево минимальной протяженности с целочисленными длинами отрезков

Применять кластерный анализ данных следует с определенной осторожностью, а сами методы должны опираться на строгую математическую формулировку задачи. Наметившаяся же тенденция рассматривать кластерный анализ как приемлемую альтернативу традиционным методам биологических наук достойна обсуждения, а для обобщения данных вместо самого кластерного анализа и классификации можно применять и другие методы. Но когда кластерный анализ используется лишь как одна из моделей системного анализа, он иногда оказывается весьма полезным и помогает прояснить некоторые свойства исходных данных. И вновь, как и ранее, лучше всего проиллюстрировать метод на простом примере, взятом из монографии Джефферса (1981). Рассмотрим анализ свойств 25 почв из национального парка Лейк-Дистрикт, применявшихся при исследовании реакции платана и березы на содержание питательных веществ в почве. Почвы были выбраны так, чтобы перекрыть как можно более широкий диапазон химических свойств и, в частности, свойств, связанных с содержанием фосфатов. Прежде чем использовать почвы в экспериментах по выяснению реакции платана и березы различного происхождения, необходимо было установить диапазон изменчивости свойств почвы и возможность их объединения в кластеры.

В табл. 4.42 приведены определенные для каждой из 25 почв значения семи переменных, а именно: потерь при прокаливании, количества фосфора, участвующего в изотопном обмене, фосфатазной активности, количества экстрагируемого железа, общего содержания фосфора, общего содержания азота и рН. Далее эти данные обобщены в табл. 4.43.

Между каждыми двумя почвами можно вычислить расстояние в евклидовом пространстве по формуле

$$d_{ij} = [(x_{1i}-x_{1j})^2 + (x_{2i}-x_{2j})^2 + (x_{3i}-x_{3j})^2 + (x_{4i}-x_{4j})^2 + (x_{5i}-x_{5j})^2 + (x_{6i}-x_{6j})^2 + (x_{7i}-x_{7j})^2]^{1/2} = \left[\sum_{k=1}^7 (x_{ki} - x_{kj})^2 \right]^{1/2}, \quad (4.79)$$

где d_{ij} – евклидово расстояние между i -й и j -й почвами, x_{ij} – значение k -й случайной переменной для i -й почвы, нормализованное путем вычитания среднего по 25 почвам и деления на величину стандартного отклонения по 25 почвам. Для почв 1 и 2, например, это обобщенное расстояние равно

$$d_{12} = \left[\left(\frac{15,21-25,5}{23,26} - \frac{33,27-25,5}{23,26} \right)^2 + \left(\frac{70,6-191,48}{321,37} - \frac{67,5-191,48}{321,37} \right)^2 + \right. \\ \left. + \left(\frac{467,1-608,96}{653,68} - \frac{1059,8-608,96}{653,68} \right)^2 + \left(\frac{1400-1247}{644,44} - \frac{460-1247}{644,44} \right)^2 + \right. \\ \left. + \left(\frac{0,12-0,108}{0,065} - \frac{0,15-0,108}{0,065} \right)^2 + \left(\frac{0,63-0,82}{0,634} - \frac{1,19-0,82}{0,634} \right)^2 + \right. \\ \left. + \left(\frac{4,53-4,51}{0,909} - \frac{4,9-4,51}{0,909} \right)^2 \right]^{1/2} = \\ = (0,602859 + 0,000093 + 0,822128 + 2,127604 + 0,213018 + 0,780185 + 0,165682)^{1/2} = \\ = 4,711569^{1/2} = 2,17.$$

Поскольку это вычисление нужно проделать для всех возможных пар почв, т.е. для $n(n-1)/2$ (в данном случае для 300) пар, ясно, что без ЭВМ здесь не обойтись.

Таблица 4.42

Значение семи переменных для 25 почв Лейк-Дистрикта

	Потери при прокаливания, % сухого веса	Кол-во фосфора, принявшего участие в изотопном обмене, мкг на 1 г сухого веса	Фосфатная активность	Кол-во экстрагированного железа, мг на 100 г сухого веса	Общее кол-во фосфора, % сухого веса	Общее кол-во азота, % сухого веса	pH
1	15,21	70,6	467,1	1400	0,12	0,63	4,53
2	33,27	67,5	1059,8	460	0,15	1,19	4,9
3	68,09	1700,3	3309,7	1200	0,36	2,3	4,82
4	32,89	168,1	1392,9	2100	0,17	1,29	4,84
5	19,87	102,7	71,3	920	0,14	0,73	7,93
6	16,46	32,5	367	1100	0,06	0,52	3,78
7	10,56	192,9	352,4	1000	0,1	0,33	4,59
8	15,63	118,4	300,2	1900	0,11	0,61	4,16
9	11,15	101,4	308,4	1300	0,11	0,47	5,13
10	16,25	232,5	306,2	1600	0,12	0,66	4,43
11	9,94	51,4	212,3	1800	0,1	0,37	4,7
12	70,63	150,3	627,7	590	0,15	1,81	3,65
13	9	9,8	129,7	95	0,01	0,21	3,63
14	19,71	297,7	467,9	2200	0,08	0,63	4,04
15	26,02	83,9	618,3	2800	0,08	0,88	3,93
16	11,84	168,9	375,8	750	0,07	0,45	5,89
17	10,71	127,3	330,3	910	0,13	0,43	4,56
1	8,3	107,4	241,4	880	0,08	0,31	4,74
19	12,67	188,7	516,4	1300	0,05	0,33	4,4
20	15,92	203,6	336,9	1500	0,08	0,52	4,13
21	12,92	170,6	319,6	1600	0,06	0,44	4,05
22	7,54	53,8	315,7	890	0,05	0,28	4,7
23	21,96	104,3	578,8	1900	0,12	0,81	4,11
24	88,78	107,6	1156,8	290	0,06	0,99	3,19
25	72,19	174,7	1061,3	690	0,14	2,32	3,93

Таблица 4.43

Обобщение данных для почв Лейк-Дистрикта

Переменная	Минимум	Среднее	Максимум	Стандартное отклонение
Потери при прокаливании, % сухого веса	7,54	25,5	88,78	23,26
Количество фосфора, принявшего участие в изотопном обмене, мкг на 1 г сухого веса	9,8	191,48	1700,3	321,37
Фосфатазная активность, мкг фенола на 1 г сухого веса почвы, 13 ⁰ С, 3ч	71,3	608,96	3309,7	653,68
Количество экстрагируемого железа, мг на 100 г сухого веса	95	1247	2800	644,44
Общее содержание фосфора, % сухого веса	0,01	0,108	0,36	0,065
Общее содержание азота, % сухого веса	0,21	0,82	2,32	0,634
Ph воды	3,19	4,51	7,93	0,909

По половине матрицы расстояний между каждой парой почв можно найти дерево минимальной протяженности, также с помощью ЭВМ, применяя один из нескольких алгоритмов. Результаты расчетов представлены в табл. 4.44 и схематически изображены на рис. 4.10. Большинство почв несомненно близки по своим свойствам, однако некоторые (и в особенности почва № 3) существенно от них отличаются.

Таблица 4.44

Дерево минимальной протяженности для почв Лейк-Дистрикта

№ почвы	№ почвы, граничащий с данной	Расстояние	№ почвы	№ почвы, граничащий с данной	Расстояние
2	17	2,09	14	8	0,92
3	4	6,83	15	14	1,27
4	23	1,93	16	18	1,35
5	16	2,62	17	7	0,55
6	20	0,96	18	7	0,52
7	9	0,85	19	21	0,72
8	10	0,68	20	10	0,75
9	1	0,8	21	20	0,41
10	1	0,65	22	18	0,51
11	8	0,82	23	8	0,62
12	2	2,44	24	25	1,84
13	22	1,84	25	12	1,11

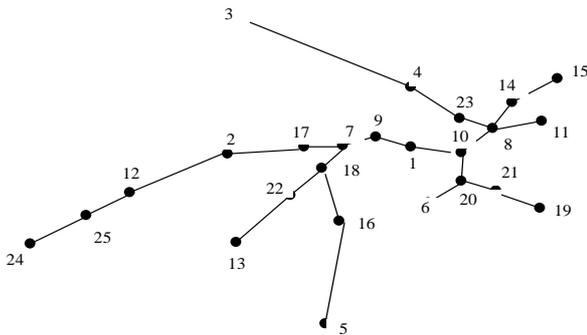


Рис. 4.10. Схематическое представление дерева минимальной протяженности для почв Лейк-Дистрикта

Метод дерева минимальной протяженности является весьма ценным как сам по себе, так и при интерпретации результатов кластерного анализа, позволяя судить об адекватности кластеров по числу близких соседей, отнесенных к разным кластерам. Особенно полезен он при построении векторных диаграмм, которые иллюстрируют маломерные приближения для конфигураций в пространстве многих измерений. В рассмотренном выше примере вариабельность семимерна и всякая попытка изобразить ее в пространстве меньшей размерности будет неизбежно вносить некоторое искажение – о степени этого искажения можно судить путем наложения дерева минимальной протяженности на маломерное представление вариабельности. Так, на рис. 4.11 показано распределение 25 почв на двумерной плоскости (рН, количество экстрагируемого железа). Видно, что диаграмма дает неверное положение почвы № 3 – можно счесть, что она близка по своим свойствам к почвам № 1,9 и 19.



Рис. 4.11. Проекция дерева минимальной протяженности на двумерную плоскость (рН, количество экстрагируемого железа)

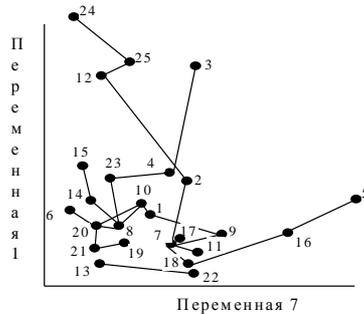


Рис. 4.12. Проекция дерева минимальной протяженности на двумерную плоскость (рН, потери при прокаливании)

Еще более убедителен рис. 4.12, изображающий распределение 25 почв на двумерной плоскости (рН, потери при прокаливании). Если бы не было дерева минимальной протяженности, можно было бы сделать вывод, что почвы № 2 и 4 сходны между собой, тогда как по всей совокупности признаков почва 2 ближе к почвам 7,12 и 17, а почва 4 – к почве 23.

Результаты кластерного анализа по методу одного звена, полученные выделением кластеров на дереве минимальной протяженности при пороговых расстояниях 0,75, 1,0, 1,25, 1,5 и т.д., приведены на рис. 4.13. Выявляется несколько тесно связанных кластеров (например, почвы 1,8, 10 и 23, почвы 7, 17, 18 и 22 и почвы 19, 20 и 21), сливающихся через отдельные почвы в основную группу почв Лейк-Дистрикта, для которой почва 3 и в меньшей степени почва 5 не типичны. Способ, которым следует выбирать почвы для экспериментального исследования реакции платана и березы на содержание в почве питательных веществ, определяется целями этого исследования. Если нужно, чтобы группы почв были достаточно однородны, используют лишь те почвы, которые связаны на низком уровне пороговых расстояний (т.е. почвы 1, 8, 10, 23, 7, 17, 18, 22, 9, 11, 14, 6, 19, 20 и 21). Если стремятся охватить весь диапазон изменений свойств почвы, то берут лишь некоторые из почв, принадлежащих разным кластерам, почвы, более или менее от них отличающиеся, и, разумеется, почву 3.

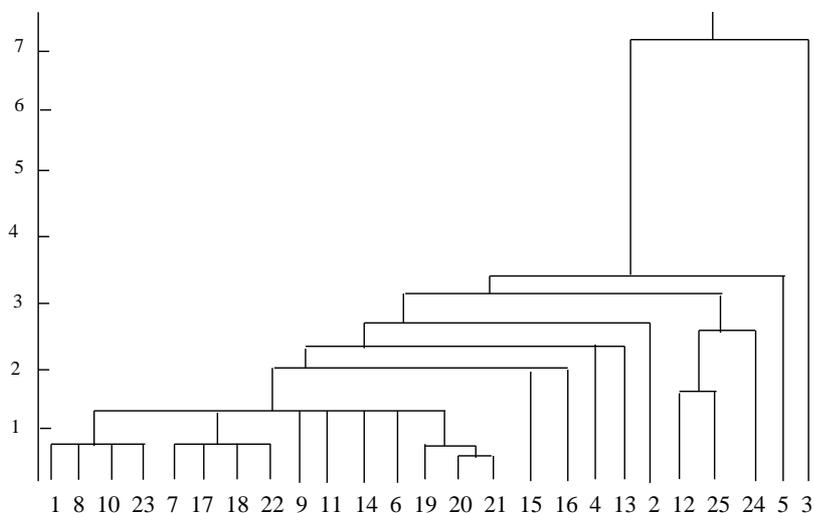


Рис. 4.13. Дендограмма кластерного анализа почв Лейк-Дистрикта

4.7. Взаимное осреднение

Когда в описательных моделях некоторые из переменных являются качественными, метод главных компонент теряет свою ценность. Кластерный анализ, правда, можно применять, даже если качественный характер носят все данные. В этом случае строят индексы подобия, которые переводят затем в расстояния по формулам типа

$$d_{pq}^2 = 1 - S_{pq} \quad (4.80)$$

где подобие S_{pq} между индивидами p и q измеряется как отношение числа «совпадений» к общему числу сравниваемых признаков, причем «совпадение» имеет место тогда, когда признак присутствует или отсутствует у обоих индивидов одновременно.

Существуют, однако, многомерные модели, разработанные специально для качественных данных, и важное место среди них занимает модель взаимного осреднения. Эта модель особенно ценна для анализа данных типа «наличие-отсутствие», которые часто встречаются в экологии, например, при регистрации наличия или отсутствия конкретных видов в квадратах. Геометрически такие данные можно представить, как набор точек, расположенных в некоторых вершинах единичного гиперкуба, хотя ординация (упорядочение) этих точек и не зависит явным образом от геометрических расстояний между ними.

В основе метода лежит построение последовательных приближений, которое начинается с того, что индивидам приписывается произвольный набор начальных показателей (обычно от 0 до 100), выбранных – в идеальном случае – так, что они отражают некий градиент, *a priori* ожидаемый исходя из собранных данных. Затем вычисляют средние показатели для каждого признака, по которым, в свою очередь, определяют новые средние для индивидов, взятые в таком масштабе, чтобы сохранить первоначальный размах колебаний. После достаточного числа итераций округленные показатели признаков будут сходиться к тому же вектору, который и дает первую ось ординации¹.

Получив первую ось, переходят к нахождению второй; хорошим начальным приближением для показателей второй оси служит одна из промежуточных итераций первой оси, преобразованная на основе результатов первой процедуры. В работе Хилла приведен простой пример подобных вычислений, которые для всякой практической задачи являются весьма трудоемкими и должны выполняться на ЭВМ.

¹ Процедура может быть формализована алгебраически с помощью специального преобразования, приводящего матрицу наблюдений к симметричной форме, и тогда собственное число единичного собственного вектора будет показывать, на сколько уменьшается размах показателей при одной итерации.

В сущности, процесс представляет собой повторную перекрестную калибровку, которая позволяет получить одномерную ординацию одновременно как по признакам, так и по индивидам. Модель названа «взаимным осреднением», поскольку показатели признаков получаются в ней как средние значения показателей для индивидов и наоборот, показатели для индивидов являются средними показателями для признаков. Конечные значения показателей не зависят, вообще говоря, от начальных приближений, однако удачный выбор начальных значений может существенно уменьшить необходимое число итераций. Вся процедура в целом очень близка к анализу главных компонент и может быть распространена на случай не только качественных, но и количественных данных.

В экологических исследованиях взаимное осреднение обычно применяется к задачам, которые с недавних пор стали называться «анализом индикаторных видов». В этом анализе отдельные квадраты упорядочивают методом взаимного осреднения вдоль первой оси ординации, а затем относительно центра тяжести ординации подразделяют их на две группы. Пять «индикаторных» видов выбирают с помощью функции

$$I_j = |m_1 / M_1 - m_2 / M_2|, \quad (4.81)$$

где I_j – индикаторное значение вида j (в предположении, что это значение равно 1, если вид служит совершенным индикатором, и 0, если вид не играет никакой роли в индикации); m_1 – число квадратов с видом j , расположенных по отрицательную сторону дихотомии (ординации); m_2 – число квадратов с видом j , расположенных по положительную сторону дихотомии; M_1 – общее число квадратов по отрицательную сторону дихотомии; M_2 – общее число квадратов по положительную сторону дихотомии.

Пять видов с наивысшими индикаторными значениями используются затем при построении «индикаторного показателя» для всего множества квадратов и при определении «порога индикации», соответствующего данной дихотомии.

Весь процесс можно повторить для второй и последующих осей взаимного осреднения, вновь подразделяя квадраты тем же самым методом и продолжая эту операцию до тех пор, пока это возможно. Никакого четкого критерия для установления момента, когда следует прекратить разбиение, пока не получено, так что выбор и порогов, и числа разбиений более или менее произволен. Индикаторные показатели можно рассматривать как средство ординации по шеститочечной шкале – ординации, разумеется, грубой, но зато легко выполнимой даже в полевых условиях путем регистрации пяти избранных видов в конкретных квадратах. Задача состоит в том, чтобы достаточно точно воспроиз-

вести результаты первоначальной ординации по методу взаимного осреднения, и тогда анализ индикаторных видов может служить критерием для классификации квадратов.

Рассмотрим пример применения метода взаимного осреднения для анализа индикаторных видов и классификации естественных сосняков Шотландии (Джефферс, 1981). Для анализа использованы данные обследования 26 основных сосновых лесов. В этом обследовании внутри каждого из картографических контуров, обозначенных на картах, как сосняки, случайно выбирали 16 площадок по 200 м². Каждую площадку подразделяли затем на пять вложенных квадратов площадью 4, 25, 50, 100 и 200 м². На этих квадратах, начиная с самого маленького, была проведена кумулятивная перепись всех сосудистых растений. После того, как были собраны первичные данные по растительности, на каждой площадке замеряли деревья и кустарники, составляли список характерных особенностей местообитания и отмечали основные свойства почвы, взятой из неглубокого разреза в центре площадки.

Для описательной классификации применялись лишь данные по наличию – отсутствию видов – считалось, что на каждой площадке имеется такое число видов, которого достаточно, чтобы о флористическом сходстве между площадками можно было судить, опираясь только на эти наблюдения. Все данные представляли собой записи по 416 площадкам (26 сосняков×16 площадок) и насчитывали 176 видов с частотой более трех.

Диапазон вариаций среди сосняков оказался довольно небольшим и вполне удовлетворительно представлялся с помощью двумерной ординации. Первая ось этой ординации была связана с мощностью органических слоев почвы, а вторая – с ее кислотностью. В табл. 4.45 показаны первые два уровня иерархии, порождаемой анализом индикаторных видов по данным для площадок. Классификационную иерархию можно представить с помощью следующей схемы:

$$\{(AB) (CD)\} \{(EF) (GH)\}.$$

Она показывает, что первое разбиение выделяет из всех видов группы A, B, C и D , второе разбиение делит подгруппу, состоящую из A, B, C и D , на две более мелкие группы – A, B и C, D , и т.д. Связь между классификацией площадок по группам и ординацией представлена на рис. 4.14, где изображены средние показатели и стандартные отклонения для площадок данных типов.

Таблица 4.45

**Классификация данных для пробных площадок
в естественных сосняках Шотландии**

<p><i>Разбиение 1</i> Отрицательные индикаторные виды Положительные индикаторные виды</p> <p>Если индикаторный показатель ≤ 0, то переходим к разбиению 2 Если индикаторный показатель > 0, то переходим к разбиению 3</p>	<p><i>Deschampsia flexuosa</i> <i>Drosera rotundifolia</i>, <i>Erica tetralix</i>, <i>Nar- thecium ossifragum</i>, <i>Sphagnum papillosum</i></p>
<p><i>Разбиение 2</i> Отрицательные индикаторные виды Положительные индикаторные виды</p> <p>Если индикаторный показатель ≤ 2, то группа АВ Если индикаторный показатель > 2, то группа CD</p>	<p>Нет <i>Agrostis canina</i>, <i>Anthoxanthum odora- tum</i>, <i>Galium saxatile</i>, <i>Oxalis acetosella</i>, <i>Viola riviniana</i></p>
<p><i>Разбиение 3</i> Отрицательные индикаторные виды Положительные индикаторные виды</p> <p>Если индикаторный показатель ≤ 2, то группа EF Если индикаторный показатель > 2, то группа GH</p>	<p>Нет <i>Agrostis canina</i>, <i>Galium saxatile</i>, <i>Luzula multiflora</i>, <i>Succisa pratensis</i>, <i>Viola rivi- niana</i></p>

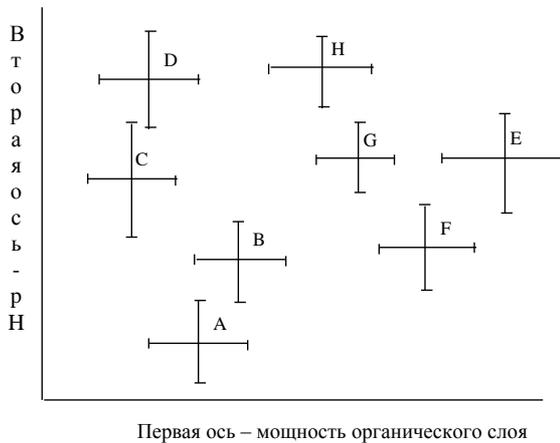


Рис. 4.14. Связь между классификацией площадок по группам и ординацией по методу взаимного осреднения для естественных сосняков Шотландии

Оказалось, что для всех восьми типов площадок, которые были выделены с помощью описательной модели, характерна сильная корреляция и с другими факторами среды. Модель, таким образом, давала некую «точку отсчета» для дальнейших детальных исследований, а не решение проблем динамики самих сосновых лесов. В частности, классификация, которую легко провести в полевых условиях, позволила описать основные типы местообитаний, и это описание не только подтвердило наличие определенных групп местообитаний, выявленных ранее, но и обнаружило различия, которые требовали дальнейшего изучения, т.е. выполнило одну из главных задач любого системного исследования.

4.8. Дискриминантный анализ

Рассмотрим теперь прогностические модели. Модели, в которых по двум или более переменным предсказывается только одна случайная переменная, отличаются от моделей, где таких случайных переменных несколько. Множественный регрессионный анализ, несомненно, представляет собой один из типов прогностических моделей, позволяя предсказать значение одной случайной величины по значениям двух или более переменных, обычно именуемых регрессионными переменными. Для случаев, когда регрессионные переменные являются на самом деле случайными величинами, т.е. переменными, характеризующимися определенной относительной частотой или вероятностью, можно показать, что математически процедуры оценки остаются эквивалентными; они применимы даже тогда, когда модель оперирует одновременно и регрессионными случайными величинами, и регрессионными переменными. Поэтому при решении практических задач обычно не стоит задаваться вопросом, с какой моделью мы имеем дело – классической регрессионной моделью для переменных, моделью, оперирующей случайными величинами или обоими типами переменных одновременно, – нужно лишь, чтобы эти переменные были достаточно верными измерениями необходимых нам величин.

Таким образом, имея дело с одной предсказываемой случайной величиной, мы будем придерживаться в данной главе классической модели дискриминантного анализа, теоретические основы которой разработаны Фишером. Мы будем отличать модель, позволяющую сделать выбор между двумя группами и известную под названием дискриминантной функции, от модели, дающей разбиение на более чем две группы и именуемой моделью канонических величин.

В классической модели дискриминантной функции Фишера рассматривается задача, как наилучшим образом сделать выбор (дискриминацию) между двумя априорными группами, когда для каждого ин-

дивида измеряется несколько показателей (переменных). Модель дает такую линейную функцию измерений по каждой переменной, что индивида можно отнести к той или иной из двух групп с наименьшей вероятностью ошибиться. Дискриминантная функция записывается как

$$Z = a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_mx_m, \quad (4.82)$$

где $A = (a_1, \dots, a_m)$ – вектор дискриминантных коэффициентов, $x = (x_1, \dots, x_m)$ – вектор наблюдений или измерений, сделанных для индивида, которого нужно отнести к той или иной группе. Заметим, что в этой модели предполагается существование лишь двух групп и не считается, что если данный индивид не может быть с достаточной степенью определенности отнесен ни к одной из двух групп, то существуют еще какие-то группы. И вновь для иллюстрации применения модели лучше всего рассмотреть конкретный пример (Джефферс, 1981).

Сигни-Айленд принадлежит к группе Южных Оркнейских островов, расположенных в одном из морских регионов Антарктиды. Ближайшая материковая точка находится на Антарктическом полуострове и удалена примерно на 640 км, но иммиграция животных происходит с острова Южная Георгия, лежащего примерно в 900 км к северо-востоку, и с острова Огненная Земля, расположенного примерно в 1440 км к северо-западу.

При изучении растительности острова на карту Сигни-Айленда масштабом 1:25000 наносили произвольную сетку из квадратов по 500 м². По картам, составленным научными экспедициями, оценивали переменные, характеризующие свойства среды в квадратах. Далее определяли площади внутри каждого квадрата, занятые различными типами растительности, и, в частности, отмечали, произрастают ли в данном квадрате сосудистые растения.

Предварительная обработка данных по переменным среды показывала, что полная вариабельность данных приблизительно семимерна и что число переменных среды можно поэтому уменьшить до семи без особых потерь информации. Значения этих семи переменных для 104 квадратов сетки сведены в табл. 4.46. Сосудистые растения были обнаружены в 22 квадратах. Возникает интересный вопрос: можно ли использовать семь переменных среды или некое их подмножество для того, чтобы предсказать наличие или отсутствие сосудистых растений в каком-то квадрате?

Таблица 4.46

**Переменные, характеризующие свойства среды
на острове Сигни-Айленд**

Переменная	Минимум	Среднее	Максимум	Стандартное отклонение
1	2	3	4	5
1. Максимальная высота, м	5	140	280	79,3
2. Число контуров, разрезанных трансектой восток-запад	0	7,5	22	5,44
3. Склоны, обращенные на юг, %	0	19,2	100	25
4. Площадь, занятая озерами, %	0	1,2	20	3,47
5. Площадь, занятая согласно карте скалами	0	13,3	45	9,12
6. Площадь, занятая согласно карте, осыпями и оползнями, %	0	27,2	91	25,8
7. Расстояние до моря на восток, м	0	1026	4100	1084

Для обеих групп квадратов измерялись одни и те же переменные, так что исходные данные можно представить в виде двух матриц, одна из которых имеет порядок $n_1 \times m$, а вторая – $n_2 \times m$. Так как сосудистые растения были обнаружены на 22 квадратах,

$$n_1=22, n_2=82, m=7,$$

где m – число измеряемых показателей, n_1 – число наблюдений, относящихся к первой группе, n_2 – число наблюдений, относящихся ко второй группе, $n=n_1+n_2$ – общее число наблюдений.

В табл. 4.47 приведена правая верхняя половина симметричной объединенной матрицы ковариаций¹ для обеих матриц данных.

Таблица 4.47

Объединенная матрица ковариаций для наборов данных

1	2	3	4	5	6	7
5310,961	199,8022 26,88293	194,8896 -25,31391 578,6623	-32,94015 1,559248 -4,799063 11,96896	-16,05446 12,8375 -36,08125 3,166493 83,73383	62,73615 42,83095 -116,5440 15,54125 44,49558 667,5128	12569,94 4,190566 -315,8835 62,82278 1250,437 2087,470 1175,907

Вектор дискриминантных коэффициентов a задается решением совместной системы уравнений, которая в матричной форме записывается как

$$Sa=d,$$

где S обозначает объединенную матрицу ковариаций, а d является разностью между векторами средних для двух групп. Это уравнение легко разрешить, умножив слева обе его части на матрицу, обратную ковариационной, т.е.

$$a=S^{-1}d.$$

Матрица, обратная объединенной матрице ковариаций, приведена в табл. 4.48, где для удобства использована экспоненциальная форма записи чисел; эта матрица также симметрична относительно главной диагонали. Векторы средних, вектор разностей между ними и вектор дискриминантных коэффициентов приведены в табл. 4.49.

Таблица 4.48

Матрица, обратная объединенной матрице ковариаций

3,236548E-4	-2,98233E-3 0,07199744	-1,895112E-3 2,899737E-3 1,965440E-3	9,9986822E-4 -0,01020711 -4,002193E-4 0,0897032	4,140633E-4 -9,022103E-3 2,661735E-4 -8,298558E-4 0,01397195	8,999152E-5 -3,144589E-3 1,602335E-4 -1,504498E-3 -2,672139E-4 1,783831E-3	-4,153426E-6 4,812380E-6 1,997326E-6 -1,198577E-5 -1,866131E-5 -3,709850E-6 9,222408E-7
-------------	---------------------------	--	--	--	---	---

¹ В литературе по математической статистике матрицу ковариаций часто называют матрицей рассеяния.

**Векторы средних разностей между ними
и вектор дискриминантных коэффициентов**

Переменная	Среднее для площадей, на которых произрастают сосудистые растения	Среднее для площадей, на которых сосудистые растения отсутствуют	Разность	Дискриминантная функция
1	78,1818	123,5096	-45,3278	-8,799238E-3
2	4,2273	6,6538	-2,4265	-0,1421932
3	5,6818	18,0385	-12,3567	-0,0301576
4	0,3182	1,125	-0,8068	-0,1312235
5	14,2273	10,2596	3,9677	0,02264888
6	30	20,8558	9,1442	0,01204919
7	825	851,9232	-26,9232	-1,693091E-4

Далее определяется критерий Хотеллинга T^2 по формуле

$$T^2 = \frac{n_1 n_2}{(n_1 + n_2)} d' a = 35,9, \quad (4.83)$$

а значимость критерия T^2 оценивается по критерию отношения дисперсий согласно выражению

$$F = \frac{n_1 + n_2 - m - 1}{(n_1 + n_2 - 2)m} T^2 = 4,83 \quad (4.84)$$

со степенями свободы $m=7$ и $(n_1+n_2-m-1)=96$. Если бы обе группы принадлежали одной и той же популяции, то вероятность получить столь высокое значение F была бы равна примерно 0,00011.

Таким образом, функция

$$Z = -0,0088x_1 - 0,142x_2 - 0,0302x_3 - 0,131x_4 + 0,0226x_5 + 0,012x_6 - 0,000169x_7$$

дает значимую дискриминацию между квадратами по 500 м², на которых произрастают сосудистые растения, и квадратами, где они не произрастают. Значение функции Z (дискриминантные показатели) вычисляется для каждого квадрата из двух групп, а центры дискриминантных показателей оказываются равными -0,959 и -3,029 для групп с сосудистыми растениями и без них соответственно.

Разность между дискриминантными центрами групп называется «обобщенным расстоянием» между группами или расстоянием Махаланобиса; его можно вычислить, используя значение T^2 , по формуле

$$D^2 = \frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2} T^2 \quad (4.85)$$

или более прямо из соотношения

$$D^2 = d'S^{-1}d = 2,07. \quad (4.86)$$

Мера эффективности, с которой вычисляемая дискриминантная функция может использоваться для классификации произвольного индивида, задается стандартным нормальным отклонением

$$\frac{D}{2} = 0,719.$$

Табличные значения нормального распределения вероятностей, соответствующего такому отклонению, показывают, что примерно 76% индивидов будут правильно отнесены к своим группам с помощью данной дискриминантной функции.

Вычисление дискриминантных показателей позволяет рассматривать исходно выбранные объекты как два класса точек, рассеянных по одной прямой, с центрами, соответствующими центрам дискриминантных показателей. Ценность дискриминантной функции состоит в том, что она, во-первых, позволяет определить влияние основных переменных на дискриминацию, а во-вторых – вычислить дискриминантный показатель для любого нового квадрата и либо отнести последний к одной из двух групп, либо решить, что не принадлежит ни к одной из них. Нам может понадобиться определить, например, какова вероятность того, что в каком-то произвольном квадрате площадью 500 м², наложенном на карту Сигни-Айланда, будут обнаружены сосудистые растения, с тем чтобы решить, стоит ли затрачивать усилия на поиски этих растений в довольно суровых полевых условиях.

Если две группы, по которым вычислялись дискриминантные коэффициенты, одинаково представлены в популяции, откуда извлечены выборки, то границей, по которой мы будем относить неклассифицированный индивид к одной из двух групп, разумно считать середину расстояния между центрами групп. Так, квадраты, с дискриминантным показателем меньше -1,994, нужно было бы отнести к группе, где сосудистых растений нет, тогда как квадраты с дискриминантным показателем больше -1,994 к группе, где такие растения произрастают.

Когда две группы представлены в популяции неодинаково, граница разбиения должна быть смещена от середины между центрами в сторону меньшей группы на расстояние

$$\frac{\ln R}{D},$$

где R равно отношению числа индивидов в большей группе к их числу в меньшей группе. Если мы можем считать, что рассматриваемые квадраты представляют собой несмещенную выборку из популяции всевозможных квадратов, то $R = n_2/n_1 = 3,727$ и $\frac{\ln R}{D} = \frac{1,316}{1,439} = 0,914$, т.е. границу разбиения следует перенести из -1,994 в -1,08.

4.9. Канонический анализ

Дискриминантная функция дает мощный практический метод между двумя априорными группами. Но в экологии часто случаются ситуации, когда число групп, между которыми нужно сделать выбор, больше двух. В простейшем случае третья группа может быть образована гибридами, полученными при скрещивании особей из двух исходных групп. При таксономических исследованиях возникают и более сложные задачи дискриминации.

Как и во всех других многомерных моделях, мы вновь имеем матрицу наблюдений, p столбцов которой дают значения p переменных для каждого из n индивидов, соответствующих строкам матрицы. В отличие от метода главных компонент у матрицы возникает определенная структура вследствие того, что индивиды извлекаются из m ($<n$) отдельных групп. Поскольку нам по-прежнему нужно найти представление p переменных в пространстве как можно меньшего числа размерностей, мы, как и прежде, будем выделять межгрупповую вариабельность из внутригрупповой. Необходимо различать объединенную матрицу внутригрупповых сумм квадратов и произведений отклонений от групповых средних, W и матрицу межгрупповых сумм квадратов и произведений отклонений групповых средних от общих средних – B .

Задача заключается теперь в том, чтобы получить не одну дискриминантную функцию, а набор этих функций вида

$$d = a_1x_1 + a_2x_2 + a_3x_3 + \dots + a_px_p, \quad (4.87)$$

где a_1, a_2, a_3, a_p являются дискриминантными коэффициентами, вычисляемыми так, что они минимизируют смещение между различными группами. Эти коэффициенты задаются собственными числами и собственными векторами произведения двух матриц $W^{-1}B$. Элементы нормированных собственных векторов служат весами a_1, a_2, a_3, a_p , а собственные числа являются показателями дискриминантной способности по соответствующим каноническим величинам, или осям дискриминации.

Рассмотрим методику применения канонического анализа на конкретном примере. Для исследования свойств отдельных разновидностей тополя были, в частности, собраны коллекции листьев этих деревьев и проведен ряд стандартных измерений (Джефферс, 1981). Для последующего анализа были выбраны следующие девять характеристик:

- 1) длина черешка;
- 2) длина пластинки листа;
- 3) ширина пластинки листа в самой широкой ее части;
- 4) ширина пластинки листа в средней ее части;
- 5) ширина пластинки листа на расстоянии $1/3$ ее длины;
- 6) ширина пластинки листа на расстоянии $2/3$ ее длины;

7) расстояние от основания листа до точки, где черешок прикрепляется к пластинке;

8) угол между средней жилкой и первой боковой жилкой первого порядка;

9) угол между средней жилкой и первой боковой жилкой второго порядка.

Все линейные размеры округлялись до миллиметров, а два угловых – до градусов.

В табл. 4.50 приведены основные размеры пяти листьев с разных деревьев каждой из шести разновидностей тополя. Эти разновидности представляют, таким образом, шесть априорных группировок листы, для которых мы отыскиваем эффективные дискриминаторы, опирающиеся на девять измерений.

Таблица 4.50

Основные размеры листьев тополя

Разновидность	Номер переменной								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus serotina</i> VB	39	98	95	88	76	76	110	90	100
	39	96	95	92	80	80	95	90	92
	43	100	84	80	70	70	100	70	97
	54	123	117	113	94	94	105	85	110
	47	114	105	102	90	90	92	72	95
<i>Populus gelrica</i> HA	47	108	121	118	110	110	110	87	110
	56	90	120	117	110	110	105	80	100
	65	130	140	140	125	125	115	90	110
	50	114	118	113	108	108	110	85	108
	47	113	125	121	110	110	110	90	108
<i>Populus gelrica</i> VB	60	120	132	122	114	114	115	85	110
	44	87	101	97	88	88	100	75	97
	45	94	100	88	86	86	105	85	108
	59	115	125	118	106	106	110	70	110
	49	90	107	103	96	96	110	90	108
<i>Populus T · T32</i>	24	117	84	84	76	76	80	60	90
	30	134	105	104	92	92	65	50	87
	31	150	114	110	96	96	70	60	85
	23	140	90	95	87	87	60	50	85
	27	126	98	96	90	90	77	60	92
<i>Populus T · T37</i>	12	118	61	59	52	52	60	50	70
	15	136	95	89	75	75	55	65	90
	16	145	101	97	64	64	90	60	90
	17	161	118	112	94	94	85	65	90
	18	155	105	100	83	83	70	70	95

Окончание табл. 4.50

Разновидность	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Populus serotina</i> <i>erecta</i>	58	130	124	114	84	84	90	50	90
	53	124	118	110	94	94	95	55	90
	67	134	130	126	103	103	95	50	85
	57	124	120	114	100	100	93	65	92
	56	122	124	120	100	100	95	65	93

В табл. 4.51 приведена половина матрицы межгрупповых сумм квадратов и произведений отклонений. (Заметим, что, поскольку матрица симметрична, нам нужна лишь главная диагональ, соответствующая межгрупповым суммам квадратов отклонений, и верхние или нижние недиагональные элементы, соответствующие суммам произведений отклонений). Аналогичная половина объединенной матрицы внутригрупповых сумм квадратов и произведений отклонений приведена в табл. 4.52. Матрица, обратная этой симметричной матрице, умноженная справа на межгрупповую матрицу, дает так называемую детерминантную матрицу, которая приведена в табл. 4.53. Заметим, что детерминантная матрица уже не симметрична.

Таблица 4.51

**Половина матрицы межгрупповых сумм квадратов
и произведений отклонений**

Переменная	1	2	3	4	5	6	7	8	9
P 1	6992,73								
L 2	-5031,18	6896,12							
w ₁ 3	4616,37	-2147,25	4244,5						
w ₂ 4	3112,37	-2580,44	3070,87	3683,0					
w ₃ 5	4119,93	-1765,49	3940,25	3115,75	3790,87				
w ₄ 6	3826,18	-2572,25	3676,0	3744,56	3615,62	3993,31			
B 7	6237,19	-6589,62	3909,5	3477,56	3375,12	3792,75	7593,5		
v ₁ 8	2616,4	-4863,69	1308,68	2255,43	1126,75	2010,06	5035,19	4732,56	
v ₂ 9	2467,59	-3483,37	1560,87	2064,62	1387,75	2006,37	3708,37	2980,56	2147,62

Таблица 4.52

**Половина матрицы внутригрупповых сумм квадратов
и произведений отклонений**

Пере- менная	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	808,4								
2	1227,4	4189,59							
3	1332,39	3664,59	4251,19						
4	361,8	1661,2	2128,61	1522,4					
5	1344,79	3533,62	4069,18	2123,4	4046,81				
6	1013,0	2677,81	3116,2	1765,59	3110,79	2614,0			
7	266,61	832,42	1103,59	556,2	997,02	867,0	1615,61		
8	-118,8	207,59	611,0	138,0	513,41	518,8	503,2	1298,4	
9	254,2	1022,01	1131,57	503,98	1013,18	813,61	597,81	551,0	835,61

Таблица 4.53

Детерминантная матрица для разновидностей тополя

Пере- менная	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	680,664	-570,221	386,839	236,172	326,647	300,492	649,24	307,849	259,044
2	-347,187	293,287	-217,448	-159,342	-188,698	-189,26	-338,606	-165,818	-147,135
3	301,905	-179,68	201,352	72,422	157,388	120,518	244,195	53,144	76,83
4	-490,526	332,712	-277,978	-105,947	-224,159	-107,362	-403,467	-122,63	-128,989
5	-263,822	202,724	-179,153	-111,376	-144,73	-142,457	-242,703	-89,089	-103,355
6	361,501	-286,83	242,426	191,883	214,392	223,842	327,599	137,036	147,628
7	54,913	-54,648	29,868	17,315	23,828	21,749	64,801	41,007	27,25
8	-40,764	015,374	-39,973	-12,537	-35,114	-24,556	6,423	47,899	12,943
9	130,949	-163,57	74,26	92,256	66,186	92,65	106,506	110,427	90,137

В табл. 4.54 представлены первые четыре собственные числа детерминантной матрицы; процент вариабельности вычисляется по отношению к сумме элементов главной диагонали матрицы, которая равна 1351,3. Первые три канонические величины несут 98% полной вариабельности детерминантной матрицы, причем на долю первой их них приходится 81,21%. Соответствующий критерий значимости показывает, что для дискриминации между группами практически важны лишь первые три канонические величины.

Таблица 4.54

Собственные числа детерминантной матрицы

Каноническая величина	Собственное число	Доля вариабельности, %	Кумулятивная доля, %
I	1097,34	81,21	81,21
II	168,5	12,47	93,68
III	58,42	4,32	98,0
IV	16,39	1,21	99,21

Присвоенные девяти переменным веса приведены в табл. 4.55; они представляют собой элементы нормированных собственных векторов, отвечающих первым четырем собственным числам детерминантной матрицы. Первая каноническая величина приписывает наибольший вес длине черешка и общей форме листа, присваивая положительный вес ширине листовой пластинки в самой ее широкой части и на расстоянии $2/3$ длины и отрицательный – длине листа и ширине его посередине и на расстоянии $1/3$ длины. Таким образом, для листьев с высоким значением данной канонической величины характерны длинные черешки и короткие широкие и резко сужающиеся листовые пластинки, а для листьев с низким ее значением – короткие черешки и длинные, узкие, плавно сужающиеся пластинки. Все остальные канонические величины отражают вариации ширины листовой пластинки. Вторая каноническая величина в основном противопоставляет ширину листовой пластинки в ее средней части и самой широкой частях, третья – ширину на расстоянии $2/3$ длины с шириной на расстоянии $1/3$ и углом между средней и первой боковой жилкой первого порядка. Четвертая каноническая величина противопоставляет ширину листа на расстоянии $1/3$ длины ширине в самой широкой его части. Три эти меры конусообразности листа добавляют, однако, лишь 18% различий к 81%, учтенному первой канонической величиной.

Таблица 4.55

Веса переменных в канонических величинах

Переменная	Нормирование веса			
	I	II	III	IV
1	2	3	4	5
1. Длина черешка	1,0	0,428	0,189	0,158
2. Длина пластинки листа	-0,507	0,011	0,287	0,089

1	2	3	4	5
3. Ширина пластинки листа в самой широкой ее части (w_1)	0,423	0,716	-0,448	-0,829
4. Ширина пластинки листа в средней ее части (w_2)	-0,697	-1,0	0,107	0,209
5. Ширина пластинки листа на расстоянии 1/3 ее длины (w_3)	-0,384	-0,183	0,631	1,0
6. Ширина пластинки листа на расстоянии 2/3 ее длины (w_4)	0,513	0,059	-1,0	-0,357
7. Расстояние от основания листа до точки, где черешок прикрепляется к пластинке	0,087	0,003	0,196	0,026
8. Угол между средней жилкой и первой боковой жилкой первого порядка	-0,035	-0,255	0,622	0,198
9. Угол между средней жилкой и первой боковой жилкой второго порядка	0,211	-0,384	-0,118	-0,271

В табл. 4.56 приведены средние значения четырех канонических величин для каждой их шести групп. Два гибрида $T \cdot T$ сразу же идентифицируются по низким значениям первой канонической величины, хотя по исходным данным выделить их не так-то легко. Из трех оставшихся разновидностей по сравнительно высокому значению второй канонической величины срезу выделяется *Populus serotina erecta*; два варианта *Populus gelrica* различаются по четвертой канонической величине, и оба они отличаются от *Populus serotina* по третьей величине.

Таблица 4.56

**Средние значения канонических величин
для отдельных разновидностей тополя**

Разновидность	Средние значения канонических величин			
	I	II	III	IV
<i>Populus serotina VB</i>	5,51	-10,18	8,18	0,8
<i>Populus gelrica HA</i>	6,53	-13,95	4,94	1,05
<i>Populus gelrica VB</i>	8,4	-11,72	5,21	-1,11
<i>Populus T · T32</i>	-4,22	-11,28	4,05	0,68
<i>Populus T · T37</i>	-7,25	-10,04	6,43	-0,22
<i>Populus serotina erecta</i>	6,9	-6,1	4,43	0,58

Многомерная модель анализа канонических величин оказывается весьма мощным и гибким инструментом для изучения возможности дискриминации между несколькими априорными группами и является логическим обобщением дискриминантной функции.

4.10. Канонический корреляционный анализ

Завершая обзор многомерных моделей, мы подходим к рассмотрению модели, применяющейся при решении одной из самых трудных статистических проблем – определения связей между двумя или более множествами величин. Как мы уже говорили, один из возможных путей решения этой проблемы состоит в использовании модели анализа главных компонент. Вычисляя главные компоненты для каждого множества переменных и корреляции между получившимися компонентами, часто удается обнаружить сложные взаимосвязи между этими множествами.

В качестве альтернативы допущению о наличии априорной структуры, присущей индивидам (т.е. строкам исходной матрицы данных), мы предположим теперь, что случайные переменные, т.е. столбцы матрицы, можно разбить на два множества из r и q переменных, так что $r+q=p$. Это эквивалентно записи матрицы данных в виде

$$X=[X_1/X_2], \quad (4.87)$$

где X_1 имеет n строк и r столбцов, а X_2 – n строк и q столбцов. Тогда ковариационную либо корреляционную матрицу, вычисляемую по основной матрице данных, можно представить в виде блоков:

$$S = \begin{bmatrix} A_{rr} & C_{rq} \\ C'_{qr} & B_{qq} \end{bmatrix}, \quad (4.88)$$

где A_{rr} – корреляционная матрица между членами множества r , B_{qq} – корреляционная матрица между членами множества q , C_{rq} – корреляционная матрица между членами двух множеств, C'_{qr} – транспонированная матрица.

По этой матрице требуется найти линейные комбинации:

$$u_i = l'_i x_1,$$

$$v_i = m'_i x_2,$$

где $i=1,2,3,\dots,s$ таковы, что наибольшая корреляция имеет место между u_1 и v_1 , наибольшая корреляция среди возможных линейных комбинаций, не коррелирующих с u_1 и v_1 , имеет место между u_2 и v_2 и т.д. для всех s возможных пар. То есть, в каждом множестве признаков (r – множество и q – множество) отыскиваются линейные комбинации величин, имеющих максимальную корреляцию, эти линейные комбинации и являются первыми координатами новых систем. Затем в каждом множе-

стве рассматриваются следующие линейные комбинации, корреляция между которыми больше, чем корреляция между любыми другими линейными комбинациями, некоррелированными с первыми линейными комбинациями. И так продолжается до тех пор, пока не будут построены две новые координатные системы. Эти линейные комбинации называются каноническими корреляциями.

Канонические корреляции и векторы, определяющие веса переменных из обоих множеств, задаются собственными числами и собственными векторами двух матриц:

$$C'A^{-1}C - B$$

и

$$CB^{-1}C' - A. \quad (4.89)$$

Обе матрицы имеют одинаковые собственные числа λ , а их собственные векторы дают коэффициенты линейных комбинаций для левой и правой групп переменных соответственно. Для всех собственных значений рассчитываются коэффициенты канонических корреляций $R_{кан} = \sqrt{\lambda_i}$, причем только для тех значений, которые больше 0.

В разделе 4.4 мы уже устанавливали корреляцию между главными компонентами двух множеств переменных, одно из которых характеризует физические и химические свойства песка и ила в заливе, а другое – численность семи видов беспозвоночных, обнаруженных в пробах грунта. Ясно, что в данной ситуации может оказаться полезной и модель канонических корреляций.

В табл. 4.57 приведены коэффициенты корреляции между восемью переменными среды и численностями семи видов для 272 проб, по которым имелись оба набора переменных. Эта таблица соответствует в обозначениях, приведенных выше, матрице C_{rq} с семью строками, соответствующих разным видам беспозвоночных (r), и восемью столбцами для физических и химических переменных (q). Из этой матрицы, а также из матриц A_{rr} и B_{qq} , элементы которых близки к значениям величин, приведенных в табл. 4.26 и 4.30 соответственно (близки, но не совпадают, т.к. число проб, для которых измерялись оба набора переменных, было равно только 272), можно вычислить необходимые нам собственные числа и соответствующие им канонические корреляции (они приведены в табл. 4.58).

Согласно грубому эмпирическому правилу канонические корреляции, меньшие 0,3, вряд ли окажутся значимыми, но обычно стоит рассматривать и корреляции, близкие к этому порогу, чтобы выяснить, не поддаются ли они содержательной интерпретации. В рассматриваемом примере значимыми оказываются первые три канонические корреляции, а третья близка к значимости.

Таблица 4.57

Коэффициенты корреляции между численностями различных видов беспозвоночных и переменными для среды в заливе Моркам¹ (Джефферс, 1981)

Вид	Коэффициенты корреляции с переменными среды							
	>250мкм	125–250мкм	62,5–125 мкм	<62,5 мкм	Потери при прокаливании	Кальций	Фосфор	Азот
<i>Macoma balthica</i>	-0,04	-0,239 ⁴	0,159 ⁴	0,113	0,402 ⁴	0,158 ³	-0,023	0,516 ⁴
<i>Tellina tenuis</i>	-0,016	0,022	0,055	-0,077	-0,016	-0,035	0,006	-0,063
<i>Hydrobia ulvae</i>	-0,068	-0,232 ⁴	0,201 ⁴	0,071	0,171 ³	0,038	-0,022	0,194 ³
<i>Corophium volutator</i>	-0,064	-0,265 ⁴	0,087	0,224 ⁴	0,092	0,06	-0,024	0,133 ²
<i>Nereis diversicolor</i>	-0,011	-0,152 ²	0,056	0,114	0,299 ⁴	0,106	0,006	0,401 ⁴
<i>Arenicola marina</i>	0,244	-0,048	-0,027	0,032	0,096	0,23 ⁴	0,083	0,139 ²
<i>Nephtys hombergii</i>	-0,05	0,095	0,113	-0,209 ⁴	-0,068	-0,09	-0,02	-0,11

¹ – подробнее смысл переменных в разделе 4.4.

² – значимо на уровне 0,05.

³ – значимо на уровне 0,01.

⁴ – значимо на уровне 0001.

Таблица 4.58

Собственные числа и канонические корреляции

Порядковый номер	Собственное число	Каноническая корреляция	Доля дисперсии	
			Виды беспозвоночных	Среда
1	0,312523	0,559	0,25	0,24
2	0,111680	0,334	0,13	0,18
3	0,080338	0,283	0,16	0,19
4	0,044555	0,211	0,13	0,13

Первые три канонические корреляции отражают 54% вариабельности численности различных видов беспозвоночных и 61% вариабельности переменных, характеризующих свойства среды. В отличие от корреляции между главными компонентами для двух множеств в первом примере анализ канонических корреляций дает непосредственную меру того, какая часть вариабельности двух множеств обусловлена взаимо-

связями между ними – в данном примере степень этой взаимосвязи оказывается удивительно высокой. Собственные векторы для численностей различных видов беспозвоночных и для переменных, характеризующих свойства среды в заливе, приведены в табл. 4.59 и 4.60 соответственно. Среди численностей видов беспозвоночных первая корреляция приписывает наибольший вес численности *Macoma balthica*, а среди переменных среды – доле частиц размером от 62,5 до 250 мкм и содержанию азота. Вторая корреляция противопоставляет численности *Corophium volutator* и *Arenicola marina* численностям *Nephtys hombergii* и в меньшей степени численностям *Macoma balthica*, *Tellina tenuis* и *Hydrobia ulvae*. Эта комбинация коррелирует в основном с долей частиц мельче 62,5 мкм, но помимо этого и с долей частиц размером от 62,5 до 250 мкм. Наконец, третья корреляция связывает противоположность между численностями *Corophium volutator* и *Arenicola marina* с отсутствием частиц мельче 125 мкм.

Таблица 4.59

Собственные векторы для численностей видов

Вид	Векторы для корреляций		
	1	2	3
Y_1 <i>Macoma balthica</i>	1,0	-0,326	-0,23
Y_2 <i>Tellina tenuis</i>	-0,067	-0,431	0,016
Y_3 <i>Hydrobia ulvae</i>	0,012	-0,474	-0,674
Y_4 <i>Corophium volutator</i>	0,146	1,0	-1,0
Y_5 <i>Nereis diversicolor</i>	0,194	0,007	0,725
Y_6 <i>Arenicola marina</i>	0,067	0,786	0,964
Y_7 <i>Nephtys hombergii</i>	0,007	-0,91	-0,099

Таблица 4.60

Собственные векторы для переменных среды

Переменная среды	Векторы для корреляций		
	1	2	3
X_1 доля частиц размером > 250 мкм, %	0,06	0,253	0,104
X_2 доля частиц размером 125–250 мкм, %	0,913	0,765	-0,616
X_3 доля частиц размером 62,5–125 мкм, %	1,0	0,72	-0,997

Переменная среды	1	2	3
X ₄ доля частиц размером < 62,5 мкм, %	0,666	1,0	-1,0
X ₅ потери при прокаливании при 550 ⁰ С	0,015	-0,126	0,124
X ₆ содержание кальция, %	0,052	0,105	0,039
X ₇ содержание фосфора, %	-0,005	0,062	0,174
X ₈ содержание азота, %	0,936	-0,023	0,16

Многомерная модель канонических корреляций представляет собой мощный инструмент исследования и обобщения сложных взаимосвязей между двумя множествами переменных. Данной моделью редко пользуются в основном из-за трудностей вычислений, однако сейчас, когда для проведения этих вычислений составлены эффективные алгоритмы, нет никаких особых оснований пренебрегать этим методом и дальше.

ТЕМА 5. ПРОЦЕСС ПРИНЯТИЯ РЕШЕНИЙ ПРИ СИСТЕМНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

В результате использования различных методов обработки исходных данных об экосистеме, построении и исследовании математических моделей и анализа всей полученной информации наступает заключительная часть системного анализа, включающая процесс принятия решений по тем или иным поставленным проблемам.

Почти в каждом конкретном случае процесс принятия решения предполагает использование объективной информации, которая получается при моделировании и связывает решение с его последствиями, и субъективных данных, которые получают с помощью системы оценок, принятой для групп лиц, имеющих общие интересы. Среди исследователей систем, а также других лиц не существует единого мнения относительно того, следует ли учитывать субъективную информацию при исследовании системы. Один из возможных способов представления результатов анализа группами лиц с общими интересами состоит в том, что в представляемом материале субъективная информация не учитывается, но используется в процессе принятия решения. Такой способ исключает необходимость четкого определения индивидуальных оценок, что нередко является трудновыполнимой задачей, и позволяет лицам, имеющим общие интересы, использовать свою интуицию, суждение и мнение непосредственно при выборе решения. Другой возможный

способ состоит в том, что исследователь пытается определить мнение своих заказчиков, использует данную ими оценку для классификации показателей по их значимости или для приписывания показателям весовых множителей и рекомендует группам лиц с общими интересами единственный вариант решения. Промежуточной стадией второго способа представления результатов является рекомендация вариантов решения для различных возможных комбинаций весовых множителей. Каждый из указанных способов имеет свои преимущества и недостатки.

Одним из вводимых допущений является транзитивность оценки предпочтительности. Это означает, что если результат A разрабатываемой системы предпочтительнее результата B , который в свою очередь предпочтительнее результата C , то результат A предпочтительнее результата C . Символически это можно записать следующим образом: если $A > B$ и $B > C$, то $A > C$. Транзитивность является разумным предположением, и, по-видимому, его пригодность для использования в процессе принятия решения не вызывает сомнений. Однако в фактических действиях людей не всегда проявляется транзитивность. Это, возможно, объясняется тем, что человек не связывает конкретные результаты своих решений с окончательными оценками этих результатов, а скорее меняет оценки в зависимости от тех или иных желаемых результатов и степени риска, связанной с решениями. Например, если кто-то может выиграть d_1 долларов с вероятностью p или d_2 долларов с вероятностью $(1-p)$, то оценка, связанная с d_1 долларов, может зависеть как от величины d_1 , так и от величин d_2 и p . В этом случае как раз и возможно отсутствие транзитивности. Анализируя систему, исследователь должен учитывать такую «несостоятельность» действий людей.

Тем не менее существует ряд причин, по которым при системном анализе было бы желательно использовать субъективные оценки на основе введения принципов их правильного учета. Если такие принципы не вводятся, то на процесс принятия решения оказывает значительное влияние мнение авторитетных лиц, убедительность красноречия, переутомленность или отчаяние людей, представляющих группы лиц с общими интересами. Обнаружить несостоятельность какого-то довода в процессе принятия решения, по-видимому, легче, когда индивидуальные отношения людей к предпочтительности показателей системы обсуждаются открыто и при этом делается попытка дать численную оценку стоимости и значимости возможных результатов реализации программы или проекта. Вполне вероятно, что тем переменным, которые трудно представить в численном виде, будет уделено недостаточное внимание, если не будет сделана попытка определить весовые множители для этих переменных. Такие переменные, как стоимость, время,

количество людей, воспринимаются легче, чем такие факторы, как эстетика, уединенность и т.п., которые при отсутствии весовых множителей могут быть учтены неправильно.

Независимо от того, используются ли принципы учета субъективных оценок или нет, процесс принятия решения зависит от отношения групп лиц с общими интересами к системе, а также от типа проблемы и склонностей исследователей.

5.1. Различные способы представления информации о результатах анализа

Сначала целесообразно рассмотреть несколько способов представления информации в тех случаях, когда результаты исследования и моделирования не содержат субъективных оценок. Если какой-либо вариант решения оказывается менее предпочтительным по сравнению с другим (т.е. если значения всех показателей у какого-то варианта ниже, чем у другого), то этот вариант может быть исключен из рассмотрения независимо от субъективных оценок, даваемых группами лиц с общими интересами. Однако если система характеризуется большим количеством показателей, то маловероятно, чтобы на основе такой предпочтительности можно было исключить из рассмотрения достаточно много вариантов. Некоторые варианты можно исключить из рассмотрения, если значения одной или нескольких рабочих характеристик системы находятся вне пределов приемлемого диапазона изменения этих характеристик. Хотя такое исключение и опирается на субъективное мнение о том, какие значения приемлемы и какие нет, тем не менее при этом не требуется детального определения полезности характеристик.

Распространенным способом представления результатов анализа является наглядное изображение рассчитанных с помощью ЭВМ рабочих характеристик системы. Различные способы объединения показателей могут быть пояснены на примере рассмотрения стоимости реализации и эффективности программ. Это проблема с двумя показателями, один из которых – эффективность – характеризует какую-либо рабочую характеристику или комбинацию рабочих характеристик системы. Для каждого варианта решения величины стоимости и эффективности вычисляются при разных значениях управляющих (т.е. решающих) переменных. По результатам таких расчетов можно построить кривые зависимости эффективности от стоимости (рис. 5.1). Типичным для таких кривых является то, что сначала эффективность растет с увеличением затрат, а затем она имеет тенденцию к насыщению.

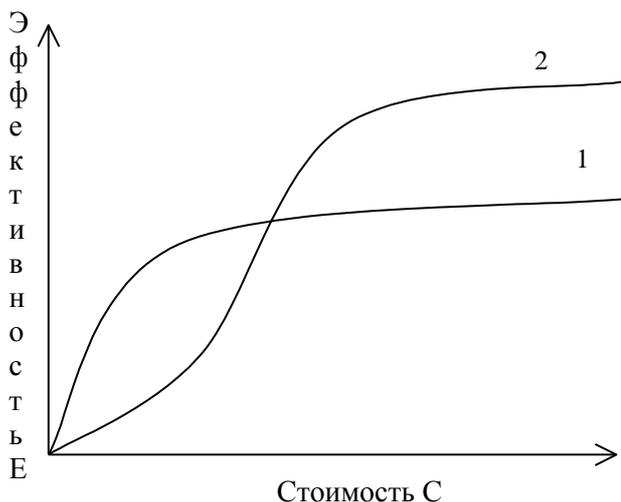


Рис. 5.1. Схематические кривые зависимости эффективности E от стоимости C для двух возможных вариантов решения

Два разнотипных показателя – стоимость и эффективность – измеряются в разных единицах. Если эффективность выражается через оценку полезности, то она безразмерна. Стоимость же измеряется в денежных единицах. Чтобы можно было выбрать наиболее желательный вариант решения, необходимо описание каждого варианта с помощью двумерного (для стоимости и эффективности) вектора перевести в скалярное описание. Применим теперь уже указанные выше способы объединения переменных: зафиксируем одну переменную и будем оптимизировать другую, после чего используем соотношение равной полезности.

Если задан минимальный уровень эффективности $E_{мин}$ системы и необходимо минимизировать ее стоимость, то выбор решения будет зависеть от величины $E_{мин}$. Как показано на рис. 5.2., для величины $E_{мин1}$ минимальные затраты соответствуют варианту 1, в то время, как для $E_{мин2}$ приемлем только вариант 2. Если определена максимальная стоимость $C_{макс}$ и необходимо максимизировать эффективность, то выбор наиболее желательного варианта зависит от величины $C_{макс}$. для $C_{макс1}$ предпочтительнее вариант 1, а для $C_{макс2}$ – вариант 2.

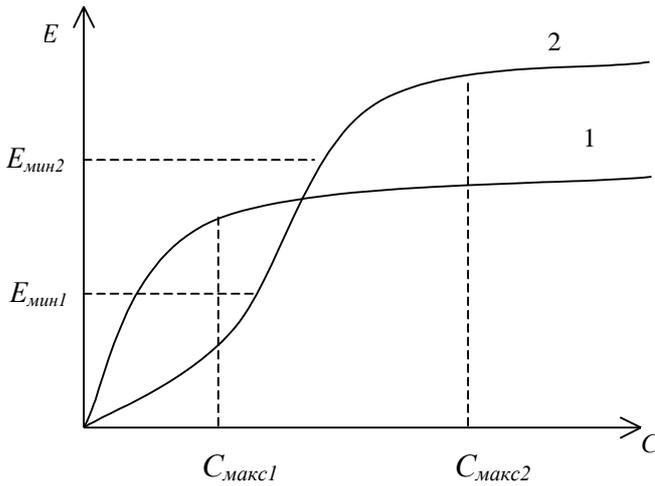


Рис. 5.2. Схема использования ограничений, наложенных на значения показателей, для выбора одного варианта решения из двух возможных

Часто выбор варианта решения удобно проводить на основе максимизации отношения эффективности к стоимости, так как это отношение отражает наибольшую эффективность системы на единицу затрат. На рис 5.3 показаны несколько линий с постоянным значением отношения E/C и кривые $E(C)$ для двух вариантов решения; стрелкой показано направление увеличения отношения E/C . Из рисунка видно, что максимальное значение E/C достигается в точке A , где линия постоянного отношения E/C является касательной к кривой, которая соответствует варианту 1. Если подход основан на максимизации величины E/C , то это означает, что определенные значения E/C имеют одинаковую или постоянную предпочтительность независимо от значений самих переменных E и C . Следовательно, линии постоянных значений E/C являются линиями одинаковой полезности, а максимизация отношения E/C эквивалентна максимизации соотношения равной полезности, согласно которому одинаковая предпочтительность имеет место тогда, когда приращению стоимости соответствует пропорциональное приращение эффективности.

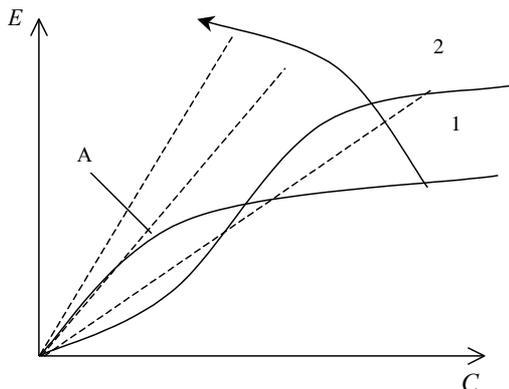


Рис. 5.3. Схема, поясняющая операцию максимизации отношения E/C для выбора решения

Более целесообразно было бы использовать кривые равной полезности, подобные тем, что показаны на рис. 5.4 штриховыми линиями. В этом случае одинаковая предпочтительность требует больших приращений эффективности для данного приращения стоимости при увеличении последней. Для линий, показанных на рис. 5.4, точка B соответствует максимуму полезности.

Проведенное рассмотрение показывает, что существует несколько способов принятия решения. Изложенные методы системного анализа следует рассматривать как основу для начала исследований, а не как жесткую схему, в рамках которой должно проводиться исследование проблемы. Каждая ситуация имеет свои особенности, так что метод исследования может быть видоизменен в процессе анализа.

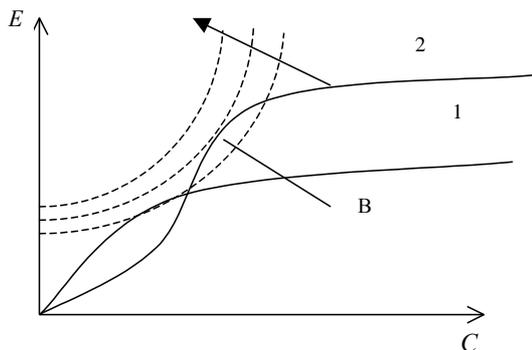


Рис. 5.4. Схема использования кривых одинаковой полезности для выбора решения. Стрелкой показано направление наиболее значительного прироста полезности.

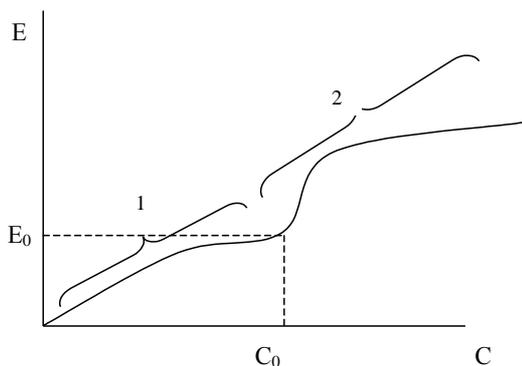


Рис.5.5. Наилучшая характеристика эффективности в зависимости от затрат для сочетания вариантов решения (1) и (2)

В процессе принятия решения полезно графически изображать наилучшую рабочую характеристику системы (наиболее желательное решение) при попарном изображении показателей. Для этого строится зависимость лучших значений одного показателя при изменении другого, определяемая различными вариантами решения в разных интервалах значений решающей переменной. Например, кривым стоимость-эффективность (рис. 5.1) соответствует наилучшая характеристика (рис. 5.5), которая дает возможность сопоставить лучшие результаты, полученные при реализации каждого варианта: при $C < C_0$ преимущество имеет вариант 1, а при $C > C_0$ — вариант 2. Выбор порядка действия (наложение ограничений на стоимость реализации программы или максимизация отношения E/C и т.д.), а следовательно, определение рабочей точки характеристики, остается за лицом, принимающим решение. При таком способе представления информации одновременно рассматриваются только два показателя потому, что при этом можно использовать наиболее простое и удобное двумерное представление интересующей зависимости в плоскости.

5.2. Полезность ожидаемых результатов

Предположим, что в процессе анализа решено учитывать информацию об индивидуальном отношении людей к рассматриваемым показателям, и поэтому производится оценка полезности ожидаемых результатов. Показатель полезности — это число, приписываемое конкретному результату — рабочей характеристике или состоянию системы — и представляющее собой оценку значимости этого результата по восприятию определенного человека. Величины полезности рассматривались как с теоретической, так и с практической точки зрения. В первом случае

имеются в виду философские соображения об отношениях людей к разрабатываемой программе, а во втором – способ измерения полезности результата.

Свыше 200 лет назад Бернулли, рассматривая вопрос о полезности богатства, пришел к выводу, что заданное приращение богатства совсем не обязательно повлечет за собой строго определенное приращение счастья и, следовательно, полезности самого богатства. Скорее напротив, чем большим богатством обладает человек, тем меньше будет добавка полезности на определенную величину приращения богатства. Миллионер, по-видимому, получает от подарка в 100 долларов значительно меньшее удовлетворение, чем нищий. Бернулли предположил, что приращение полезности обратно пропорционально богатству человека, и на основании этого предположения вывел соотношение

$$du = \frac{b}{x} dx, \quad (5.1)$$

где u – полезность богатства, x – богатство, b – коэффициент пропорциональности. После интегрирования этого уравнения получим $u = b \ln x + c$, где c – постоянная интегрирования. Часто полагают, что $b=1$ и $c=0$, и тогда $u = \ln x$. Если $b = \lg_{10} e$, то в этом случае $u = \lg_{10} x$.

Современники Бернулли разделяли его точку зрения относительно того, что полезность богатства растет не прямо пропорционально его величине, а медленнее, но для оценок полезности предложили другие формулы, например:

$$du = \frac{1}{x^2} dx \quad \text{и} \quad du = \frac{1}{\sqrt{x}} dx. \quad (5.2)$$

Вероятно, разумнее было бы предположить, что приращение полезности богатства du является функцией не величины x , а величины u (например, степень удовлетворенности человека, получившего подарок в 100 долларов, в большей мере зависит не от его богатства, а от того, насколько он счастлив, обладая этим богатством).

Предположим, что приращение полезности пропорционально и приращению количества полезности, которого не хватает для «полного» счастья, и приращению количества денег. Это означает, что если кто-то испытывает полное удовлетворение от имеющегося богатства, то приращение богатства уже не дает такому человеку приращения счастья. На основе этого предположения можно записать следующую зависимость:

$$du = b(1-u) dx, \quad (5.3)$$

где $u=1$ соответствует случаю полного удовлетворения. Приняв $u=0$ для $x=0$, в результате интегрирования уравнения (5.3) получим

$$u = 1 - e^{-bx}. \quad (5.4)$$

Функция, задаваемая формулой (5.4), также описывает более медленное изменение полезности, чем линейная функция.

Подобные гипотетические функции полезности могут быть использованы для оценки предпочтительности показателей или поведения людей при реализации того или иного варианта решения. Конечно, желательно осуществить проверку полезности опытным путем. Этот вопрос рассматривается в следующих разделах.

5.3. Использование одного показателя при выборе решения, связанного с риском

Выбор решения связан с риском, когда это решение может привести не к одному, а к нескольким результатам с разными вероятностями их осуществления. Если эти вероятности известны, то исследование решения может оказаться полезным даже в случае использования только одного показателя. Процесс принятия решения в таком случае и рассматривается в данном разделе.

Одним из важнейших факторов, учитываемых в процессе принятия решения, являются финансовые затраты. Выберем их в качестве показателя некоторой системы и сформулируем задачу следующим образом: необходимо определить программу действий при наличии риска в расходовании средств, который обусловлен возможностью получения нескольких результатов при осуществлении принятой программы.

Предположим, что возможный диапазон затрат на осуществление программы составляет 600–100 тыс. долларов. Если целью использования является выбор программы с минимальными затратами, то наиболее желательному случаю будут соответствовать затраты, составляющие 600 тыс. долларов, а наименее желательному – затраты, величиной 100 тыс. долларов. Полезность u_6 при затратах в 600 тыс. долларов можно принять равной 1, а полезность u_{10} , соответствующую затратам в 100 тыс. долларов, за 0. Чтобы определить значения полезности решения для промежуточных затрат, используем основной постулат теории полезности: если результат R_i имеет вероятность осуществления p_i , то полезность решения при наличии риска определяется средним значением полезности:

$$\langle u \rangle = p \cdot u = \sum_{i=1}^n p_i u_i = p_1 u_1 + p_2 u_2 + \dots + p_n u_n, \quad (5.5)$$

где u_i – полезность результата R_i . Исследования оценок, сделанных различными людьми, показали, что среднюю полезность разумно использовать в тех случаях, когда результат имеет вероятностный характер.

Если группа лиц с общими интересами не отдает предпочтения ни одному из двух событий, то это означает, что

$$\langle u \rangle_1 = \langle u \rangle_2, \quad (5.6)$$

где $\langle u \rangle_1$ – средняя полезность события 1 и $\langle u \rangle_2$ – средняя полезность события 2. Условие отсутствия предпочтительности можно использовать для установления полезности каждого из возможных результатов R_i . Предположим, например, что событие 1 представляет собой затраты либо в сумме 600 тыс. долларов с вероятностью p , либо в сумме 100 тыс. долларов с вероятностью $(1-p)$. Тогда

$$\langle u \rangle_1 = pu_6 + (1-p)u_{10}. \quad (5.7)$$

Так как $u_6=1$ и $u_{10}=0$, то из соотношения (5.7) получим

$$\langle u \rangle_1 = p. \quad (5.8)$$

Если теперь рассмотреть событие 2, которое представляет собой затраты в сумме 850 тыс. долларов с вероятностью 1, то

$$\langle u \rangle_2 = u_{8,5}. \quad (5.9)$$

Условие отсутствия предпочтительности при выборе между событиями 1 и 2 записывается как $\langle u \rangle_1 = \langle u \rangle_2$ и тогда $u_{8,5}=p$. Следовательно, если можно найти значение p , при котором группа с общими интересами не отдает предпочтения ни одному из событий 1 или 2, то, следовательно, полезность затрат в 850 тыс. долларов равна p .

Соответствующая шкала фактической стоимости реализации программы не обязательно будет прямо пропорциональна расходам. Предположим, например, что принятое решение с одинаковой 50%-й вероятностью может потребовать затрат в 100 тыс. и 600 тыс. долларов. Если средние значения полезностей двух решений равны и, следовательно, эти решения эквивалентны, то при линейной зависимости между полезностью и затратами приемлемое решение было бы связано с вполне определенной суммой затрат в 800 тыс. долларов, которая реализуется с вероятностью, равной 1. Однако чтобы избежать затрат в сумме 100 тыс. долларов, вероятность которых составляет 50%, группа лиц с общими интересами, по-видимому, могла бы согласиться на строго установленные затраты в сумме 850 тыс. долларов. Такое решение было бы характерно для лиц, не желающих рисковать и готовых уплатить несколько больше, чем приемлемо для всей группы, чтобы избежать возможности менее желательного исхода. Полезность $u_{8,5}$ оценивалась бы при этом величиной 0,5, так как

$$\langle u \rangle = 0,5u_6 + 0,5u_{10} = 0,5(1) + 0,5(0) = 0,5 = u_{8,5}.$$

На кривой полезности (рис. 5.6) выделены точки, соответствующие расходам 600 тыс., 850 тыс. и 100 тыс. долларов. Промежуточные точки этой кривой можно рассчитать тем же методом, какой использовался для оценки $u_{8,5}$, т.е. путем приравнивания средних значений $\langle u \rangle$ для случая известных значений полезностей и случая известного результата при неизвестном значении полезности. Лицо, которое избегает риска, потребовало бы «разницу» возможных полезностей в свою пользу и поэтому рискованной ситуации предпочитает вполне определенную. Кривая *B* отражает линейную зависимость полезности от затрат, характерную для группы лиц, которые к риску относятся с безразличием.

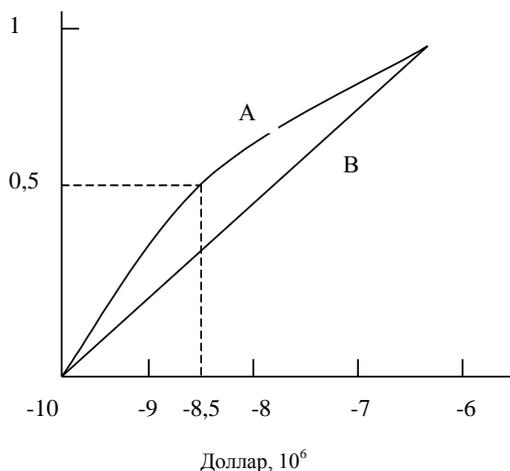


Рис. 5.6. Зависимость полезности от расходов для группы лиц, не склонных к риску (кривая *A*), и для группы лиц, безразличных к риску (кривая *B*)

Знак «минус» перед числами, расположенными вдоль оси абсцисс, указывает на то, что рассматриваются затраты, а не прибыль

Чтобы сопоставить восприятие стоимости предпринимателями, связанное с положительным или отрицательным приращением денег при известной фактической сумме затрат, были построены кривые полезности по оценкам двух предпринимателей – консервативного и склонного к риску (рис. 5.7). Решения, принятые этими двумя лицами, значительно отличаются друг от друга.

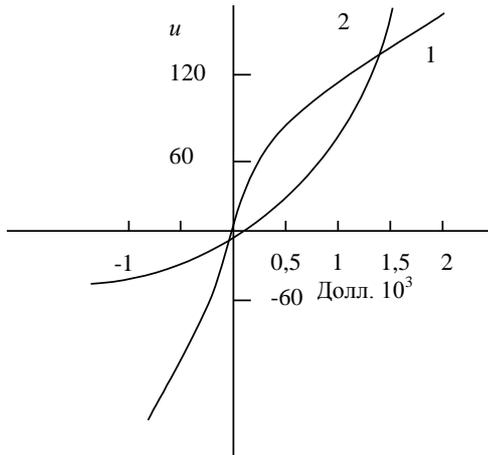


Рис. 5.7. Кривые полезности, характеризующие различное отношение к риску консервативного руководителя (1) и руководителя, склонного к риску (2)

5.4. Дерево решений

Дерево решений – это наглядное представление процесса принятия решения. Оно указывает решения, которые могут быть приняты, возможные результаты и вероятности получения этих результатов при осуществлении каждого из решений. Когда имеется относительно малое количество решений с дискретными результатами, дерево решений оказывается полезным для выбора программы действий с максимальным показателем полезности.

Предположим, например, что предприниматель рассматривает вопрос о разработке и выпуске новой продукции. Если продукция будет принята покупателем, предприниматель получит прибыль, но если продукция не будет пользоваться спросом, он не оправдает своих затрат. Предприниматель исходит из того, что его новая продукция будет распродана с вероятностью 50%. Ему поступило предложение поручить другой фирме обследование рыночного спроса с соответствующей оплатой этой работы. Анализируя предшествующие отчеты, предприниматель может быть уверен на 90%, что если эта фирма даст рекомендацию на освоение новой продукции, то она будет принята покупателем. Следовательно, он имеет следующие варианты для выбора решения: оставить ассортимент продукции прежним, разрабатывать новую продукцию или заплатить за обследование рыночного спроса и затем последовать рекомендациям фирмы, проводившей обследование. Для рассматриваемого примера на рис. 5.8 показан процесс принятия решения в виде дерева решения, каждой ветви которого соответствует определенный доход.

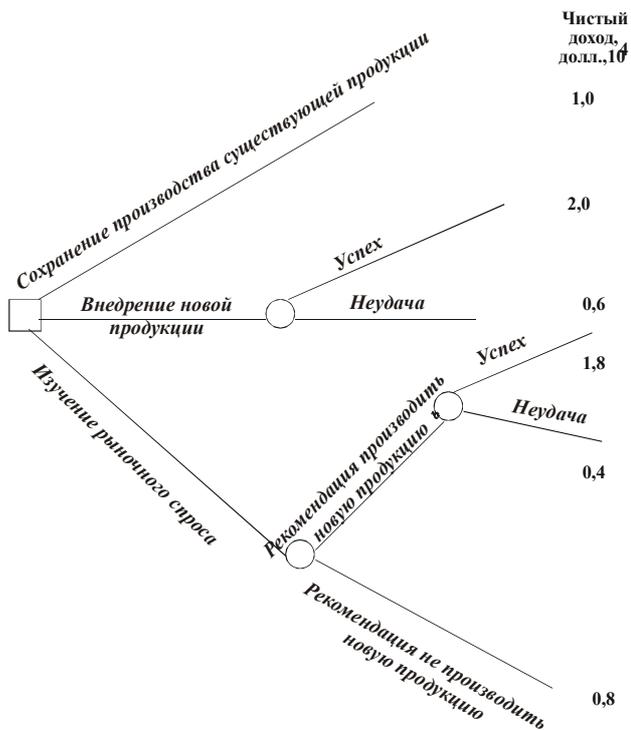


Рис.5.8. Дерево решений для проблемы внедрения новой продукции и чистый доход, который может быть получен при осуществлении различных вариантов решения □ – точка, в которой необходимо принять решение; ○ – точки, в которых может быть получен случайный результат

Для случая, когда разработка новой продукции не производится, доход, измеряемый в единицах 10^4 долл., принимается равным 1. Если разработка новой продукции производится и ее сбыт осуществляется успешно, то доход удваивается, но в случае отсутствия спроса затраты на разработку снижают доход до 0,6. Если предположить, что затраты на обследование рыночного спроса составляют 2 тыс. долларов, то с учетом затрат на обследование все доходы снижаются на эту же величину. Чтобы выбрать программу действий, необходимо определить полезности результатов и вероятности, связанные с каждым случайным результатом. Предположим, что полезность затрат в долларах задается логарифмической зависимостью, предложенной Бернулли, т.е. $u(\text{долл.}) = \lg_{10}(\text{долл.})$. На рис. 5.9 представлены значения полезности для каждого возможного результата, а вероятности каждого события указаны вдоль соответствующей ветви. Если новая продукция разрабатыва-

ется, то успех или неудача равновероятны. Следовательно, на основе имеющихся данных можно считать одинаковой вероятностью того, что фирма, обследующая рынок, даст рекомендацию производить или не производить новую продукцию. Однако если обследование произведено и выданы рекомендации производить новую продукцию, то тогда возможен успех с вероятностью 90%. Ожидаемая полезность $\langle u \rangle$ для каждой ветви определяется в виде суммы $\sum_i p_i u_i$, где p_i и u_i – соответственно вероятность и полезность i -го результата. Как видно из рис. 5.9, ветвь с обследованием рыночного спроса характеризуется наибольшей ожидаемой полезностью.

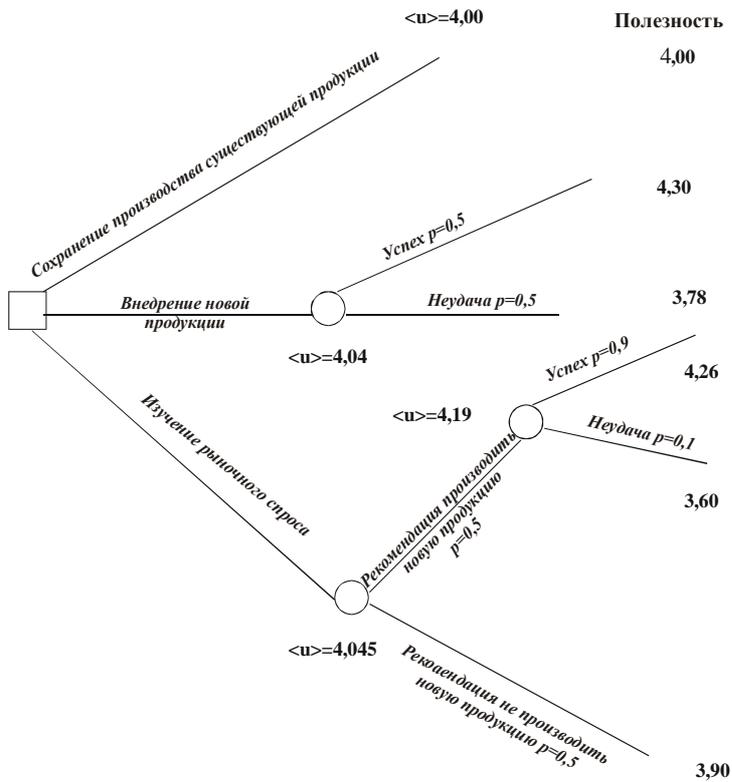


Рис. 5.9. Дерево решений для проблемы внедрения новой продукции и ожидаемые полезности, которые могут быть получены при осуществлении различных вариантов решения (на ветвях указаны значения вероятностей (p) разных событий)

5.5. Страхование на случай неудачного решения

Воспользуемся теорией полезности для иллюстрации того, как следует обосновать приобретение или продажу страхового полиса. Если продавец и покупатель страхового полиса были бы безразличны к степени риска, то тогда они не смогли бы прийти к соглашению на основе компромисса, так как удача одного приводит к неудаче другого. Многие не склонны к действиям, связанным с риском, и предпочитают платить больше, чем следовало бы, чтобы избежать еще больше потерь.

Для примера предположим, что кто-то имеет дом стоимостью 40 тыс. долларов в активе. Чтобы упростить задачу, будем считать, что в течение любого данного года дом либо останется нетронутым, либо будет полностью разрушен. Располагая данными о домах подобной конструкции в области, где он живет, владелец дома пришел к заключению, что вероятность разрушения дома в течение года составляет 1%. Как владелец дома, так и страховая компания не склонны к риску. Предполагается, что функция полезности имеет логарифмический вид и задается уравнением $u(\text{долл.}) = \lg_{10}(\text{долл.})$. На рис. 5.10 показан диапазон изменения полезности страхования в интервале величин страхового полиса от 5000 до 50000 долларов.

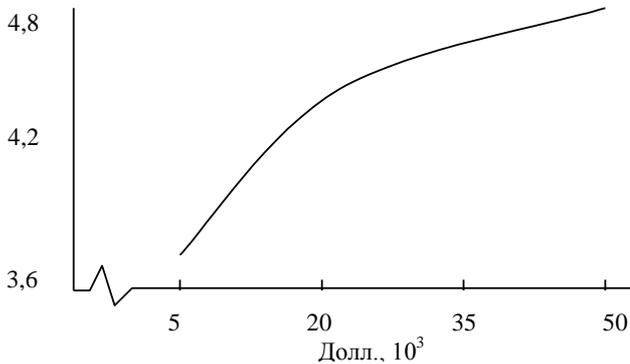


Рис. 5.10. Логарифмическая функция полезности в зависимости от затрат, которая может характеризовать человека, несклонного к риску

К концу года величина средней полезности $\langle u \rangle$ для имущества домовладельца при отсутствии страхового полиса будет

$$\langle u \rangle = (1 - 10^{-2}) \lg_{10}(42000\$) + 10^{-2} \lg_{10}(2000\$) \quad (5.10)$$

Уравнение (5.10) отражает тот факт, что с вероятностью 0,99 домовладелец будет иметь к концу года актив на сумму 42 000 долларов и с вероятностью 0,01 – лишь 2000 долларов. Из уравнения (5.10) получим $\langle u \rangle = 4,61$. Денежный эквивалент этой полезности равен антилогарифму от 4,61, т.е. 40 700 долларов. Если домовладелец был безразличен к степени риска, то среднее значение полезности в долларах для него было бы равно

$$\langle \text{долл.} \rangle = (1 - 10^{-2}) \cdot 42\,000 + 10^{-2} \cdot 2000 = 41\,600 \text{ долл.}$$

Следовательно, ценность имущества по восприятию домовладельца ниже, чем полученная прямыми расчетами, так как он по существу не склонен рисковать, чтобы не оказаться перед фактом больших потерь.

Домовладелец готов застраховать свой дом на 40 тыс. долларов, если для него полезность при страховании $\langle u' \rangle$ превышает $\langle u \rangle$. Максимальный страховой полис, приемлемый для страхующегося, вычисляется путем приравнивания $\langle u' \rangle$ и $\langle u \rangle$, так как большой полис привел бы к значению $\langle u' \rangle$ ниже $\langle u \rangle$. Если максимальный приемлемый страховой полис обозначить через $P_{\text{макс}}$, то получим

$$\langle u' \rangle = \lg_{10}(4,2 \cdot 10^4 - P_{\text{макс}}) = \langle u \rangle = 4,61. \quad (5.11)$$

Из выражения (5.11) следует, что $P_{\text{макс}} = 1300$ долл. Если домовладелец безразличен к степени риска, то максимальная сумма, на которую он готов застраховаться, составит 400 долларов.

Определим теперь минимальную величину страхового полиса, приемлемую для страховой компании. Эта величина вычисляется путем приравнивания средней полезности для компании в двух случаях: когда страхование не производится ($\langle u \rangle_{\text{б/с}}$) и когда оно производится ($\langle u \rangle_{\text{с}}$). Если страховая компания имеет в активе 10 млн. долларов, то $\langle u \rangle_{\text{б/с}} = \lg_{10} 10^7 = 7$. При страховании

$$\langle u \rangle_{\text{с}} = (1 - 10^{-2}) \lg_{10}(10^7 + P_{\text{мин}}) + 10^{-2} \lg_{10}(10^7 + P_{\text{мин}} - 4 \cdot 10^4), \quad (5.12)$$

где $P_{\text{мин}}$ – минимальная величина полиса, приемлемая для страховой компании. Актив компании в случае страхования и без него почти одинаков. Следовательно, можно считать, что в рассматриваемом интервале величин страхового полиса полезность меняется линейно, т.е. при малых изменениях своего актива страховая компания безразлична к степени риска. Поэтому $P_{\text{мин}} \approx (\text{вероятность выплаты}) \times (\text{размер выплаты}) = 0,01 \times 4 \times 10^4 = 400$ долл.

Таким образом, страховой полис в размере от 400 до 1300 долларов оказывается приемлемым как для домовладельца, так и для страховой компании.

Выбор решения домовладельцем или страховой компанией в предыдущем примере (т.е. ответ на вопрос, следует или не следует покупать или продавать страховой полис) основан на использовании известного значения вероятности, с какой может произойти разрушение дома. Если вероятности получения различных результатов известны, то в таких случаях принятие решения производится при наличии риска. Когда вероятности не известны, то принятие решения производится с учетом имеющейся неопределенности. В действительности отсутствие указанной информации не приводит к изменению существующего положения. Вероятная причина того, что лицо, принимающее решение, отказывается предпринимать какие-либо действия при неполной информации о системе, заключается в том, что недостаточно обоснованные действия, как правило, чаще вызывают порицание, чем отсутствие таких действий. Однако сохранение существующего положения неизменным совсем не обязательно является наилучшим решением, которое следует выбирать, когда имеется пробел в знаниях.

5.6. Пример выбора действий, необходимых для повышения уровня потребления товаров без серьезного загрязнения окружающей среды

Рассмотрим процесс выбора варианта действий, направленных на удовлетворение потребностей покупателей в товарах без нанесения серьезного ущерба окружающей среде. Противоречие в условиях этой задачи состоит в том, что при данном составе производственного оборота и структуре валового национального продукта повышение уровня потребления вызывает увеличение загрязнения среды. Например, требования действующих стандартов к качеству воздуха можно удовлетворить, если сократить использование автомобилей. Правильно ли это заключение? В этом разделе выводится функциональная зависимость потребления от времени, которая отражает стремление общества к повышению уровня потребления и к уменьшению загрязнения окружающей среды.

Эта задача может быть разделена на две части: установление количественной взаимосвязи между потреблением и загрязнением и описание отношения людей к этим переменным. Для установления связи между рассматриваемыми переменными предполагается, что интенсивность генерации загрязняющего вещества пропорциональна потреблению, а интенсивность очистки отходов пропорциональна уровню загрязнения. На основе этих предположений составим уравнение

$$\frac{dP}{dt} = P = \alpha C - \delta P, \quad (5.13)$$

где P – масса загрязняющего вещества, C – потребление в единицах массы на единицу времени, t – время, α и δ^1 – положительные константы. Коэффициент α зависит от эффективности техники и технологии. Например, использование вторичного сырья понизило бы величину α . Предполагается, что в течение всего периода реализации проекта техническое оборудование останется неизменным. Коэффициент δ может зависеть либо от естественного процесса снижения загрязнения, либо от выполнения программы очистки отходов.

Уравнение (5.13) является лишь одним из возможных способов выражения связи между рассматриваемыми переменными. Такую связь можно было бы выразить, например тем же уравнением (5.13), но с дополнительным постоянным членом в правой части, представляющим собой фиксированную интенсивность удаления загрязнения.

Для описания отношения людей к потреблению и загрязнению будем использовать функцию полезности, которая на период времени от $t=0$ до $t=T$, отведенный для выполнения проекта, дается формулой:

$$U = \int_0^T u(C, P) e^{-\gamma t} dt, \quad (5.14)$$

где $u(C, P) e^{-\gamma t} dt$ – приращение полезности в интервале времени от t до $(t+dt)$. Множитель $e^{-\gamma t}$ выражает обесценивание будущего по отношению к настоящему (дисконтирование). Если, например, $\gamma=0,05 \text{ лет}^{-1}$, то это означает, что интерес к потреблению и загрязнению через 20 лет будет в e раз меньше, чем в настоящее время, т.е. текущим проблемам придаётся большее значение, чем будущим. Если же придать большее значение будущим проблемам по сравнению с настоящими, то тогда γ будет иметь отрицательное значение.

Целью решения рассматриваемой задачи является выражение потребления в виде такой функции от времени $C(t)$, которая оптимизирует целевую функцию U в соответствии с уравнением для переменных потребления и загрязнения (5.13). Предполагается, что начальный уровень загрязнения $P(0)$ известен, а уровень загрязнения в конце планируемого периода $P(T)$ задается. Хотя принципиальные трудности учета таких факторов, как истощение ресурсов и изменение численности населения, отсутствуют, в приведенном решении задачи они не учитываются.

¹ δ должна иметь размерность t^{-1} .

При решении задачи о расширении потребления без дополнительного серьезного загрязнения окружающей среды используется метод множителя Лагранжа. Максимизация функции U при наличии условия связи (5.13) эквивалентна максимизации интеграла $\int_0^T L(t, C, P, \dot{P}) dt$, где

$$L(t, C, P, \dot{P}) = u(C, P)e^{\gamma t} - \lambda(t) \left[\dot{P} - \alpha C + \delta P \right], \quad (5.15)$$

а $\lambda(t)$ – множитель Лагранжа. Максимизация приводит к следующим дифференциальным уравнениям:

$$\frac{dL}{dC} = 0; \quad \frac{dL}{dP} - \frac{d}{dt} \frac{dL}{d\dot{P}} = 0. \quad (5.16)$$

Подставляя выражение (5.15) в уравнение (5.16), получим

$$\begin{aligned} \frac{du}{dC} e^{-\gamma t} + \alpha \lambda &= 0, \\ \frac{du}{dP} e^{-\gamma t} - \delta \lambda + \lambda &= 0. \end{aligned} \quad (5.17)$$

После исключения λ из этих уравнений имеем

$$\left(\frac{du}{dC} \right) - (\gamma + \delta) \frac{du}{dC} - \alpha \frac{du}{dP} = 0. \quad (5.18)$$

Одновременное решение уравнений (5.13) и (5.18) дает оптимизирующую функцию $C(t)$ и соответствующую ей функцию $P(T)$.

Стационарное решение уравнений (5.13) и (5.18), оптимизирующее функционал (5.15), получим путем приравнивания к нулю производных от массы P и полезности U по времени:

$$C = \frac{\delta}{\alpha} P \quad (5.19)$$

и
$$(\gamma + \delta) \frac{du}{dC} = -\alpha \frac{du}{dP}. \quad (5.20)$$

Достоинство стационарного решения состоит в том, что оно дает полезность, не зависящую от времени. Иными словами, при таком решении не отдается предпочтения ни будущему по отношению к настоящему, ни настоящему по отношению к будущему. Однако следует заметить, что отдельные лица даже в стационарных условиях могут отдавать предпочтение каким-то конкретным промежуткам времени. А зависимость предпочтительности от времени влияет на оптимальное

стационарное решение, о чем свидетельствует наличие обесценивающего множителя γ в уравнении (5.20).

Уравнение (5.20) связывает интенсивность изменения полезности при изменении потребления (du/dC) с интенсивностью изменения полезности при изменении загрязнения (du/dP). Если полезность выражается в долларах, то (du/dC) выражает количество долларов на единицу потребления, т.е. потребительскую цену или стоимость единицы продукции. Аналогично (du/dP) является стоимостью единицы загрязнения. Чтобы оптимизировать стационарное состояние, необходимо знать соотношение между потребительской ценой и стоимостью загрязнения (5.20). Если функция $u(C,P)$ зависит от переменных C и P в явной форме, то одновременное решение уравнений (5.19) и (5.20) позволяет получить стационарные значения этих переменных.

Для дальнейшего решения приведенной задачи необходимо дать более конкретное описание функции полезности $u(C,P)$. Приемлемое описание отношения людей к потреблению и загрязнению, по видимому, должно включать следующие условия: предельная полезность в единицу времени по отношению к потреблению du/dC положительна и уменьшается с увеличением C , а предельная полезность в единицу времени по отношению к загрязнению du/dP отрицательна и тем больше по абсолютной величине, чем выше P (т.е. по мере приближения уровня загрязнения к критической величине, неудовлетворенность растет с большей скоростью). Если принять, что функция $u(C,P)$ меняется в интервале значений от 0 до 1, то нулевая полезность будет соответствовать потреблению $C=0$ или загрязнению P , достигнувшему критического значения P_0 . Значение полезности, равное 1, должно соответствовать загрязнению $P=0$ при большом значении C .

Основываясь на этих соображениях, можно предложить приемлемую форму описания $u(C,P)$ в виде

$$u(c, P) = [1 - e^{-c/c_0}] [1 - (\frac{P}{P_0})^n], \quad (5.21)$$

где $C > 0$, $P_0 > P > 0$, а C_0 , P_0 и n – положительные константы. На рис. 5.11 показана зависимость u от переменных C и P . Параметр n показывает, насколько быстро растет неудовлетворенность с увеличением P : если n мало, то u резко уменьшается при невысоких значениях P , в то время как при больших значениях n снижение u имеет место только при приближении P к критическому значению P_0 .

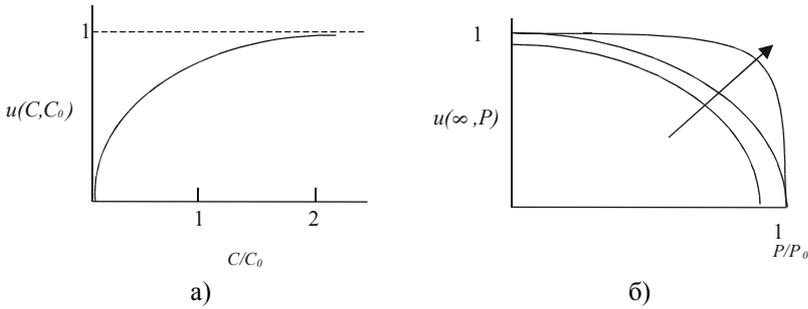


Рис. 5.11. Зависимость полезности от относительных величин потребления C/C_0 (а) и загрязнения P/P_0 (б)

Если u имеет постоянное значение, то уравнение (5.21) является уравнением кривых равной полезности для переменных потребления и загрязнения (рис. 5.12). Как видно из рисунка, неудовлетворенность загрязнением резко повышается по мере приближения P к значению P_0 , в то время как при сохранении постоянного уровня полезности возможно даже значительное увеличение потребления при одновременном небольшом повышении загрязнения.

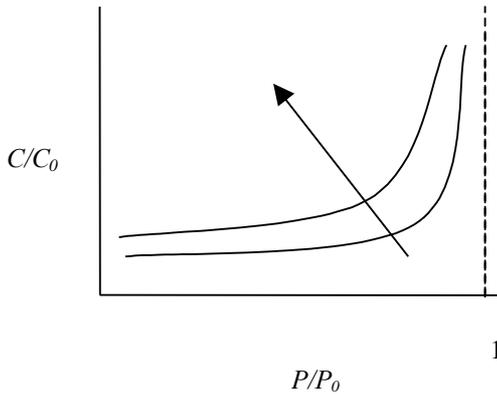


Рис. 5.12. Кривые одинаковой полезности в координатах относительных величин потребления C/C_0 и загрязнения P/P_0 при фиксированном значении n (стрелкой показано направление увеличения полезности)

Если допустимо лишь незначительное загрязнение среды, то аналитическое решение рассматриваемой задачи можно получить в конечном виде. В этом случае функция полезности $u(C, P)$ практически не зависит от переменной P . Тогда уравнение (5.18) сводится к следующему:

$$\left(\frac{du}{dC}\right) - (\gamma + \delta) \frac{du}{dC} = 0, \quad (5.22)$$

где $u = 1 - e^{-C/C_0}$ (согласно уравнению (5.21)). Совместное решение уравнений (5.21) и (5.22) дает

$$\frac{C(t)}{C_0} = \frac{C(0)}{C_0} - (\gamma + \delta)t. \quad (5.23)$$

Оптимизирующая функция потребления максимальна при $t=0$ и линейно убывает со временем. Этот вывод остается справедливым даже тогда, когда дисконтирование отсутствует, т.е. при $\gamma=0$.

Если период выполнения проекта велик по сравнению с периодом очистки, т.е. $\delta T \gg 1$, то выражение для $C(0)$ имеет относительно простой вид, и тогда соотношение (5.23) можно записать следующим образом:

$$C(t) = \left[\frac{\delta}{\alpha} P(T) + (\gamma + \delta) T C_0 \right] - (\gamma + \delta) C_0 t. \quad (5.24)^1$$

Соответствующая функция загрязнения имеет вид

$$P(t) = [P(T) + \alpha C_0 T] - \alpha C_0 t + [P(0) - P(T) - \alpha C_0 T] e^{-\delta t}. \quad (5.25)$$

На рис. 5.13 приведено графическое изображение зависимости (5.24) для оптимизирующей функции $C(t)$ при разных значениях γ и δ . При увеличении коэффициента дисконтирования γ (рис. 5.13, а) начальное значение функции $C(t)$ растет относительно ее конечного значения. Это логично, так как большее γ означает, что настоящему придается большее значение, чем будущему. Из рис. 5.13,б видно, что потребление растет также и с увеличением интенсивности очистки δ .

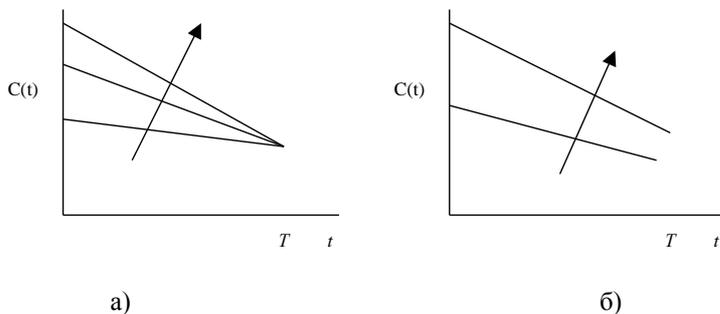


Рис. 5.13. Зависимость оптимизирующей функции потребления C от времени t при различных значениях параметров γ (а) и δ (б) для $\delta T \gg 1$ и $P \ll P_0$ (стрелками показаны направления увеличения γ и δ)

¹ Этот результат получается интегрированием уравнения (5.13) при условии, что $P(T)$ – величина заданная, и отбрасыванием величин порядка $1/\delta T$.

На рис. 5.14 показан график оптимизирующей функции загрязнения $P(t)$, построенный в соответствии с уравнением (5.25) для случая малого загрязнения, предположения, что $\delta T \gg 1$, и начального условия $P(0)=0$. Тот факт, что оптимизирующая функция загрязнения $P(t)$ не зависит от γ и растет с увеличением интенсивности очистки δ , в какой-то степени является неожиданным и объясняется тем, что, как показано на рис. 5.13,б, оптимизирующая функция потребления $C(t)$ увеличивается вместе с δ , а поэтому увеличивается $P(t)$.

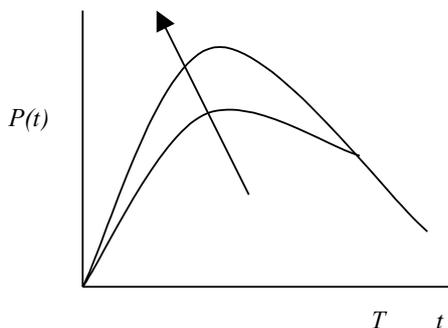


Рис. 5.14. Зависимость оптимизирующей функции загрязнения P от времени t для $\delta T \gg 1$ и $P \ll P_0$ и $P(0)=0$ (стрелкой показано направление увеличения параметра δ)

Численное решение задачи с помощью ЭВМ.

Для расчета функций $C(t), P(t)$ и U с помощью ЭВМ были выбраны следующие значения параметров:

$\gamma=0,02 \text{ лет}^{-1}$ (это соответствует дисконтированию в e раз за 50 лет);

$n=5; T=50 \text{ лет}$ (период реализации проекта);

$\alpha C_0/P_0=0,02 \text{ лет}^{-1}$ (это соответствует увеличению загрязнения, обусловленного ростом потребления, приблизительно на 2% в год);

$P(0)/P_0=0,8$.

Рассматривались три случая:

1. Оптимальное стационарное решение для $\delta=0,01 \text{ лет}^{-1}$, соответствующее уменьшению загрязнения в e раз через 100 лет. Полученное при этом значение потребления C оказалось равным $0,4C_0$.

2. Оптимизирующее решение для $P(T)=P(0)$ и $\delta=0,016 \text{ лет}^{-1}$, соответствующее уменьшению загрязнения в e раз приблизительно через 60 лет.

3. Искусственно вводимый рост потребления, приводящий к удвоению потребления за 20 лет, при $\delta=0,01 \text{ лет}^{-1}$ и $C(0)=0,4C_0$.

Результаты расчетов приведены на рис. 5.15 и 5.16. В случае 1 потребление и загрязнение постоянны. В случае 2 потребление монотонно

растет, а загрязнение слегка уменьшается, но к концу периода T принимает исходное значение. В случае 3 искусственно введенный рост потребления приводит к росту загрязнения до критической величины P_0 за период времени, который немного больше 30 лет. Суммарные значения полезности трех рассматриваемых случаев за 50-летний период времени имеют следующие значения:

$$U_{(1)}=8,5; U_{(2)}=12,3; U_{(3)}=6,5.$$

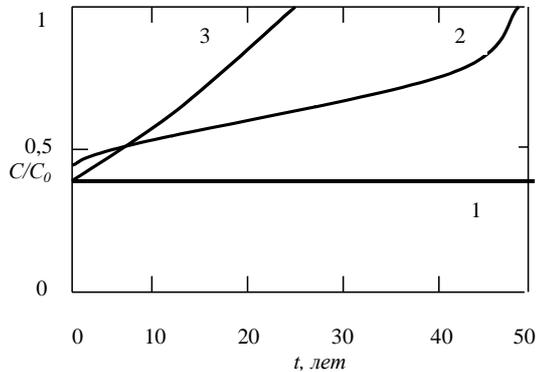


Рис. 5.15. Зависимость относительной величины потребления C/C_0 от времени t для значений параметров $\gamma=0,02 \text{ лет}^{-1}$, $n=5$, $T=50 \text{ лет}$, $(\alpha C/C_0)=0,02 \text{ лет}^{-1}$, $(P(0)/P_0)=0,8$

1 – оптимальное стационарное решение при $\delta=0,01 \text{ лет}^{-1}$; 2 – оптимизирующее решение для $\delta=0,016 \text{ лет}^{-1}$; 3 – вынужденное повышение потребления в 2 раза за 20 лет при $\delta=0,01 \text{ лет}^{-1}$ и $C(0)=0,4C_0$

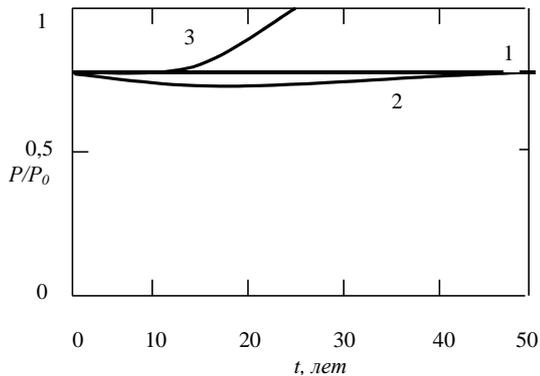


Рис. 5.16. Зависимость относительной величины загрязнения P/P_0 от времени t для трех случаев, показанных на рис. 5.15

Таким образом, экспоненциальный рост потребления дает наименьшую полезность, а уменьшение времени очистки со 100 до 60 лет приводит к заметному увеличению полезности при оптимальном решении.

Как и все другие модели, эта модель оптимизации решения при наличии противоречия между потреблением и загрязнением основана на компромиссе между учетом реальной действительности и простотой модели. Поэтому важно понимать недостатки проводимого анализа. Например, одним из принятых приближений является высокий уровень агрегирования, при котором не делаются различия между типами загрязнителей, между видами предметов потребления или не учитывается распределение товаров между социальными слоями потребителей. Конкретный вид используемых функциональных зависимостей, выбранных для модели (уравнения (5.13) и (5.21)), является еще одним приближением, принятым для описания действительности. Кроме того, предполагается, что значения параметров, на которые могли бы повлиять изменение технологии или изменение отношения со стороны отдельных людей, остаются постоянными в течение всего планового периода.

ТЕМА 6. ЭКОСИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ. ПРОДУКЦИЯ ЭКОСИСТЕМ И ЕЕ ЭЛЕМЕНТОВ

6.1. Продукция популяций и экосистем

6.1.1. Основные показатели продуктивности

Задача изучения продуктивности состоит в выяснении скорости, с которой разные биосистемы в тех или иных условиях производят подобное себе вещество, используя для этого ассимилированные органические и неорганические соединения и энергию. Любая биологическая система существует лишь при непрерывном обмене веществ с окружающей средой. Разрушение и убыль возмещаются воспроизводством массы характерного для данной экосистемы видового состава.

Продуктивность биологической системы – ее способность производить подобное себе вещество. Все биосистемы обладают продуктивностью, а системы одного типа сравнивают по уровню продуктивности (скорости продуцирования), о чем судят по величинам продукционных показателей. К основным продукционным показателям относятся продукция и удельная продукция (Заика, 1972).

Продукция (P) есть все произведенное данной биосистемой за рассматриваемое время вещество с вычетом трат на обмен независимо от того, находится ли оно в конце исследуемого периода в системе или

элиминировано. Обычно подразумевается органическое вещество, синтезированное системой, но оценка продукции чаще всего производится в терминах «живой» массы, включая скелетные и другие подобные образования. Следовательно, к продукции относят все образовавшееся в ней вещество, входящее в «живую» массу системы.

Поскольку любая реальная биосистема воспроизводит себя непрерывно, то при количественной оценке продукции возникает вопрос о рассматриваемом отрезке времени, для которого оценивается продукция биосистемы. Причем этот период времени должен выбираться так, чтобы была возможность оценить особенности функционирования системы во времени и сравнить ее с другими системами.

Для детального изучения продукционного процесса в биосистеме необходимо получить информацию в масштабе времени (сутки, месяц или год), характерном для индивидуального существования системы и ее основных компонентов. Для видов с коротким жизненным циклом (1-2 года) с целью сравнения наиболее удобно использовать в качестве основной единицы времени сутки. Поскольку продукция измеряется или вычисляется за определенный период времени, принимаемый за единицу, она может одновременно рассматриваться и как скорость продукции (скорость продуцирования). Хотя эти определения можно рассматривать как синонимы, но в ряде случаев, например, когда изучается зависимость месячной продукции от изменчивости суточной, удобнее пользоваться понятием скорость продукции.

Помимо временных продукция имеет также пространственные границы. Она оценивается для биосистем либо в естественных границах, либо в расчете на единицу пространства (объема или площади). Так изучают продукцию популяций в их ареалах, сообществ в границах их биотопов, на квадратном метре поверхности, в кубометре воды.

Удельная продукция (C) – продукция за единицу времени в расчете на единицу биомассы (*B*) продуцирующей биосистемы. Причем расчет удельной продукции производится обязательно на единицу средней биомассы. В зависимости от выбранной единицы времени получают часовую, суточную, месячную удельную продукцию. Наиболее приемлемым сравнительным показателем является суточная удельная продукция, причем сравниваться могут только системы одного типа: особи с особями, популяции с популяциями.

Величина продукции – функция удельной продукции и биомассы системы. Знание динамики биомассы и характера изменений удельной продукции позволяет легко оценить продукцию. Изучение закономерностей, определяющих уровень удельной продукции систем, является ключом к решению многих вопросов продуктивности.

Согласно общему определению продукции данная величина определяется следующим образом:

$$P_t = B_2 - B_1 + B_e, \quad (6.1)$$

где B_1 , B_2 – начальная и конечная биомасса, B_e – суммарная элиминация биомассы, P_t – продукция популяции за время t .

Дифференцируя это уравнение, перейдем к описанию скорости процессов:

$$\frac{\partial P_t}{\partial t} = \frac{\partial B}{\partial t} + \frac{\partial B_e}{\partial t}. \quad (6.2)$$

Таким образом, скорость образования продукции равна сумме скоростей изменения биомассы и элиминации. Продукция за период времени $(t_2 - t_1)$ численно равна определенному интегралу уравнения (6.2):

$$P_t = \int_{t_1}^{t_2} P(t) dt. \quad (6.3)$$

Удельная продукция рассчитывается по формуле

$$C_t = \frac{P_t}{B}. \quad (6.4)$$

По уравнению (6.4) можно рассчитать удельную продукцию для всего исследуемого периода, либо для любой его части. В целях сравнения лучше определять суточную продукцию C , для чего полученную по (6.4) величину следует разделить на число суток t , при этом C будет иметь размерность сутки⁻¹:

$$C = \frac{P_t}{B \cdot t}. \quad (6.5)$$

Знание законов изменчивости C дает возможность более полно сравнивать продуктивность популяций и прогнозировать продукцию. Если уровень C сохраняется в течение определенного периода времени, то при сравнимой биомассе популяция с большей биомассой даст больше продукции. Следовательно, проводить оценку продукции можно только по биомассе, пользуясь средними значениями C , которая должна вычисляться как отношение продукции к средней биомассе.

В качестве примера приведем обобщенные данные по удельной продукции основных массовых групп и видов гидробионтов, встречающихся в заливе Петра Великого (табл. 6.1).

Таблица 6.1

**Удельная продукция основных массовых групп и видов,
встречающихся в заливе Петра Великого**

Группы (виды)	Удельная продукция, С, сут ⁻¹
<i>Бактерии</i>	0,08–0,12
<i>Фитопланктон</i>	
планктонные диатомовые	0,7–0,8
фитопланктон в целом	0,9
<i>Зоопланктон</i>	
копеподы	0,16
клатоцеры	0,1–0,2
медузы	0,09–0,12
аппендикулярии	0,3
коловратки	0,2
инфузории	0,8–1,7
<i>Бентос</i>	
полихеты	0,022
ракообразные	0,025
моллюски	0,003
иглокожие	0,008
<i>Рыбы</i>	
донные	0,001
пелагические	0,0015
хищники	0,0023

Введя понятие удельной продукции, Заика В.Е. тем самым ушел от использования термина «*P/B* коэффициент». Этот показатель впервые использовал Р. Демоль (Demoll, 1927), имея в виду отношение продукции животных к биомассе пищевых организмов. Коэффициент *P/B* как отношение продукции к биомассе этой же системы ввел Л.А. Зенкевич (1934) для грубой оценки годовой продукции крупных сообществ и групп, таких как планктон, бентос, рыбы (продукцию оценивали за год, а затем делили на биомассу, получая годовой *P/B* коэффициент). При использовании этого показателя для больших промежутков времени, и относя продукцию то к средней, то к начальной, то к минимальной биомассе за год, исследователи получали несравнимые, запутанные результаты. В настоящее время рекомендуется вычислять *P/B* коэффициент для возможно более кратких отрезков времени и при этом относить продукцию к средней биомассе (Методы..., 1968). Детализация исследований позволила установить, что суточная величина *P/B* коэффициента популяции представляет собой средневзвешенную величину суточных

удельных весовых приростов всех особей популяции, включая генеративные продукты и прижизненно отчуждаемое вещество. Следовательно, о величине P/B популяции можно судить по данным о скорости роста особей и возрастной структуре популяции.

P/B коэффициент и удельная продукция популяции зависят от конкретных условий обитания в данном районе и определяются в зависимости от влияния этих условий, во-первых, на возрастную структуру популяции, во-вторых, на удельную продукцию особи. Возрастная структура популяции зависит как от внутривидовых процессов, так и от межвидовых взаимодействий (величины пресса хищников, конкурентов и т.п.). На удельную продукцию особи в наибольшей степени оказывают влияние абиотические факторы среды через влияние на скорость роста, образование генеративных продуктов, уровень потребления пищи и т.д. В совокупности влияние факторов среды на удельную продукцию не однозначно из-за интегральности данного показателя, поэтому часто бывает трудно определить функциональные зависимости от этих факторов. Тем не менее, практические данные позволяют сделать вывод о том, что в пределах оптимальных температур удельная продукция возрастает с повышением температуры и снижается по мере увеличения массы особи, продолжительности жизни (Дулепов, 1995).

По P/B коэффициенту, рассчитанному для небольших промежутков времени, и удельной продукции как наиболее устойчивым показателям можно сравнивать продукционные возможности популяций, видов в ареале.

Другим важным показателем при изучении продуктивности водоемов является первичная продукция. Первичная продукция – это количество органического вещества, новообразованного за определенное время автотрофными организмами. Преобладающая часть органического вещества в водных экосистемах создается при фотосинтезе планктона, состоящего преимущественно из одноклеточных растительных организмов.

Следующие за первичной продукцией этапы продукционного процесса в экосистеме сопровождаются трансформацией новообразованного органического вещества гетеротрофными организмами, которая приводит к аккумуляции органических веществ в телах бактерий и животных организмов с одновременной минерализацией части его при дыхании. Таким образом, органическое вещество фитопланктона служит источником пищи гетеротрофных организмов.

К важнейшим показателям первичной продукции планктона относятся:

- суточная продукция (фотосинтез) на глубине с оптимальными световыми условиями;

- суточная продукция под 1 м^2 поверхности;
- сезонная или годовая продукция фитопланктона.

Существует два подхода к оценке продукционных показателей. Во-первых, продукцию можно определить, пользуясь различными сочетаниями физиологических и экологических данных (таких как скорость роста и размножения особей, возрастная структура популяции, динамика численности и биомассы, скорость элиминации), причем каждый из перечисленных показателей в отдельности не дает представления о продукции. Следовательно, они являются исходными данными, основываясь на которых можно рассчитать продукцию с помощью различных схем расчета. Этот метод называется расчетным.

Во-вторых, изыскиваются возможности непосредственного измерения скорости синтеза органических веществ либо пропорциональных ей величин. Этот подход считается основанным на прямом методе изучения продукции. Метод прямого изучения продукции предпочтительнее кропотливого сбора эколого-физиологических данных с последующим сложным расчетом продукции. Преимущества прямого метода очевидны на примере работ по первичной продукции. Разработка относительно простых и быстрых прямых методов (особенно радиоуглеродного) измерения продукции фотосинтезирующих растений привела к быстрому накоплению значительного количества данных. Эти методы позволили оценивать продукцию целого трофического уровня, состоящего из большого числа популяций.

Расчетный метод изучения продукции имеет свои достоинства: он приводит к четкому выявлению взаимосвязи между основными эколого-физиологическими характеристиками популяции и сообщества. В результате облегчается задача объяснения и прогнозирования продуктивности в тех или иных условиях.

К настоящему времени по-разному сложилось изучение продуктивности фито-, бактерио- и зоопланктона. В области первичной продукции преобладают прямые методы исследований продукции всего трофического уровня продуцентов в целом, но появляются тенденции изучения продуктивности отдельных видовых популяций (прямыми и расчетными методами).

Продуктивность бактерий в большинстве работ оценивается также в целом для всего бактериопланктона. Помимо расчетных, сейчас разработаны методы прямого изучения продукции бактерий, используемые для оценки тотальной продукции бактериопланктона (радиоуглеродный метод).

Продуктивность зоопланктона исследуют пока только расчетным методом и по видовым популяциям. Знание продуктивности ведущих видов позволяет подойти к оценке продукции сообществ. В отношении продуктивности беспозвоночных животных сложилось наиболее благо-

приятное положение, так как здесь более детально и глубоко можно осветить любой вопрос, связанный с проблемой продуктивности. Это объясняется широким использованием расчетных методов продукции отдельных видов, основанных на глубоких знаниях эколого-физиологических параметров популяции.

Оценка продукционных показателей с помощью расчетных методов производится по совокупности физиологических и экологических данных, которые в отдельности не пригодны для полной характеристики продуктивности. При разработке конкретных вариантов продукционных расчетов большое значение приобретают следующие вопросы:

- наличие исходных показателей данной популяции;
- продукционные показатели, подлежащие оценке;
- необходимая степень точности оценок.

В настоящее время существует достаточно много различных способов расчета продукции популяций, что, главным образом, связано с многообразием типов роста, размножения, особенностями жизненных циклов и продолжительностью жизни, приводящих к различным возрастным структурам популяций.

Первая схема расчета продукции. К этой схеме относятся расчеты по выходу системы, когда продукция оценивается как изменение наличной биомассы плюс элиминированная биомасса. Именно так рассчитывал продукцию Бойсен-Иенсен (1919). Расчет производится по уравнению (6.1).

В пределах схемы разработано несколько вариантов расчета. В частности, если наличная биомасса популяции за исследуемый период не изменяется, то продукция равна элиминированной биомассе. Для расчета продукции по этой схеме необходимы следующие исходные данные: начальная биомасса, конечная биомасса, элиминированная за рассматриваемый период. В тех случаях, когда элиминацией биомассы можно пренебречь, продукция равна изменению наличной биомассы.

Вторая схема расчета продукции. Г. Кларк и др. (Clarke, Edmondson, Ricker, 1946) предложили оценивать продукцию как разность между скоростью ассимиляции пищи популяцией и скоростью трат на обмен. Это способ почти не используется для расчетов, поскольку определить скорость суммарной ассимиляции пищи в популяции довольно трудно, но за ним сохраняется важное общее значение, что становится очевидным при теоретическом анализе продукционного процесса в системах различной сложности, от особи до биоценоза.

Третья схема расчета продукции. К этой схеме относятся все способы расчета, основанные на использовании данных по росту особей и возрастной структуре популяции. Она получила наибольшее применение. А.С. Константинов (1960) предложил считать продукцию по скорости прироста массы у всех особей популяции. В более поздних исследо-

ваниях (Печень, Шушкина, 1964; Грезе, Балдина, 1964) учтена также продукция за счет размножения. Исходными данными для расчета продукции по этой схеме являются: приросты массы особей разного возраста; возрастная структура популяции; масса отрожденного потомства (если она не учтена как часть прироста массы самок); средняя биомасса популяции.

Четвертая схема расчета продукции. В основе расчета лежат данные по динамике численности популяции, причем всем особям приписывается некоторая средняя биомасса, а продукция определяется по скорости размножения. Нередко используется «скорость оборота» численности (величина, обратная времени удвоения популяции).

Многообразие схем расчета продукции создает значительное затруднение в оценке того или иного метода, подходящего для конкретных расчетов, создает неясность исходных допущений и отсутствие единого формализованного подхода, на базе которого должны разрабатываться частные способы расчета продукции.

В данной работе в большинстве расчетов для оценки продукции на популяционном уровне мы использовали информацию по удельной продукции (или P/B коэффициентам) и ее связи с условиями среды и биологическими особенностями вида, в первую очередь с температурой воды и массой тела. При наличии информации по росту, размерной или возрастной структуре и другим популяционным показателям массовых видов, характеризующим какой-нибудь трофический уровень, были использованы методы, приведенные в следующей главе.

6.1.2. Некоторые модели расчета продукции популяций

Выше уже указывалось, что продукция популяции зависит от типов роста, размножения, возрастной структуры популяции и т.д., следствием чего является и многообразие моделей, и вариантов расчета продукции.

Большой интерес для биологов представляет исследование зависимости продукции популяции от роста населяющих ее особей. Если в популяции наблюдается прирост биомассы, то он, как правило, складывается из прироста массы организмов (соматический рост – p_1) и суммарной массы новых организмов (генеративный рост – p_2). При условии, что в популяции не происходит убыли биомассы $B_e=0$, продукция равна сумме продукций за счет соматического и генеративного прироста:

$$P = \Delta B = P_1 + P_2. \quad (6.6)$$

Если в популяции в течение длительного времени наличная биомасса не изменяется, т.е. $\Delta B=0$, а из системы происходит убыль биомассы, то эта потеря может возмещаться только за счет соматического и генеративного роста:

$$P = B_e = P_1 + P_2. \quad (6.7)$$

Чтобы определить P_1 , нужно суммировать приросты массы всех особей популяции. Для упрощения расчетов популяцию разбивают на несколько размерно-возрастных групп, для каждой из которых принимают соответствующий средний прирост биомассы и среднюю численность за определенный период Δt . Определение продукции на основе данного подхода требует знания кривых роста и размерной структуры популяции. Для нахождения P_2 суммируют массу всех яиц или новорожденных особей, которую принимают равной исходной массе особи при построении кривой роста и графиков размерной структуры.

Величина (P_1+P_2) точно равна продукции только в том случае, когда полностью учитывается как прирост биомассы, так и ее убыль. Поскольку кривые роста строятся по регистрациям изменения фактической массы особи, без учета прижизненного отторжения вещества, определение продукции по вышеуказанному способу всегда занижает ее на данную величину. Поэтому P_1 разделяют на компоненты P'_1 – суммарный прирост всех особей и P''_1 – прижизненное отчуждение вещества, за вычетом генеративной продукции ($P''_1=B''_e - P_2$):

$$P = P'_1 + P''_1 + P_2 = \Delta B + B_e. \quad (6.8)$$

Скорость роста подвержена изменчивости, но при широких межвидовых сравнениях оказывается довольно характерной для видовых популяций, не находящихся в явно угнетенном состоянии. Это дает возможность для видов с различающейся скоростью роста уверенно судить о вероятных величинах удельной продукции. Отсюда появляется еще один простейший способ выражения продукции:

$$P_1 = C\bar{B}_1, \quad (6.9)$$

Изучению закономерностей роста особей посвящены многие из работ Г.Г. Винберга (1966, 1968), в которых с помощью описания кривых роста анализируются удельные скорости роста, составляющие основу удельной продукции популяции. Так, средняя удельная скорость роста массы q_w за период t_2-t_1 рассчитывается по формуле

$$q_w = \frac{\ell n w_2 - \ell n w_1}{t_2 - t_1}, \quad (6.10)$$

где w_1 и w_2 – масса в момент t_1 и t_2 соответственно. Это уравнение справедливо при любом типе роста.

При экспоненциальном росте

$$\frac{\partial w}{\partial t} = q_w w \quad \text{и} \quad q_w = \frac{1}{w} \frac{\partial w}{\partial t} = const, \quad (6.11)$$

т.е. удельная скорость роста постоянна в ходе роста.

При параболическом типе роста, где a и b – коэффициенты, получаем

$$\frac{\partial w}{\partial t} = aw^b, \quad q_w = aw^{1-b}. \quad (6.12)$$

С помощью приведенных выше уравнений (6.10)–(6.12) оценивается только продукция за счет соматического роста, а генеративная продукция и величина прижизненного отчуждения остаются вне поля зрения. И если последней величиной нередко можно пренебречь, то генеративный рост необходимо учитывать отдельно и затем прибавлять к продукции.

Продукцию популяции можно выражать не только с позиций теории роста, но и с позиций динамики численности. Если принять, что каждая особь в популяции имеет среднюю массу \bar{w} , то это означает, что все особи принимаются равноценными, взаимозаменяемыми; популяция не имеет размерно-возрастной структуры; биомасса определяется произведением численности особей на их среднюю массу; игнорируется индивидуальный рост и прижизненное отторжение вещества B''_e . В результате имеем

$$P = (\Delta N + N_e) \bar{w}. \quad (6.13)$$

Здесь $\Delta N = N_2 - N_1$ – увеличение наличной численности, N_e – численность элиминированных особей.

При равнозначности особей увеличение численности популяции пропорционально наличной численности:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = rN. \quad (6.14)$$

Из этого уравнения легко перейти к единицам биомассы (в которых оценивается продукция):

$$\frac{\partial B}{\partial t} = rB. \quad (6.15)$$

В уравнениях (6.14) и (6.15) r – коэффициент увеличения популяции:

$$r = b - m, \quad (6.16)$$

где b – коэффициент размножения, m – коэффициент элиминации. Учитывая это, имеем

$$\frac{\partial B}{\partial t} = bB - mB. \quad (6.17)$$

Если продукция выражается в единицах биомассы, то при определении удельной продукции можно пользоваться непосредственно урав-

нением (6.15) и производными соотношениями, выраженными в единицах численности, так как умножение и деление обеих частей уравнения на \bar{w} не отражается на величинах r и $b=C$.

Подход, основанный на динамике численности популяции, широко используется при определении продуктивности микроорганизмов, у которых трудно изучать возрастную структуру (особи принимаются равноценными), но средний коэффициент размножения определяется довольно легко.

Этот подход целесообразно использовать при определении продукции и удельной продукции для таких периодов времени, которые превышают продолжительность жизни одного поколения. У долгоживущих видов могут наблюдаться периоды, в течение которых популяция состоит из взрослых нерастущих особей либо их быстрорастущей молодежи, что сильно отражается на P и C . Чем больше рассматриваемый период по сравнению с индивидуальной продолжительностью жизни, тем точнее средний коэффициент размножения характеризует динамику численности популяции. При изучении популяций со сложными жизненными циклами и возрастной структурой очень трудно бывает определить средний коэффициент размножения (Заика, 1972), а следовательно, нецелесообразно пользоваться вышеописанным подходом.

Для простейшей популяции, состоящей из одной генерации, соматическую и генеративную продукцию за период времени T можно определить по следующей формуле:

$$p = \int_0^T \frac{\partial W}{\partial t} N(t) dt \quad (6.18)$$

или по убыли животных:

$$p = \int_0^T \frac{\partial N}{\partial t} W(t) dt . \quad (6.19)$$

При расчете продукции по уравнению (6.18) необходимо помнить, что в нем не учитываются выделения метаболитов и экзувальной продукции, а генеративная продукция входит в прирост в виде массы отрожденной молодежи. При расчетах продукции для популяций со сложной возрастной структурой необходимо учитывать возрастные группы. В простейшем случае, когда популяция состоит из нескольких возрастных групп и размножается один раз в течение года, ее продукция находится суммированием продукции у каждой возрастной группы, найденной по уравнению (6.18).

Исходя из уравнения (6.18) при описании убыли численности функцией $N(t)=f_1(t)$, а изменение массы тела — $W(t)=f_2(t)$ продукция выразится следующим образом:

$$P = \int_0^T f_1(t) f_2'(t) dt, \quad (6.20)$$

где $f_2'(t)$ — производная функции $f_2(t)$. Суммарная биомасса за время T жизни когорты равна

$$B = \int_0^T f_1(t) f_2(t) dt, \quad (6.21)$$

где $0 < t < T$. Продукция и биомасса в единицу времени находятся по уравнениям:

$$\begin{aligned} \bar{P} &= \frac{P}{T} = \frac{1}{T} \int_0^T f_1(t) f_2'(t) dt, \\ \bar{B} &= \frac{B}{T} = \frac{1}{T} \int_0^T f_1(t) f_2(t) dt. \end{aligned} \quad (6.22)$$

Исходя из этих уравнений, легко получить удельную продукцию (для этого достаточно разделить первое уравнение на второе). Для определения годового P/B коэффициента необходимо этот показатель увеличить в такое число раз, сколько содержится временных единиц в году.

Подставляя в уравнения (6.20–6.22) различные функции роста и убыли численности можно получить аналитические выражения продукции и P/B коэффициента. Решения основных типов уравнений, используемых в практике биологических исследований, приведены в работе В.И. Дулепова (1995). Например, описывая убыль численности и рост экспоненциальными зависимостями:

$$N(t) = N_0 e^{-zt}, \quad (6.23)$$

$$W(t) = W_0 e^{kt}, \quad (6.24)$$

где Z — показатель мгновенной смертности, N_0 — начальная численность, k — коэффициент удельной скорости роста, получим величину P/B коэффициента равную k , а продукцию:

$$P = \frac{k \cdot N_0 \cdot W_0}{k - z} \left[(k - z)^{-k} - 1 \right]. \quad (6.25)$$

При логистическом росте

$$W(t) = w_{\infty} (1 - e^{-kt}) \quad (6.26)$$

и экспоненциальной убыли когорты: $P/B = z$, продукция равна:

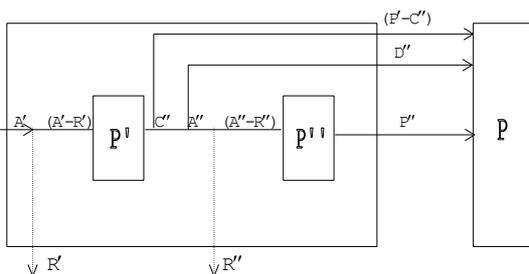
$$P = \frac{k \cdot w_{\infty} \cdot N_0}{z + k} (1 - e^{-k(z+k)T}). \quad (6.27)$$

Таким образом, рассматривая продукцию как динамическую величину, для формализации продукционного процесса в популяции в первую очередь необходимо знать ее структуру, состав возрастных групп и их численность.

6.1.3. Продукция сообществ и экосистем

Выше мы рассмотрели расчет продукции популяций. Продукцию же сообществ и экологических систем, состоящих из нескольких трофических уровней, нельзя рассматривать как сумму продукций всех популяций, что связано с пищевыми взаимодействиями. Если же система состоит из одного трофического уровня, то его продукция равна сумме продукций популяций, входящих в эту систему.

Понятие продукция сообществ, состоящих из двух и более трофических уровней, разрабатывали Г.Г. Винберг (1936), Э.А. Шушкина (1966), а затем эти исследования обобщил В.Е. Заика (1972). Рассматривая продукцию сообществ, состоящих из двух трофических уровней, он предложил следующую схему расчета (рис. 6.1).



P – продукция системы, P', P'' – 1,2-го уровней, R', R'' – траты на обмен 1,2-го уровней, A', A'' – ассимилированная энергия 1,2-го уровней, C'' – рацион второго уровня, D'' – неусвоенная часть рациона C''

Рис. 6.1. Схема определения продукции в системе из двух трофических уровней

Продукция системы из двух трофических уровней равна

$$P = A' - R' - R'' \tag{6.28}$$

Э.А. Шушкина предложила для расчета такой системы уравнение

$$P = P' + P'' - I'' \tag{6.29}$$

где I'' – усвоенная часть рациона второго уровня.

В этом уравнении не учтено то обстоятельство, что D'' также является компонентом продукции данной системы. Поэтому правильной писать уравнение (6.29) следующим образом:

$$P = P' + P'' - A'' \tag{6.30}$$

Тогда общее уравнение продукции биосистемы из n уровней примет вид:

$$P = P' + P'' + \dots + P^n - A' - A'' - \dots - A^n. \quad (6.31)$$

Г.Г. Винберг предложил рассматривать продуктивность водоема в соотношении двух противоположно направленных процессов: первичной продукции и деструкции (которую можно рассматривать как суммарное потребление энергии населением водоема). При нулевом балансе в системе из n уровней первичная продукция равна трате организмов на дыхание. Это можно выразить соотношением:

$$A' = R' + R'' + \dots + R^n, \quad (6.32)$$

где A' – ассимиляция первичных продуцентов (или так называемая валовая первичная продукция), R', R'', \dots, R^n – траты последовательных трофических уровней от 1 до n .

Применительно к системе из n трофических уровней уравнение продукции системы примет вид:

$$P = A' - R' - R'' - \dots - R^n. \quad (6.33)$$

Для идеализированной ситуации, которая, как описано выше, характеризуется нулевым балансом, с учетом (6.32), продукция системы равна нулю.

Г.Г. Винберг (1936) анализирует условия, при которых баланс органических веществ в водоеме может быть положительным или отрицательным. Оценка продукции в этих случаях усложняется. Если при возникновении отрицательного баланса продукция водоема оценивается по уравнению (6.33), то величина A' не должна определяться только как валовая первичная продукция, поскольку отрицательный баланс может наблюдаться в ситуациях, когда аллохтонные органические соединения поступают к консументам, минуя продуценты.

При обсуждении продуктивности сообществ и экосистем используются различные показатели, характеризующие ту или иную сторону процессов, протекающих в сложных системах. Они не всегда совпадают с продукционными, используемыми при изучении популяции. Важной характеристикой сложного сообщества является пирамида продукции и удельных продукций. Есть и такой показатель, как отношение первичной продукции к суммарным тратам всех уровней (Одум, 1968). При анализе сукцессионных изменений в сообществах Р. Маргалеф (Margalef, 1960) в качестве показателя продуктивности использовал отношение первичной продукции к биомассе всего сообщества.

Таким образом, понятие «продукция», применительно к различным типам систем, приобретает своеобразное конкретное выражение, не изменяя основного смысла, соответствующего определению.

6.2. Методы оценки сложности структуры и сходства сообществ и экосистем

Главным условием научного сравнения любых объектов является обеспечение их сопоставимости в той мере и в такой форме, которые диктуются задачами исследования. Применительно к сравнению фаун и флор обеспечение их биолого-статической сопоставимости означает создание условий для корректного сравнения биологических показателей на основе одновременного соблюдения статистических и эколого-географических требований.

Исторически сложилось так, что большинство фауно-флористических работ, содержащих важный фактический материал, затрагивает территории, весьма неравноценные либо по своим размерам, либо по принципу их выделения. Это обстоятельство, не снижая познавательной ценности таких сводок, сильно затрудняет сравнение самих фаун и флор и выявление закономерностей изменчивости данных показателей. Поэтому проблема достижения биолого-статической сопоставимости фауно-флористического состава имеет важное значение.

Вопросы сравнительного изучения количественных характеристик, в частности видового богатства сообществ, привлекали внимание исследователей уже в первой половине 19-го века.

В результате исследований были определены наиболее общие и основополагающие принципы количественного определения видового состава сообществ, обеспечивающие их сопоставимость. Они формулируются следующим образом:

- 1) приблизительное равенство площадей сравниваемых территорий;
- 2) ограниченный размер этих территорий;
- 3) высокая степень их фауно-флористической изученности.

По поводу первого принципа надо подчеркнуть, что на практике речь может идти, действительно, лишь о приблизительном равенстве сравниваемых территорий. Излишне жесткие в этом отношении требования технически трудно выполнимы и биологически мало оправданы, так как лишают возможности сравнения достаточно равноценных в географическом отношении территорий. Более того, при решении частных задач биологически правомерными могут быть сравнения, сильно отличающиеся по своему объему сообщества.

Необходимо также отметить, что разные фауно-флористические показатели неодинаково тесно связаны с занимаемой ими площадью и общим числом свойственных ей таксонов и, следовательно, в разной степени чувствительны к разнице объемов сравниваемых территорий.

Мало кто из исследователей задавался целью изучения видового состава одинаковых по своей площади участков. Именно поэтому имели

место попытки пересчета количества видов на единицу площади. Таким путем пытались устранить влияние размера территории на число видов и получить сопоставимые коэффициенты видового богатства.

Однако операция пересчета числа видов на единицу площади имеет биологический смысл лишь тогда, когда изменение видового богатства при наращивании территории в пределах данного района происходит равномерно и одинаково во всех его частях. В противном случае полученный для района коэффициент оказывается абстрактной средней величиной, резко отличающейся от коэффициентов, свойственных средним частям того же района. Ясно, что в таких условиях сравнение средних показателей разновеликих районов создают «иллюзию осмысленности расчета», ибо простое разделение большого района на части, близкие по размеру меньшему району, может привести к совершенно другим выводам о степени их сходства.

Учитывая, что число видов зависит не только от площади, но и от многих других (климатических, физико-географических, исторических) факторов некоторые исследователи обратились к методам множественной регрессии. Следует, однако, заметить, что как при простом пересчете числа видов на единицу площади, так и в случае регрессионного анализа факторов, влияющих на число видов в сильно отличающихся по своей площади флорах и фаунах, биологический смысл сравнения полученных показателей недостаточно ясен, так как фактически сравниваются несопоставимые по своему рангу площади или подразделения флоры и фауны.

Определенные возможности для произвольного истолкования составляет и второй из перечисленных ранее принципов – ограниченный размер сравниваемых территорий: разные исследователи отдают предпочтение разным по площади эталонным участкам местности.

Можно признать, что формально-статистическая равноценность флор и фаун достигается путем сравнения топографически равных территорий или путем пересчета числа видов на единицу площади. Однако эти условия сами по себе не обеспечивают сопоставимость фаун и флор в эколого-географическом отношении, если, конечно, не исходить из крайних представлений о фауно-флористическом континууме. Их сообщества одновременно непрерывны и дискретны (иначе мы не могли бы подразделять их на категории различного ранга). Поэтому, если добиваться сравнения участков строго определенной площади или приведенных к единице площади количественных показателей, не обуславливая правомерность такого действия соображениями биологического характера, то при любой самой точной обработке данных эта процедура

останется сравнением безликих площадей или абстрактных цифр, а не реально существующих в природе подразделений флоры и фауны.

Правильнее стремиться к прямому сравнению фауно-флористических категорий одинакового ранга, биологическая сопоставимость которых, невзирая на некоторую (в пределах разумно допустимого) разницу в площадях, обеспечена их одинаковым положением в системе фауно-флористической иерархии. Конечно, при этом нельзя пренебрегать статистической стороной дела (именно поэтому мы и говорим о двойном условии биолого-статистической сопоставимости) и сравнивать слишком разновеликие категории, даже если их ранг одинаков.

Указанному условию наилучшим образом соответствует представление о конкретной (элементарной) фауно-флористической составляющей, являющейся низшим фауно-флористическим подразделением.

6.2.1. Информационные индексы сложности систематической структуры сообществ

Рассмотрим методы оценки степени сходства полных видовых спектров сообщества. Для этого необходимо внести понятие о сложности систематической структуры, которое включает в себя как уровень видового богатства (число таксонов того или иного ранга), так и степень выравнивания распределения таксонов низшего ранга по таксонам высшего ранга. Иначе говоря, «сложность систематической структуры» мы будем рассматривать как функцию видового богатства и выравнивания распределения.

В геоботанике и экологии уже применяются показатели, учитывающие признаки, аналогичные тем, которые входят в состав сформулированного выше понятия. Речь идет об использовании в интересующих нас целях одной из информационных мер разнообразия – известной функции Шеннона – Уивера (или H -функции), имеющей вид

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i, \quad (6.34)$$

причем применительно к рассматриваемой ситуации, за вероятность p_i принимается наблюдаемая встречаемость данного числа таксонов низшего ранга в составе каждого таксона высшего ранга, т.е.

$$p_i = \frac{n_i}{n}, \quad (6.35)$$

где n_i – число таксонов низшего ранга в составе таксонов высшего ранга; n – общее число таксонов низшего ранга во флоре. Для расчета H -функции можно использовать логарифмы с любым основанием, но для удобства рекомендуем пользоваться логарифмами с основанием 2.

Теоретически H -функция принимает максимальное значение тогда, когда имеет место полная выравненность распределения, что соответствует наибольшей сложности систематической структуры (все семейства флоры содержат одинаковое число видов). Для каждого числа таксонов высшего ранга, свойственных данной флоре, существует свое значение H_{max} , достигаемое при равномерном распределении любого числа таксонов низшего ранга. Короче говоря, значение H_{max} зависит от числа таксонов высшего ранга и математически определяется формулой $H_{max} = \log_2 N$, где N – число таксонов высшего ранга. Отношение

$$H' = \frac{H}{H_{max}}, \quad (6.36)$$

в известной мере может служить показателем приближения распределения к максимальной выравненности. Значение $H=0$ практически не имеет смысла, ибо при этом все виды должны были бы относиться к одному семейству (или роду). Минимальное значение H -функции следует определять по формуле

$$H_{min} = \frac{1}{n} [\log_2 n - (n - N + 1) \log_2 (n - N + 1)], \quad (6.37)$$

где n – число таксонов низшего, а N – высшего ранга. Эта формула соответствует тому крайнему случаю, когда, например, одно семейство содержит $n - N + 1$ видов, а все остальные $N - 1$ семейств – по одному виду каждое. Таким образом, чем «контрастнее» распределение, тем меньшее значение принимает H -функция.

Итак, H -функцию можно считать показателем сложности систематической структуры флор, отражающей как уровень флористического богатства, так и степень выравненности распределения таксонов низшего ранга по таксонам высшего ранга.

Для сравнения этих показателей, рассчитанных для двух флор, можно использовать t -критерий Стьюдента:

$$t = \frac{H_1 - H_2}{\sqrt{\text{var} H_1 + \text{var} H_2}}, \quad (6.38)$$

где $\text{var} H_1$ и $\text{var} H_2$ – дисперсии H , получаемые по формуле

$$\text{var} H = \frac{1}{N} (\sum p_i \cdot \log_2^2 p_i - H^2). \quad (6.39)$$

Значимость различий оценивается при числе степеней свободы

$$v = \frac{(\text{var} H_1 + \text{var} H_2)^2}{\frac{\text{var} H_1^2}{N_1} + \frac{\text{var} H_2^2}{N_2}}, \quad (6.40)$$

где H_1 и H_2 – функции, рассчитанные для первой и второй флор; $\text{var}H_1$ и $\text{var}H_2$ – их дисперсии; N_1 и N_2 – число таксонов более высокого ранга в первой и второй флорах.

Перейдем к рассмотрению фактического примера сравнения полных флористических спектров посредством интересующей нас методики. Исходным материалом послужили литературные данные о видовом составе четырех конкретных флор, расположенных в разных природных зонах и образующих широтный ряд в направлении с севера на юг (Шмидт, 1984):

1. Окрестности бухты Марии Прончищевой – северо-восточный Таймыр, Арктическая флористическая область, подзона арктических тундр.

2. Окрестности поселка Шойна – полуостров Канин, граница между Арктической и Бореальной флористическими областями, подзона кустарниковых тундр.

3. Окрестности поселка Кривые Озера – Архангельская область, Бореальная флористическая область, подзона северной тайги.

4. Окрестности поселка Любытино – Новгородская область, Среднеевропейская флористическая область, подзона южной тайги.

Как видно из табл. 6.2, число видов S , родов G и семейств F по мере продвижения от самой северной к самой южной конкретной флоре увеличивается в несколько раз, и все флоры достаточно сильно отличаются друг от друга по этим показателям. Распределение таксонов более низкого ранга по таксонам более высокого ранга в конкретных флорах показано в табл. 6.3.

Таблица 6.2

Число таксонов в конкретных флорах

Флоры	Число		
	видов	родов	семейств
Б. Марии Прончищевой	96	47	17
Шойна	230	137	55
Кривые озера	435	215	65
Любытино	538	296	86

Таблица 6.3

Распределение числа таксонов более низкого ранга (n_i) по таксонам более высокого ранга в конкретных флорах

n_i	Число семейств с n_i видами				Число семейств с n_i родами				Число родов с n_i видами			
	Б. Марии Прончищевой	Шойна	Кривые озера	Любытино	Б. Марии Прончищевой	Шойна	Кривые озера	Любытино	Б. Марии Прончищевой	Шойна	Кривые озера	Любытино
1	2	20	19	29	4	32	36	45	27	94	137	206
2	3	13	14	17	8	11	10	19	12	27	39	35
3	4	5	7	5	2	1	4	3	4	5	11	22
4	2	1	—	8	—	1	1	4	1	4	11	13
5	1	5	4	6	2	6	3	2	—	4	5	7
6	—	2	2	1	—	—	1	2	1	1	4	5
7	1	—	3	3	—	1	1	2	—	—	2	3
8	—	—	2	1	—	1	3	—	—	—	2	2
9	—	5	1	1	—	—	1	—	—	1	1	1
10	—	—	2	1	—	—	—	1	1	—	—	1
11	1	—	1	2	1	—	2	1	—	—	—	—
12	—	—	—	1	—	—	1	2	—	—	1	—
13	—	1	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—
14	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
15	1	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—
16	1	—	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—
17	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
18	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—
19	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	1
21	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
23	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
25	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—
26	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
27	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
29	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
32	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
34	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
36	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
49	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
62	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

Для каждой из сравниваемых флор были рассчитаны следующие информационные индексы: H_{SF} – показатель сложности структуры семейств по числу видов, H_{GF} – показатель сложности структуры семейств по числу родов и H_{GS} – показатель сложности структуры родов по числу видов. Порядок расчета величин H и их дисперсий $\text{var}H$ показан в табл. 6.4.

Таблица 6.4

Алгоритм для расчета H-функций и их дисперсий на примере флористического спектра структуры семейств по числу видов во флоре окрестностей б. Марии Прончищевой

Число видов в семействе n_i	Число семейств с n_i видами, N_i	$p_i = \frac{n_i}{n}$	Расчет H_{SF}			Расчет $\text{var} H_{SF}$		
			$-p_i \log_2 p_i$	$N_i(-p_i \log_2 p_i)$	$\log_2 p_i$	$\log^2 p_i$	$-p_i \log^2 p_i$	$N_i(p_i \log^2 p_i)$
1	2	0,0104	0,0685	0,1370	6,5865	43,3825	0,4512	0,9024
2	3	0,0208	0,1162	0,3486	5,5865	31,2094	0,6492	1,9475
3	4	0,0312	0,1561	0,6244	5,0032	25,0321	0,7810	3,1240
4	2	0,0417	0,1913	0,3826	4,5875	21,0454	0,8776	1,7552
5	1	0,0521	0,2221	0,2221	4,2630	18,1728	0,9468	0,9468
7	1	0,0729	0,2754	0,2754	3,7778	14,2716	1,0404	1,0404
11	1	0,1146	0,3581	0,3581	3,1249	9,7643	1,1190	1,1190
14	1	0,1458	0,4050	0,4050	2,7778	7,7160	1,1250	1,1250
15	1	0,1562	0,4184	0,4184	2,6786	7,1750	1,1207	1,1207
16	1	0,1667	0,4309	0,4309	2,5849	6,6816	1,1138	1,1138
$n=96$	$N=17$	–	–	$H_{SF}=3,6025$	–	–	–	$\Sigma=14,1948$

Примечание. После расчетов, выполненных в этой таблице, дисперсия показателя H_{SF} находится по формуле $\text{var}H_{SF}=1/17 (14,1948-3,6025^2)=0,0716$.

Рассчитанные показатели сведены в табл.6.5. Значения t -критерия Стьюдента с соответствующими числами степеней свободы, необходимые для оценки достоверности различий H -функций, приведены в табл. 6.6.

Таблица 6.5

Информационные показатели сложности систематической структуры изученных конкретных флор, пределы их изменчивости и дисперсии

Флоры	Индексы	H	H_{max}	H_{min}	$H' = \frac{H}{H_{max}}$	$\text{var} H$
		3	4	5	6	7
Бухта Марии Прончищевой	H_{SF}	3,6025	4,0877	1,3169	0,8813	0,0716
	H_{GF}	3,7095	4,0877	2,2871	0,9075	0,0702
	H_{SG}	5,0402	5,5551	3,6459	0,9073	0,0384

1	2	3	4	5	6	7
Шойна	H_{SF}	4,9838	5,7821	2,1376	0,8619	0,0406
	H_{GF}	5,1210	5,7821	3,0964	0,8857	0,0378
	H_{SG}	6,6674	7,0987	5,1671	0,9392	0,0126
Кривые Озера	H_{SF}	5,0375	6,0229	1,4855	0,8364	0,0373
	H_{GF}	5,1049	6,0229	2,6646	0,8476	0,0370
	H_{SG}	7,1748	7,7488	4,8088	0,9259	0,0095
Любытино	H_{SF}	5,3468	6,4259	1,6423	0,8321	0,0322
	H_{GF}	5,4566	6,4259	2,7058	0,8492	0,0610
	H_{SG}	7,7985	8,2103	5,4927	0,9498	0,0036

Из полученных данных можно сделать следующие основные выводы:

1. Информационные индексы довольно удачно отражают сложность систематической структуры флор, принимая наименьшие значения у наиболее бедной таксонами конкретной флоры окрестностей бухты Марии Прончищевой, обладающей меньшей выравненностью распределения таксонов низшего ранга по таксонам высшего ранга (табл. 6.2, 6.3, 6.5). По мере продвижения к югу значения индексов последовательно возрастают и оказываются наибольшими для самой южной и наиболее богатой таксонами флоры окрестностей пос. Любытино, которая характеризуется и большей выравненностью флористических спектров.

2. Пределы изменчивости информационных индексов (табл. 6.5) расширяются и сдвигаются в большую сторону также в направлении с севера на юг. В том же порядке уменьшаются дисперсии индексов H_{SF} и H_{SG} , но дисперсия $\text{var}H_{GF}$ ведет себя более неопределенно и закономерность ее изменения в географическом аспекте нуждается в дальнейшем изучении.

3. По значениям индексов H_{SF} и H_{GF} арктическая флора окрестностей бухты М. Прончищевой достоверно отличается от всех других флор (табл. 6.6). Это связано не только с естественной обедненностью таксономического состава этой флоры, но и с существенными отличиями ее флористических спектров. Например, в число пяти ведущих по числу видов семейств этой флоры входят сем. *Brassicaceae* (1-ое место) и сем. *Saxifragaceae* (3-е место), не попадающие в пятерку наиболее крупных семейств во всех остальных флорах. Напротив, сем. *Asteraceae* и *Supperaceae*, занимающие 1–3 места в других флорах, не попадают здесь в ведущую пятерку.

4. Остальные флоры (Шойна, Кривые Озера, Любытино) по значениям информационных индексов H_{SF} и H_{GF} достоверно друг от друга не отличаются (табл. 6.6). Обусловлено это, прежде всего, незначительными различиями состава их флористических спектров. Однако более се-

верная из них флора окрестностей пос. Шойна несколько отличается порядком расположения ведущих семейств и значительно беднее видовым составом, что находит свое выражение в значениях упомянутых индексов (табл. 6.5). Что же касается конкретных флор окрестностей пос. Кривые Озера и Любытино, то их флористические спектры наиболее сходны. Так, первые четыре места по числу видов в обеих флорах в одинаковом порядке занимают семейства *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae* и *Rosaceae*. Эти же флоры менее других отличаются друг от друга показателями флористического богатства (табл. 6.2). Сказанному соответствуют и наиболее близкие значения индексов H_{SF} и H_{GF} , рассчитанные для этих флор (табл.6.5).

По значениям информационного индекса H_{SG} все четыре флоры достоверно отличаются друг от друга (табл. 6.6). По-видимому это свидетельствует о большей оригинальности родового флористического спектра по сравнению со спектрами семейств. Возможно, что этот показатель несет больше информации об индивидуальных особенностях флор, связанных с историей флорогенеза на той или иной территории.

Таблица 6.6

Оценка достоверности различия H-функций с помощью t-критерия Стьюдента

Флоры	1	2	3	4
Сравнение H_{SF}				
1. Б. М. Прончищевой	–	38	37	34
2. Шойна	4,12	–	118	126
3. Кривые Озера	4,35	0,19*	–	145
4. Любытино	5,41	1,35*	1,17*	–
Сравнение H_{GF}				
1. Б. М. Прончищевой	–	37	37	52
2. Шойна	4,30	–	119	141
3. Кривые Озера	4,26	0,06*	–	150
4. Любытино	4,82	1,07*	1,12*	–
Сравнение H_{SG}				
1. Б. М. Прончищевой	–	80	72	56
2. Шойна	7,21	–	325	238
3. Кривые Озера	9,75	3,41	–	430
4. Любытино	13,46	8,89	5,45	–

Примечание. Слева от диагонали помещены рассчитанные значения t -критерия, справа – соответствующие числа степеней свободы. Случаи недостоверного различия H -функций при 0,1% -ном уровне существенности помечены звездочкой.

6.2.2. Коэффициенты сходства систематического состава сообществ (фауно-флористических списков)

Таких коэффициентов, многие из которых находят широкое применение в геоботанике и зоогеографии, существует несколько. В.И. Василевичем (1969) показано, что каждый из них имеет свои преимущества и недостатки, а цифры, получаемые с их помощью, несопоставимы, т.к. математическая основа этих коэффициентов различна. Мы остановимся на рассмотрении только некоторых коэффициентов¹, заслуживающих наибольшего внимания при сравнении фаун и флор.

Все коэффициенты сходства прямо или косвенно включают в себя число таксонов (будем говорить о видах) в сравниваемых списках. Поскольку число видов зависит от площади, то и в данном случае следует придерживаться принципа приблизительного равенства территорий.

Одним из наиболее простых и понятных показателей фауно-флористического сходства является коэффициент Жаккара, предложенный им в 1901 г.:

$$K_j = \frac{c}{a+b-c}, \quad (6.41)$$

где a – число видов в одном сообществе; b – число видов в другой флоре; c – число видов, общих для двух сообществ. Пределы этого коэффициента от 0 до 1, причем $K_j = 1$ означает полное сходство сообществ (абсолютное совпадение списков), а $K_j = 0$ означает, что они не имеют ни одного общего вида.

Более употребительной, особенно в геоботанике, является в настоящее время другая формула, называемая иногда коэффициентом Сёренсена, но открытая еще в 1913 г. Чекановским, почему правильнее называть ее коэффициентом Сёренсена-Чекановского:

$$K_{sc} = \frac{2c}{a+b}, \quad (6.42)$$

где обозначения и пределы те же самые, что и в формуле Жаккара.

Далее следует упомянуть предложенную в 1940 г. Экманом «зоо-географическую формулу»

$$\mathcal{E} = \frac{A+B}{C}, \quad (6.43)$$

¹ Все они пригодны для анализа как видового, так и родового сходства фаун и флор, а также для сравнения флор по географическим элементам. Для краткости изложения мы будем везде говорить о сравнении видового состава.

где A – число видов, встречающихся, например, в первой флоре, но отсутствующих во второй; B – число видов, встречающихся во второй флоре, но отсутствующих в первой; C – число видов, встречающихся в обеих флорах. Неудобство этого коэффициента состоит в том, что при полном сходстве двух флор или фаун он имеет своим нижним пределом 0, но не имеет верхнего предела, т.к. зависит от числа видов во флорах.

Стугрен и Радулеску в 1961 г. попытались освободить формулу Экмана от ее основного недостатка – отсутствия верхнего предела – и предложили свой коэффициент

$$\rho_{sr} = \frac{X + Y - Z}{X + Y + Z}, \quad (6.44)$$

где обозначения X, Y, Z соответствуют обозначениям A, B и C в формуле Экмана. Данный коэффициент обладает следующей особенностью: варьируя в пределах от -1 до $+1$, он в пределах от -1 до 0 указывает на сходство, а в пределах от 0 до $+1$ – на различие (дискриминацию) флор. Следовательно, если при сравнении серии флор все полученные значения $\rho_{sr} < 0$, то за меру сходства можно брать абсолютные значения коэффициента.

Более сложен показатель Престона, предложенный им в 1962 г.:

$$N_{a+b}^{\frac{1}{z}} = N_a^{\frac{1}{z}} + N_b^{\frac{1}{z}}, \quad (6.45)$$

где N_a и N_b – число видов в первой и второй флорах; N_{a+b} – общее число видов в двух флорах (т.е. число видов в объединенном списке); z – константа, выведенная Престоном для логарифмически нормального распределения. Поскольку значения N_a , N_b и N_{a+b} находятся при составлении флористических списков, то вся задача сводится к нахождению величины z , которая варьирует от 0 до 1 .

Престон показал, что при $z=0,27$ флоры (фауны) статистически однородны. Чем меньше эмпирическое значение z относительно критической величины $0,27$, тем однороднее флоры, чем больше – тем сильнее их различие. Поэтому величина z может считаться мерой различия, а величина $1-z$ – мерой сходства двух флор. При пользовании этим коэффициентом достаточно подсчитать

$$\frac{N_a}{N_{a+b}} \text{ и } \frac{N_b}{N_{a+b}}, \quad (6.46)$$

после чего величину z находят по специальной таблице (Старобогатов, 1970).

В.И. Василевич для измерения степени различия флористических списков двух растительных сообществ предложил использовать «рас-

стояние» между ними в двумерной системе координат, задаваемое формулой

$$D = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}, \quad (6.47)$$

где x_1 и x_2 – значения одного, а y_1 и y_2 – другого геоботанического признака в двух описаниях. Если учитывается только один признак (наличие или отсутствие вида в описании), то подкоренное выражение в приведенной выше формуле представляет собой просто число видов, по которому описания различаются. Применительно к сравнению флор это означает, что

$$D = \sqrt{a + b - 2c}, \quad (6.48)$$

где a – число видов в одной флоре; b – число видов в другой флоре; c – число общих для двух флор видов. Нижним пределом этого показателя служит 0, означающий полное совпадение двух флористических списков, а верхний предел зависит от числа видов во флорах, что вызывает некоторое неудобство при использовании данного коэффициента в его «чистом» виде.

Можно предложить следующее. Максимальное различие достигается в том случае, когда флоры не совпадают ни по одному виду:

$$D_{max} = \sqrt{a + b}. \quad (6.49)$$

Если теперь значение D выразить в долях от D_{max} и отнять от единицы, то мы получим меру сходства двух флор в виде выражения

$$D' = 1 - \frac{D}{D_{max}} = 1 - \frac{\sqrt{a + b - 2c}}{\sqrt{a + b}} = 1 - \sqrt{1 - \frac{2c}{a + b}}. \quad (6.50)$$

Эту величину, варьирующую в пределах от 0 до 1, значительно удобнее использовать для дальнейших сопоставлений при сравнении флор.

Возникает естественный вопрос: каким же из рассмотренных коэффициентов сходства предпочтительнее пользоваться при сравнении флористических списков? В категорической форме на этот вопрос в настоящее время ответить трудно. Рассмотрим, однако, конкретный пример, касающийся сравнения 7 флористических районов, выделенных на территории Псковской области (Шмидт, 1984).

Исходные данные для расчета коэффициентов сходства между флорами этих районов приведены в табл. 6.7, а сами коэффициенты – в табл. 6.8–6.10.

Таблица 6.7

Число общих видов (с) и численность суммарного видового списка (d) для флористических районов Псковской области

Показатели и номера районов		d						
		1	2	3	4	5	6	7
c	1	853	1043	880	866	907	937	942
	2	813	1003	1021	1012	1027	1050	1054
	3	689	698	716	749	821	865	861
	4	673	677	653	686	809	860	855
	5	720	750	669	651	774	881	881
	6	757	794	692	667	734	841	930
	7	749	787	693	669	731	749	838

Примечание. По диагонали выделены числа видов в каждом районе.

Несмотря на то, что коэффициенты различны по своей величине, на их основе (за исключением коэффициента Престона) получаются совершенно одинаковые дендриты и корреляционные плеяды (рис. 6.2), что свидетельствует о допустимости применения любого из них. Однако разрешающая способность коэффициентов неодинакова, в чем можно убедиться, сопоставив разницу их максимальных значений в табл. 6.8–6.10. По всей видимости, наибольшим дифференцирующим свойством обладает коэффициент Стургена-Радулеску (указанная разница в нашем примере составляет 0,40), которому и можно отдать предпочтение при сравнении серии весьма близких флор, когда все значения этого показателя заведомо меньше нуля.

Адекватным этому коэффициенту (отличающимся только масштабом) является линейно связанный с ним коэффициент Жаккара. С точки зрения теории множеств, именно коэффициент Жаккара обладает наибольшей математической корректностью (Шмидт, 1984). Применение коэффициента Сёренсена-Чекановского оправдывается опытом, но не имеет каких-либо преимуществ перед коэффициентом Жаккара. Что же касается показателя Престона, то по сравнению с другими коэффициентами он обладает слабыми дифференцирующими возможностями (диапазон его варьирования в табл. 6.10 составляет всего 0,08) и не может быть рекомендован к использованию при сравнении близких по составу флор.

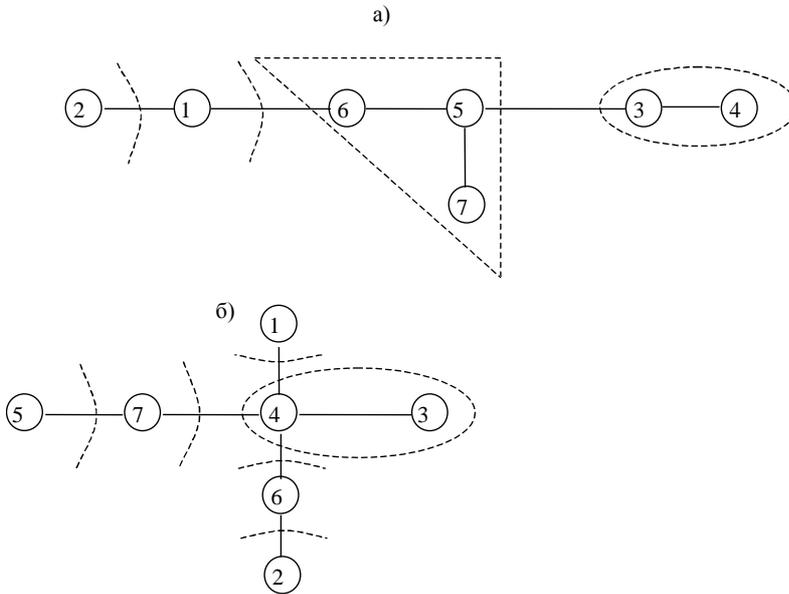


Рис. 6.2. Дендриты и корреляционные плеяды, отражающие степень сходства видового состава флористических районов Псковской области:
 а) на основе использования коэффициентов Жаккара, Сёренсена-Чекановского, Экмана, Стургена-Радулеску и Василевича; б) на основе показателя Престона.
 1–7 – флористические районы

Поскольку рассматриваемые коэффициенты несопоставимы, но используются разными авторами, возникает вопрос о возможности их перевода друг в друга. Было показано (Шмидт, 1984), что уравнение связи между интересующими нас коэффициентами имеет вид

$$\frac{1}{K_j} + 1 = \frac{2}{K_{sc}} = \vartheta + 2 = \frac{2}{1 - \rho_{sr}} + 1 = \frac{2}{1 - (1 - D')^2}, \quad (6.51)$$

откуда легко получить точные формулы для перевода одних коэффициентов в другие:

$$K_j = \frac{K_{sc}}{2 - K_{sc}} = \frac{1}{\vartheta + 1} = \frac{1 - \rho_{sr}}{2} = \frac{1 - (1 - D')^2}{1 + (1 - D')^2}; \quad (6.52)$$

$$K_{sc} = \frac{2K_j}{1 + K_j} = \frac{2}{\vartheta + 2} = \frac{2(1 - \rho_{sr})}{3 - \rho_{sr}} = 1 - (1 - D')^2;$$

$$\Theta = \frac{1-K_j}{K_j} = \frac{2(1-K_{sc})}{K_{sc}} = \frac{1+\rho_{sr}}{1-\rho_{sr}} = \frac{2(1-D')^2}{1-(1-D')^2};$$

$$\rho_{sr} = 1 - 2K_j = \frac{\Theta - 1}{\Theta + 1} = \frac{2 - 3K_{sc}}{2 - K_{sc}} = \frac{1 - 3(1-D')^2}{1 + (1-D')^2};$$

$$D' = 1 - \sqrt{\frac{1-K_j}{1+K_j}} = 1 - \sqrt{1-K_{sc}} = 1 - \sqrt{\frac{\Theta}{\Theta+2}} = 1 - \sqrt{\frac{1+\rho_{sr}}{3-\rho_{sr}}}.$$

Из этих формул видно также, что связь между всеми коэффициентами сходства, кроме K_j и ρ_{sr} , является нелинейной.

Таблица 6.8

Коэффициенты сходства Жаккара (K_j) и Сёренсена-Чекановского (K_{sc}), рассчитанные для флористических районов Псковской области

Показатели и номера районов		K_j						
		1	2	3	4	5	6	7
K_{sc}	1	–	0,78	0,78	0,78	0,79	0,81	0,80
	2	0,88	–	0,68	0,67	0,73	0,76	0,75
	3	0,88	0,81	–	0,87	0,81	0,80	0,80
	4	0,87	0,80	0,93	–	0,80	0,78	0,78
	5	0,89	0,84	0,90	0,89	–	0,83	0,83
	6	0,89	0,86	0,89	0,87	0,91	–	0,81
	7	0,89	0,85	0,89	0,88	0,91	0,89	–

Таблица 6.9

Коэффициенты сходства Экмана (1- Θ) и Стюгрена-Радулеску (ρ_{sr}), рассчитанные для флористических районов Псковской области

Показатели и номера районов		1- Θ						
		1	2	3	4	5	6	7
ρ_{sr}	1	–	0,72	0,72	0,71	0,74	0,76	0,74
	2	0,56	–	0,54	0,51	0,63	0,68	0,66
	3	0,57	0,37	–	0,85	0,77	0,75	0,76
	4	0,55	0,34	0,74	–	0,76	0,71	0,72
	5	0,59	0,46	0,63	0,61	–	0,80	0,79
	6	0,62	0,51	0,60	0,55	0,67	–	0,76
	7	0,59	0,49	0,61	0,56	0,66	0,61	–

Таблица 6.10

**Коэффициенты Престона (1-z) и расстояние Василевича (D'),
рассчитанные для флористических районов Псковской области**

Показатели и номера районов		D'						
		1	2	3	4	5	6	7
1-z	1	–	64,8	65,1	64,6	66,1	67,4	66,2
	2	0,86	–	56,7	55,5	60,5	62,9	61,9
	3	0,87	0,83	–	73,8	68,1	66,6	67,1
	4	0,88	0,85	0,91	–	67,1	64,5	65,1
	5	0,85	0,86	0,86	0,87	–	69,8	69,5
	6	0,86	0,85	0,87	0,88	0,88	–	67,2
	7	0,84	0,83	0,88	0,88	0,88	0,85	–

В заключение раздела следует напомнить, что все перечисленные коэффициенты сходства, базирующиеся на абсолютном числе видов в сравниваемых флорах, не имеют ошибок репрезентативности и оценке на достоверность не подлежат.

6.2.3. Исследование структуры и функционирования экосистем

Рассматривая экологическую систему как единое целое, следует отметить, что это проявляется в единстве всей совокупности популяций так, что изменение одного из компонентов тотчас отражается на поведении всей системы. Между ее структурно-функциональными узлами существует сложная корреляция с использованием обратных связей, обеспечивающих сохранность системы в условиях деформирующих воздействий внешней среды, если они не выходят за пределы регуляторных возможностей экосистемы. Экосистема представляет собой общность взаимодействующих друг с другом элементов, которая по своим свойствам не равна сумме свойств ее элементов. Взаимодействие отдельных элементов при всей его сложности скоординировано таким образом, что обеспечивает динамическую устойчивость системы за счет регулирования интенсивности отдельных экосистемных процессов. Самовоспроизводство элементов экосистемы осуществляется в форме круговорота веществ и самовосстановления системы из продуктов ее разрушения с использованием энергии, поступающей извне. Внутриэкосистемный обмен не только абсолютно, но и относительно возрастает с увеличением биомассы и расширением пространственных границ. Чем больше энергии проходит через систему, тем выше ее устойчивость. Под ней понимается сохранение экосистемой структурно-функциональной организации, включая тот случай, когда наблюдается циклическая закономерно повторяющаяся смена состояний сообщества, в част-

ности в соответствии с геофизическими циклами. Одна и та же экосистема выглядит и функционирует по-разному весной, летом, осенью и зимой, что можно рассматривать как экосистемное явление. Поэтому исследование структуры и функционирования экосистем имеет очень важное значение в системной экологии. Методы и примеры таких исследований мы и приводим в данной главе.

6.2.4. Структура ценозов и видовое разнообразие

Структурированность сообществ выражена в трех основных планах:

- 1) набор и количественное соотношение различных видовых популяций, жизненных форм и других структурных элементов;
- 2) пространственное распределение отдельных элементов;
- 3) совокупность всех связей, в первую очередь цепей и циклов питания, топических, форических и других взаимодействий.

Структура экосистем может иметь различную степень сложности, которая, в частности, характеризуется числом элементов в системе, упорядоченностью их соотношения и распределения. Для оценки степени структурированности экосистем Мак-Артуром в 1955 г. предложено использовать общеизвестную формулу К. Шеннона, определяющую информированность (степень упорядоченности) системы (H).

$$H = -\sum_{i=1}^k P_i \log P_i ,$$

где P_i – вероятность события.

При вычислении разнообразия экосистем величину, выражающую количество информации на 1 элемент (особь, единицу биомассы и пр.), обозначают как « \bar{H} ». Информация всей экосистемы или ее части в единице пространства (объем, площадь), равная произведению \bar{H} на количество элементов, обозначается как H . Эти показатели вычисляют соответственно по формулам:

$$H = -\sum_{i=1}^m n_i \log_2 \frac{n_i}{N}; \quad \bar{H} = -\sum_{i=1}^m \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N} \quad (6.53)$$

где N – общее количество элементов в экосистеме; n – количество элементов данной группы; m – число групп. Под количеством элементов можно понимать численность особей, их биомассу и любые другие характеристики групп.

В качестве некоторой оценки неоднородности (структурированности) сообщества по какому-то признаку можно использовать индекс (P):

$$P = \frac{\sqrt[k]{I_1 I_2 \dots I_k}}{\bar{I}}, \quad (6.54)$$

где k – число частей исследуемого биотопа, l_1, l_2, \dots, l_k – количественные выражения исследуемого признака в отдельных частях биотопа, \bar{l} – среднее значение признака.

Трофическая структура. Когда имеют в виду трофическую роль, которую играет биота в экосистеме, то в ней выделяют автотрофов-продуцентов (фотосинтетики и хемосинтетики), гетеротрофов-макроконсументов (главным образом животные) и микроконсументов или редуцентов (преимущественно бактерии, актиномицеты, грибы). Консументы, непосредственно питающиеся продуцентами или продуктами их распада, образуют второй трофический уровень экосистемы. Третий трофический уровень возникает, когда в нем присутствуют популяции животных, живущих за счет второго трофического уровня, и т.д. Организмы второго, третьего и последующих трофических уровней соответственно называются консументами первого, второго и последующих порядков.

Путь, по которому органическое вещество продуцентов перемещается с одного трофического уровня на другой, называется пищевой цепью. Совокупность пищевых цепей в экосистеме образует ее пищевую сеть. На рис. 6.3 показана часть пищевой сети морской пелагиали, в которой обозначены основные пищевые цепи. В пищевой сети различают цепи выедания и разложения. Первые складываются на основе голозойного питания, когда животные используют в пищу либо живые организмы – пастбищные цепи, либо продукты их разрушения – детрит – детритные цепи. Цепи разложения образуются в результате жизнедеятельности бактерий, грибов и других микроорганизмов, минерализующих органические вещества. Своеобразные цепи питания возникают на основе осмотического питания растворенными органическими веществами, свойственного многим беспозвоночным и позвоночным животным до рыб включительно, гетеротрофам, а также ряду фототрофов с большей или меньшей степенью гетеротрофности.

Соотношение мощности различных цепей питания в экосистеме хорошо отражает особенности ее структурно-функционального облика. В пищевой сети сообществ, например олиготрофных водоемов, преобладают пастбищные цепи: микроорганизмов мало и цепи разложения выражены слабо. С повышением трофности вод все большее абсолютное и относительное значения приобретают цепи детритные и редуцентные (разложения). Последние становятся почти единственными в сообществах, существующих в условиях резкого дефицита кислорода и обилия мертвого органического вещества.

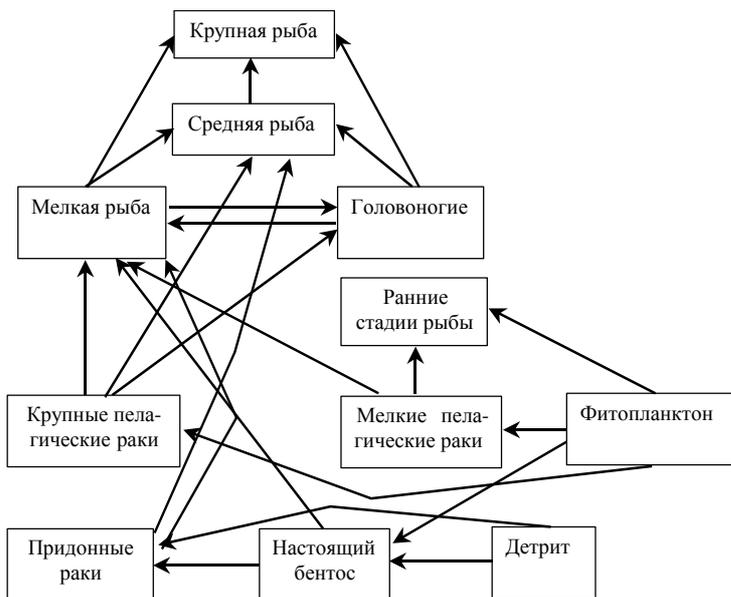


Рис. 6.3. Пищевые цепи у широкопелагических морских рыб

С переходом от одного трофического уровня к следующему численность и общая биомасса особей нередко снижаются, т.к. на каждой ступени трансформации органического вещества происходит его потеря. В результате образуются так называемые пирамида чисел и пирамида биомасс, характеризующие степень уменьшения количества организмов с переходом от одного трофического уровня к другому. Так как мелкие организмы при данной биомассе обычно создают больше органического вещества, чем совместно с ними существующие крупные, то не всегда пирамида биомасс закономерно сужается к вершине. Например, при относительно низкой биомассе водоросли могут образовывать такое количество органического вещества, за счет которого может существовать популяция животных с большей суммарной биомассой. Подобные нарушения исключаются, если сравнение вести по энергетическому принципу. Энергия, трансформируемая на первом энергетическом уровне, всегда будет большей, чем на втором; еще меньшей она окажется на третьем и последующих уровнях. Характеристикой трофической структуры экосистемы может служить соотношение в ней количества организмов разных трофических уровней, соотношение форм с разными типами питания, число трофических связей и т.д. Пищевая структура наиболее проста, когда все особи данного трофического уровня принадлежат к одной и той же пищевой группировке или же

организмы других трофических группировок играют в нем очень маленькую роль. Наиболее сложна пищевая структура экосистем, в которых формы с различными типами питания многочисленны и представлены сходным количеством особей.

Количественную оценку сложности пищевой структуры экосистем можно дать в единицах информации, в частности применительно к разнообразию цепей и типов питания.

В первом случае трофическая структура будет тем сложнее (разнообразнее), чем больше в экосистеме трофических уровней и чем сходнее количество организмов, принадлежащих к каждому из них.

Во втором случае разнообразие экосистемы окажется прямой функцией числа способов питания и степени равнопредставленности организмов с разными типами питания.

На ряде примеров установлено, что чем выше биомасса экосистемы (т.е. чем больше пищи в биотопе), тем однообразнее его пищевая структура. С продвижением в тропики уменьшается количество пищи, биомасса экосистем падает и одновременно повышается пищевое разнообразие. Прежде всего экосистемы высоких широт обладают не столь разветвленной пищевой сетью, как в тропической зоне, причем отдельные пищевые цепи крайне неравномощны. Помимо этого пищевые цепи в тропиках обычно значительно длиннее, нередко образованы четырьмя-пятью звеньями, в то время как для высоких широт характернее 3–4-членные цепи. Наконец, способы питания животных в тропиках более разнообразны, чем в высоких широтах. Заметно упрощается трофическая структура водных экосистем с повышением кормности водоемов. Подобная картина прослеживается и в случае резкого обеднения фауны, вызываемого крайними условиями существования. Например, в пересоленных водоемах, где в массовых количествах обитают только жгутиковые *Dunaliella salina* и их потребитель рачок *Artemia salina*, информация трофической структуры приближается к 0. Чем сбалансированнее экосистемы, тем сложнее их пищевая структура.

Видовая структура. В состав каждой экосистемы входит некоторое число видов, каждый из которых представлен популяцией той или иной величины. Число видов и их представленность количеством особей, биомассой или другими показателями характеризуют видовую структуру экосистем. Хотя в состав последних входит, как правило, много видов, только один или несколько резко выделяются по своей биомассе и численности. Виды, представленные в экосистеме наибольшим числом особей и биомассой, называются доминантными, лидирующими или видами-эдификаторами (edifice – созидание), несколько уступающими по своей количественной представленности – субдоминантными, остальные – второстепенными и совсем редкие – случайными. Оценка значения вида в экосистеме зависит от выбора показателя

количественной представленности. Вид может оказаться доминантным по биомассе, но субдоминантным или даже второстепенным по численности. В экосистеме значение по численности относительно выше у популяций, представленных мелкими организмами, по биомассе – у форм с крупными особями. Чтобы дать оценку видов сразу по двум показателям, иногда используют среднее геометрическое из численности и биомассы. В последнее время все чаще степень доминантности вида оценивают по той роли, какую он играет в трансформации веществ и энергии. На рис. 6.4 видно, как резко меняется значение отдельных членов экосистемы, когда их роль оценивается не количественной представленностью, а величиной рассеиваемой энергии.

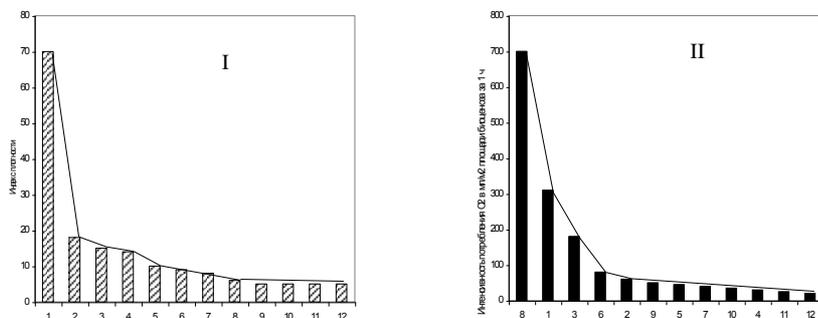


Рис. 6.4. Значение отдельных видов в биоценозе по величине индекса плотности особей (I) и энергии их обмена (II):

Monodacna, 2 – *Dreissena*, 3 – *Oligochaeta*, 4 – *Unionidae*, 5 – *Chironomus*,
6 – *Hypaniola*, 7 – *Procladius*, 8 – *Ostracoda*, 9 – *Schizorynchus*, 10 – *Corophium*,
11 – *Pterocuma*, 12 – *Hirudinea*

Доля лидирующего (доминирующего) вида в экосистеме обычно тем выше, чем количественно богаче экосистема. Например, в Азовском море доля лидирующих видов в биоценозах с биомассой более 70 г/м^2 составляет 69–99%, а тех, где биомасса ниже – не превышает 62%; в биоценозах Ньюфаундленд-Лабрадорского района доля лидирующего вида в биоценозах с биомассой более 400 г/м^2 колеблется от 78 до 98%, в менее богатых – не превышает 60% (Константинов, 1979). Четкая отрицательная корреляция между биомассой и видовым разнообразием (информационным индексом) отмечена для зоопланктона ряда Лапландских озер; на мелководьях озер такая связь не прослеживается.

Одной из характеристик видовой структуры экосистемы является видовое разнообразие – число видов, отнесенное к единице пространства или числу особей. Для вычисления этого показателя (d) часто используют формулы:

$$d_1 = \frac{S-1}{\log N}; \quad d_2 = \frac{S}{\sqrt{N}}; \quad d_3 = \frac{S}{1000}, \quad (6.55)$$

где N – число особей, S – число видов.

Мерой сложности видовой структуры может служить информационный индекс К. Шеннона, рассчитываемый подобно тому, как это было показано применительно к оценке сложности трофической структуры. Помимо этого показателя используются многие другие, учитывающие как число видов в экосистеме, так и равномерность их количественной представленности (эквитабельность). К ним, в частности, относятся индексы:

$$\text{Симпсона: } \lambda = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}, \quad (6.56)$$

$$\text{Брюэлюэна: } D = \frac{1}{N} \log_2(N! / n_1! n_2! \dots n_t!), \quad (6.57)$$

$$\text{Маргалефа: } E = 1,443 \ln(N! / n_1! n_2! \dots n_t!), \quad (6.58)$$

где N – число особей в экосистеме (биоценозе, популяции и т.п.), n – численность того или иного встреченного вида, t – число встреченных видов. Следует иметь в виду, что приводимые индексы часто слабо коррелируют друг с другом, и нужно осторожно относиться к выбору того или иного из них в соответствии с задачами исследования.

Показатели разнообразия, позволяющие сравнивать экосистемы по видовому богатству и эквитабельности, в известной степени представляют собой количественное выражение биоценологического принципа А.Тинеманна, согласно которому при благоприятных условиях среды число видов велико, но каждый представлен небольшим числом особей. В этом случае показатель разнообразия оказывается наиболее высоким. Когда среда неблагоприятна, видов становится мало, численность (биомасса) некоторых из них очень высока, а других – мала, показатель разнообразия снижается.

В ряде случаев прослежено снижение индекса разнообразия экосистем с повышением трофности озер и прудов (Margalef, 1975). Индекс разнообразия, рассчитанный по формуле К.Шеннона для зоопланктона ряда Кольских озер (Константинов, 1979), оказался для морфометрически-олиготрофных водоемов более высоким (1,8-2,5 бита на единицу биомассы), чем для морфометрически-эвтрофных (1,4-1,7 бита).

Как уже говорилось, в направлении от экватора к полюсам видовое богатство населения водоемов снижается, а его обилие возрастает. Следовательно, в указанном направлении упрощается видовая структура экосистем. Точно так же в небольших видовых водоемах, например, в

прудах с однообразной фауной, но высокой плотностью населения, видовая структура экосистем менее сложна, чем в крупных озерах и морях.

Исследования в Черном море (Заика, Андриященко, 1969) показали, что информация на одну особь в фито- и зоопланктоне возрастает с повышением температуры и летом выше, чем в другие сезоны года (рис. 6.5); прослеживается четкая отрицательная корреляция между разнообразием (\bar{H}) и биомассой фитопланктона. Подмеченные изменения в информации сообществ объясняются тем, что в периоды, благоприятные для существования фито- и зоопланктона, количество организмов возрастает значительно сильнее, чем число видов, которое меняется слабо. Соответственно этому информация на одну особь (H) снижается, хотя общая информированность сообществ (H) возрастает.

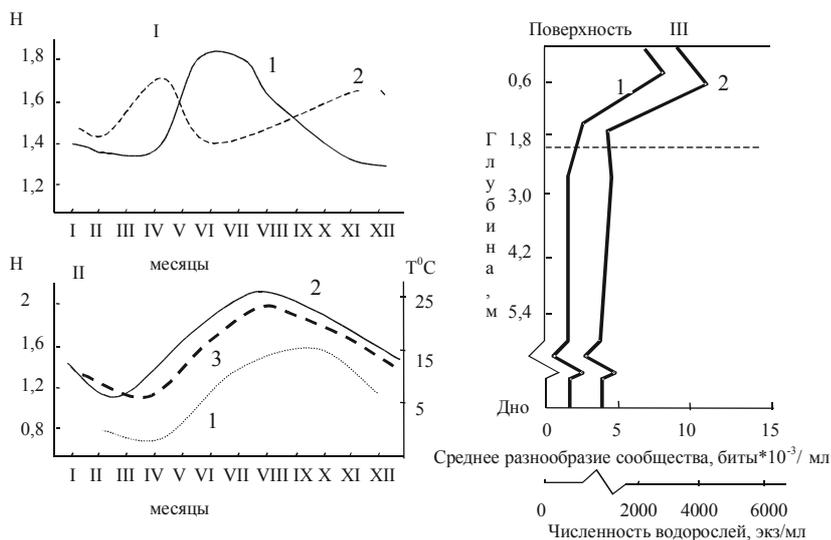


Рис. 6.5. Изменение информации сообществ.

I – разнообразие зоопланктона в Севастопольской бухте (Заика, Андриященко, 1969): 1 – слой 0-25 м, 2 – слой 25-50 м; II – сезонные изменения разнообразия фито- и зоопланктона в Севастопольской бухте (Заика, Андриященко, 1969): фито- и зоопланктон, 2 – зоопланктон, 3 – температура воды; III – разнообразие фитопланктона на различных глубинах в п. Йорк-Ривер (по Константинову, 1979): 1 – температура, 2 – разнообразие

В Кистонском водохранилище (США) информация на одну особь несколько уменьшается с наступлением зимы, резко падает ранней весной, положительно коррелирует с температурой и отрицательно с концентрацией кислорода (Константинов, 1979). Внесение биогенов сопровождается уменьшением видового разнообразия фитопланктона; проти-

воположное действие оказывает снижение освещенности; это хорошо иллюстрирует то общее положение, что информация возрастает, когда ослабляется действие ограничивающих факторов. Показано, что H для фито- или зоопланктона Белого моря в начале биологической весны повышается с ростом биомассы, когда ее увеличение происходит сходно у всех видов. Когда в период весеннего пика увеличение биомассы сопровождается резким доминированием одного или немногих массовых видов, информационный индекс сообщества снижается. То же самое наблюдалось во время летнего цветения фитопланктона (Константинов, 1979). В р. Йорк-Ривер (США) прослежена четкая положительная корреляция между численностью планктонных водорослей и разнообразием фитопланктона с продвижением от поверхности воды в глубину. Информация на одну особь резко снижается в сильно загрязненных водоемах.

Как уже говорилось в разделе 6.2.2, для сравнения степени видового сходства используют индексы Жаккара, Сёрнсена-Чекановского. В указанных индексах учитывается только число видов вне зависимости от их количественной представленности в сравниваемых экосистемах. Более выразителен индекс, учитывающий эту представленность (Константинов, 1979):

$$K = \sum_{i=1}^N \min(a_i^1, a_i^2), \quad (6.59)$$

где a_i^1 и a_i^2 – соответственно численность вида i в долях от общей численности в 1-й и 2-й сравниваемых экосистемах; N – общее число видов в сравниваемых экосистемах. Если, например, в первой экосистеме на долю вида A, B, C и D приходится 50, 25, 15 и 10% (по числу особей или биомассе), а в другой соответственно 20, 0, 30, и 50%, то $K = 20+0+21+10=45\%$.

Хорологическая и размерная структура. Один из показателей структурированности экосистем – степень упорядоченности хорологического (пространственного) распределения особей. Очевидно, наименее упорядочена та экосистема, в которой распределение отдельных особей статистически случайно. Поэтому одной из мер хорологической упорядоченности сообществ может служить степень различия между фактическим распределением особей и статистически случайным (Ивлев, 1954). Очень прост для восприятия и вычисления индекс агрегированности (K_a), находимый по формуле (Романовский, 1975):

$$K_a = 1 - \frac{\bar{m}}{m}, \quad (6.60)$$

где \bar{m} и m – средняя плотность соответственно на всей площади и внутри скоплений.

Одна из форм хронологической структурированности экосистем заключается в их вертикальной стратификации, которая, в частности, крайне характерна для планктона. Одним из ее выражений является приуроченность отдельных видов к тем или иным глубинам с образованием слоев доминирования. Например, чередование по глубине слоев доминирования четко прослеживается у гидромедуз в северо-западной части Тихого океана. Здесь к поверхностному слою 50–300 м приурочена *Aglantha digitale*, в слое 500–1000 м имеет пик численности *Crossota brunea*, еще глубже – *Botrynema brucea*. Такое же расхождение максимумов концентрации разных видов имеют рачки *Calanus*, многие *Chaetognatha*, *Mysidacea*, *Decapoda* и др. (Константинов, 1979). Среди представителей пресноводного зоопланктона к придонным слоям приурочены популяции личинок комаров *Chaoborus*, к верхним – личинки комаров *Culex*, *Anopheles*. Сине-зеленые и зеленые водоросли обычно занимают более поверхностные горизонты, глубже располагаются диатомовые водоросли. У бентосных форм четко прослеживается зональность распределения с переходом от литорали к сублиторали, батии к абиссали Мирового океана (Зенкевич, 1963). Своеобразные хронологические эффекты могут обуславливаться особенностями циркуляции вод. Например, в Саргассовом море во время ветра водоросли располагаются полосами. Такое распределение является следствием конвекционных процессов, вызываемых ветром. В смежных ячейках конвекции вода вращается в противоположных направлениях и на месте стыка в зоне конвергенции происходит скопление водорослей. В этих же зонах вдоль линий конвергенции происходит концентрация органического вещества; в результате бокового сжатия оно сбивается в небольшие сгустки, которые вместе с погружающейся водой увлекаются в глубину. Концентрация органики вдоль линий конвергенции сопровождается обилием потребляющего ее зоопланктона и здесь последнего намного больше, чем в смежных участках. Наконец, немаловажное значение имеет непосредственный вынос планктона в глубину потоком воды в зоне конвергенций. В зоне дивергенций поднятие глубинных вод, лишенных планктона, создает иную вертикальную структуру сообщества.

Размерная структура экосистем зависит от величины организмов, образующих популяции продуцентов, консументов и редуцентов. Размерный состав популяций – очень важный момент в их характеристике, т.к. с увеличением особей величина их относительной поверхности и соответственно энергетическая активность падают. Подмечено, что крупные таксоны водного населения образуют размерные группы, отличающиеся друг от друга в $10^{0,5}$ или кратное этой величине раз (Численко, 1967). С возрастанием порядка размерной группы снижаются темп размножения и численность особей, усложняется их организация, повышается длительность жизни, абсолютные приросты. В водохранили-

цах Днепра связь между численностью (y , экз/м²) и длиной тела (x , мм) для фитофильных беспозвоночных выражалась уравнением $y=36,6x^{-1,43}$ (Зимбалевская, 1975). В тропической части Атлантического океана 60% планктонных водорослей имеют длину 4-20 мкм, 25% от 20 до 50 мкм и 5–6% до 50–60 мкм.

6.2.5. Межпопуляционные отношения в экосистемах

Чрезвычайно разнообразные связи популяций в экосистемах прежде всего подразделяют на прямые и косвенные. В первом случае наблюдается непосредственный контакт между особями взаимодействующих популяций, форма которого вырабатывалась исторически, во втором – адаптации к непосредственному контакту у особей взаимодействующих популяций нет, и в процессе эволюции они приспосабливались лишь к результатам жизнедеятельности друг друга. Прямые и косвенные связи могут проявляться в самых разнообразных формах взаимодействий, среди которых по функциональному признаку можно, в частности, выделить топические, трофические, фабрические и форические. Первая форма связи – случай, когда особи популяции одного вида кондиционируют (видоизменяют) физико-химические условия существования другого (например аэрация воды фотосинтетиками). Трофические связи проявляются в питании особей одного вида за счет живых особей другого вида, продуктов их жизнедеятельности или их мертвых остатков. Если особи одного вида используют представителей другого, их части или мертвые остатки для «фабрикации» своих сооружений, имеет место фабрическая связь. Форические связи возникают, когда перемещение особей одного вида закономерно осуществляется представителями другого.

Частью сложной сети взаимоотношений в экосистеме являются консорции – системы, состоящие из организмов демерминантов и зависящих от них непосредственно консортов. Трофоконсорты связаны с детерминантом трофически, топоконсорты – топически и т.д. Консорционные связи ведут к выработке у разных организмов взаимообусловленности их функций, к усилению биоценотических взаимодействий.

По своему биологическому значению взаимосвязи между популяциями крайне многообразны. Наиболее часто они проявляются в таких формах, как хищничество и паразитизм, конкуренция и нейтрализм, протокооперация и мутуализм, карпозы, комменсализм и аменсализм, стимулирование и ингибирование.

Нейтрализм и конкуренция. Это наиболее характерные взаимоотношения между популяциями особей одного трофического уровня. Прямые конкурентные пищевые отношения, как правило, возникают у популяций со сходным типом питания. В 1934 г. Гаузе было сформулировано правило, получившее название принципа конкурентного исклю-

чения или принципа Гаузе, согласно которому близкородственные виды, занимающие сходные экологические ниши, не могут сосуществовать вместе. Близкие виды либо сменяют друг друга в пространстве по градиенту того или иного фактора, либо занимают разные экологические ниши. Смена по градиенту означает, что виды могут занимать те биотопы (существование в которых по какому-то фактору затруднено), которые при отсутствии конкуренции они занимать бы не стали. Важной особенностью пищевой конкуренции является то, что она имеет место тогда, когда пища имеется в ограниченном количестве.

Степень конкуренции из-за пищи зависит от сходства спектра питания, потребности в корме и количества пищи, имеющихся в распоряжении конкурирующих между собой видов. Шорьгин ввел понятия объема, напряжения и силы конкуренции. *Объем конкуренции* (d) – это отношение той части пищевого рациона, из-за которой конкурируют виды, ко всему их рациону:

$$d=c_1+c_2+c_3+\dots+c_n, \quad (6.61)$$

где c_1 – наименьшее процентное значение первого компонента в пище одного из двух конкурентов, c_2 – наименьшее значение второго компонента и т.д. Например, в спектре питания животных типа A и B имеется два компонента – C и D . В пище вида A на долю C приходится 51%, на долю D – 30%, у вида B значения компонент соответственно равны 7 и 45%. Тогда объем конкуренции будет равен $7+30=37\%$.

Под напряжением конкуренции (i) понимается отношение потребностей организмов-потребителей к той пище, из-за которой они конкурируют, к ее наличию:

$$i=(a_1+a_2)100/b, \quad (6.62)$$

где a_1 и a_2 – количество пищи, потребляемое за сутки соответственно первым и вторым конкурентами, b – биомасса пищевых объектов в месте обитания конкурентов.

Сила конкуренции (e) равна произведению ее объема на напряжение, умноженному на степень совпадения пастбищ (q) конкурирующих организмов

$$e=d \times i \times q, \quad (6.63)$$

Сила конкуренции выражается в *конкалиях* – количество потребляемой и имеющейся пищи в граммах на 1 м^2 .

Отрицательное влияние пищевых конкурентов друг на друга тем значительнее, чем больше совпадают их спектры питания, чем меньше корма и выше численность потребителей.

Нейтральные отношения обычно наблюдаются у лидирующих видов данного трофического уровня.

Хищничество и паразитизм. Взаимодействия типа «хищник-жертва» и «паразит-хозяин» доминируют в отношениях популяций смежных трофических уровней, хотя и не единственные для них. Роль хищников в экосистеме определяется их численностью и степенью поражаемости жертвы. Когда защищенность жертвы мала, а хищников много, они могут сильно снижать численность поражаемой популяции. Если при этом хищник не может перейти на добывание другой пищи, то его численность также снижается. В результате популяция потребляемых организмов начинает восстанавливаться, условия для существования хищников улучшаются и их становится больше. Таким образом, создается подвижное равновесие между плотностью популяций хищника и жертвы, достигаемое через колебания (осцилляцию) численности обоих компонентов системы.

Когда поражаемость жертвы невелика (наличие укрытий и других средств защиты), хищник в отношении ее выступает как стабилизатор численности. Поддерживая плотность популяции жертвы на некотором уровне, хищники предупреждают демографические взрывы (резкие увеличения численности), ведущие к истощению пищевых ресурсов с последующим резким сокращением численности слишком разросшейся популяции. В случае малочисленности хищников они не оказывают существенного влияния на популяцию жертвы, не усиливая и не ослабляя колебаний ее плотности.

В экосистемах, существующих длительное время, острота воздействия хищников на жертву сглаживается, поскольку в эволюционном процессе вырабатываются различные приспособления, предупреждающие разрушение взаимодействующих популяций. Неограниченное выедание могло бы привести к полному исчезновению жертвы и последующей гибели хищников. В некоторых случаях наблюдается взаимоприспособленность, обеспечивающая хищнику удовлетворение его пищевых потребностей с наименьшим ущербом для популяции потребляемых организмов. Например, в морских экосистемах для некоторых организмов хищников характерно то, что они прекращают питание в период размножения. Эти перерывы в питании совпадают во времени с появлением личинок кормовых организмов, которые за время вынашивания гонад успевают значительно подрасти. Следовательно, хищники после размножения съедают их гораздо меньше, чем на стадии выметывания личинок.

Паразиты играют в экосистемах примерно ту же роль, что и хищники. В одних случаях они вызывают резкие периодические снижения численности поражаемых ими популяций, в результате чего падает численность самих паразитов. Если численность паразитов не очень велика и поражаемость ими ограничена, они могут играть роль стабилизатора плотности популяций. Такой тип отношений часто встречается в дли-

тельно существующих экосистемах. Когда происходят резкие перестройки экосистем и во взаимодействие вступают паразит и хозяин, исторически не адаптированные друг к другу, их отношения могут принимать крайне острый характер (до полного исчезновения популяций хозяина).

Наблюдения над некоторыми видами пиявок показали, что паразитирование на рыбах приводит к повышению эффективности использования хозяином корма; создается система «паразит-хозяин», работающая как единое целое.

Протокооперация и мутуализм. Эти две формы взаимовыгодных отношений не всегда хорошо разграничиваются между собой. Мутуализм – форма совместного существования организмов, при котором партнеры или один из них не могут существовать друг без друга. Например, термиты и некоторые организмы их кишечника, превращающие целлюлозу древесины в усвояемые вещества; в желудке и кишечнике человека обитает 400–500 видов микроорганизмов, без многих из которых человек обойтись не может.

Различные формы протокооперации создаются, например, когда особи некоторых видов ищут контакта с животными, очищающими их кожу и даже ротовую полость от паразитов и грязи.

Карпозы, комменсализм и аменсализм. Карпозы – все формы сожительства, выгодные для одной из двух популяций и практически безвредные для другой. Если карпоз сопровождается питанием организма за счет другого без нанесения вреда последнему, то говорят о комменсализме, т.е. один из партнеров питается остатками пищи или продуктами выделения другого. Одностороннее отрицательное влияние одной популяции на другую без извлечения пользы для себя называется аменсализмом. Примером карпозов может служить использование многими гидробионтами высших растений как субстрата для прикрепления или, наоборот, прикрепления водорослей к животным. Примером аменсализма может служить отрицательное воздействие некоторых организмов, взмучивающих грунт, на развитие водорослей. Примером комменсализма может служить обитание в трубках полихет веслоногих рачков, питающихся секретом эпидермальных желез и фекальными комочками червей.

Стимуляция и ингибирование. В экосистемах важную роль во взаимодействии популяций играют биохимические процессы, реализующиеся через выделение в среду метаболитов, их перенос в пространстве. В одних случаях наблюдается стимулирующее воздействие одних популяций на другие, в других – ингибирующее. Стимуляция и ингибирование у взаимодействующих популяций могут носить односторонний характер или быть взаимными. В химии ингибитор – это вещество, замедляющее протекание химических реакций. В биологии и экологии

под ингибированием понимают замедление развития особей какого-либо вида, вызываемое веществом, выделяемым другим организмом. Например, токсичные выделения некоторых микроводорослей, вызывающих красные приливы (окрашивание воды в красный или коричневый цвета), вызывают и массовую гибель некоторых видов рыб, попадающих в зоны этих приливов. Массовое же развитие микроводорослей, вызывающих эти приливы, обусловлено большим количеством ионов железа, оказывающих стимулирующее действие на них.

ЧАСТЬ III. УЧЕБНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ: МАТЕРИАЛЫ К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО КУРСУ «СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ»

3.1. Тренировочные задачи к теме 4

Задача 1. По данным, приведенным в табл. 1, вычислить коэффициенты в уравнении регрессии y/x . Связь между переменными предполагается линейной ($y=a+bx$). Построить график теоретической и эмпирической линий регрессии. Проверить с помощью критерия χ^2 совпадение теоретической и эмпирической линии регрессии по формуле

$$\chi^2 = \frac{y - y'}{y'}$$

Стандартное значение критерия при числе степеней свободы, равном 7, и уровнях значимости 1 и 5% равны 18,475 и 14,067 соответственно.

равно 7, и уровнях значимости 1 и 5% равны 18,475 и 14,067 соответственно.

Таблица 1

X y	1,2	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5
15	4	5						
25	1	3	1					
35	2	3	6	5	3	1		
45		5	9	19	8	7	2	1
55		1	2	7	16	9	4	2
65			1	5	6	4	2	2
75							1	3

Решение.

Для построения эмпирической линии регрессии необходимо найти частоты вариационных рядов (f_y и f_x) и точки эмпирической линии регрессии (x/y и y/x) как взвешенные средние арифметические и нанести их на график. В табл. 2 в предпоследних столбце и строке приведены частоты вариационных рядов, которые находятся как суммы частот по строкам и столбцам. В последнем столбце и нижней строке приведены рассчитанные значения эмпирической линии регрессии. Например, для первой строки с классовым значением 15 $f_y = 4+5=9$; $x/y = (4 \times 1,2 + 5 \times 2,5) / 9 = 1,92$.

Таблица 2

X y	1,2	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	f _y	X/y
15	4	5							9	1,92
25	1	3	1						5	2,44
35	2	3	6	5	3	1			20	3,82
45		5	9	19	8	7	2	1	51	4,75
55		1	2	7	16	9	4	2	41	5,72
65			1	5	6	4	2	2	20	5,85
75							1	3	4	8,25
f _x	7	17	19	36	33	21	9	8	150	
Y/x	22,14	31,47	42,89	48,33	48,64	52,62	57,22	63,75		

В случае линейной регрессии y/x система состоит из двух уравнений

$$\begin{cases} na + b \sum x = \sum y \\ a \sum x + b \sum x^2 = \sum xy \end{cases}$$

Необходимые для подстановки в нормальные уравнения суммы удобно рассчитывать в табличной форме (табл. 3).

Таблица 3

**Выравнивание эмпирической линии регрессии
уравнением прямой линии**

Расчеты для определения параметров уравнения				Построение теоретической линии регрессии		Расчет критерия χ^2		
x	Y/x	X ²	xy	bx	A+bx=y'	y-y'	(y-y') ²	(y-y') ² /y'
1,2	22,14	1,44	26,568	6,35	26,5	-4,358	18,99	0,72
2,5	31,47	6,25	78,675	13,225	33,375	-1,905	3,6	0,109
3,5	42,89	12,25	150,115	18,515	38,665	4,225	17,85	0,46
4,5	48,33	20,25	217,485	23,085	43,955	4,375	19,14	0,4
5,5	52,58	30,25	289,19	29,095	49,245	3,335	11,12	0,211
6,5	52,62	42,25	342,03	34,385	54,525	-1,915	3,67	0,07
7,7	57,22	56,25	429,15	39,675	59,825	-2,605	6,786	0,19
8,5	63,75	72,25	541,875	44,965	65,115	-1,365	1,86	0,03
Σ39,7	371	241,19	2075,088		371,215	-0,213	83,016	2,19

Получаем следующую систему нормальных уравнений:

$$\begin{cases} 8a + 39,7b = 371 \\ 39,7a + 241,19b = 2075,088 \end{cases}$$

Решаем ее обычным путем: разделив первое уравнение на 8, а второе на 39,7, освободимся от коэффициентов при a и b , а затем, вычитая из второго уравнения первое, получим $a=20,15$ и $b=5,29$.

Искомое уравнение регрессии: $y=20,15+5,29x$. Подставляя в полученное уравнение значения x , рассчитываем точки теоретической линии регрессии.

На рис. 1 изображены эмпирическая и теоретическая линии регрессии. Степень их совпадения проверяется посредством критерия χ^2 (табл. 3), полученное значение $\chi^2 = 2,19$ далеко не достигает стандартных значений этого критерия, составляющих при числе степеней свободы 7 и уровнях значимости 1 и 5 % $\chi^2=18,475$ и $\chi^2=14,067$ соответственно. Это указывает на хорошее совпадение эмпирической и теоретической линий регрессии.

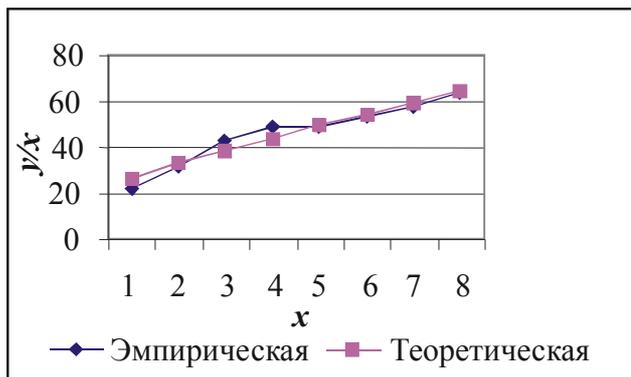


Рис.1. Выравнивание эмпирической линии регрессии y/x уравнением прямой линии

Задача 2. По данным, приведенным в табл. 4, рассчитать прямое корреляционное отношение $\eta_{y/x}$ между признаками x и y , ошибку корреляционного отношения и сделать вывод о достоверности полученного результата. Стандартное значение критерия Фишера при числе степеней свободы $\nu_1=7$ и $\nu_2=44$ и уровне значимости 1% равно 3,07.

Таблица 4

X \ y	5	7	9	11	13	15	17	19
3,6							2	3
4,0				1	1	3	2	1
4,4			1	4	2	2		
4,8		3	1	3	3			
5,2		3	2					
5,6	2	2	2					
6,0	3		1					
6,4	3	1						

Решение

Корреляционное отношение есть не что иное, как отношение двух средних квадратичных отклонений, одно из которых характеризует часть изменчивости первого признака, обусловленную его изменчивостью от второго, а другое является обычной мерой общей изменчивости первого признака:

$$\eta_{y/x} = \frac{\sigma_{y/x}}{\sigma_y}; \quad \sigma_{y/x} = \sqrt{\frac{\sum (y/x - M_y)^2 f_x}{n}}; \quad \sigma_y^2 = \frac{\sum (y^2 f_y - \frac{\sum (y \times f_y)^2}{n})}{n-1}$$

Рассчитаем частоты вариационных f_x и f_y рядов и точки эмпирической линии регрессии x/y и y/x (табл.5).

Таблица 5

X \ y	5	7	9	11	13	15	17	19	f_y	x/y
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
3,6							2	3	5	18,2
4,0				1	1	3	2	1	8	15,25
4,4			1	4	2	2			9	12,11
4,8		3	1	3	3				10	10,2

Окончание табл. 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
5,2		3	2						5	7,8
5,6	2	2	2						6	7
6,0	3		1						4	6
6,4	3	1							4	5,5
f_x	8	9	7	8	6	5	4	4	n=51	
Y/x	6,05	5,29	5,26	4,5	4,53	4,16	3,8	3,7		

Для дальнейших расчетов необходимо знать медиану (среднюю арифметическую) M_y и среднее квадратичное отклонение σ_y .

$$M_{+y} = (3,6 \times 5 + 4 \times 8 + 4,4 \times 9 + 4,8 \times 10 + 5,2 \times 5 + 5,6 \times 6 + 6 \times 4 + 6,4 \times 4) / 51 = 4,84$$

Для расчета среднеквадратичного отклонения удобно заполнить табл. 6.

Таблица 6

y	F_y	$Y \times f_y$	$Y^2 \times f_y$
3,6	5	18	64,8
4	8	32	128
4,4	9	39,6	174,24
4,8	10	48	230,4
5,2	5	26	135,2
5,6	6	33,6	188,16
6	4	24	144
6,4	4	25,6	163,84
		$\Sigma=246,8$	$\Sigma=1228,64$

$$\sigma_y^2 = (1228,64 - (246,8)^2 / 51) / 50 = 0,686.$$

$$\sigma_y = \sqrt{0,686} = 0,8285.$$

Расчет прямого корреляционного отношения также удобно вести в табличной форме (табл. 7) в соответствии с алгоритмом, содержащимся в заголовках столбцов.

Таблица 7

x	Y/x	Y/x-M _y	(Y/x-M _y) ²	f _x	(Y/x-M _y) ² ×f _x
5	6,05	1,21	1,46	8	11,68
7	5,29	0,45	0,20	9	1,8
9	5,26	0,42	0,18	7	1,26
11	4,5	-0,34	0,12	8	0,96
13	4,53	-0,31	0,1	6	0,6
15	4,16	-0,68	0,46	5	2,3
17	3,8	-1,04	1,08	4	4,32
19	3,7	-1,14	1,3	4	5,2
					Σ=28,12

$$\sigma_{y/x} = \sqrt{28,12/51} = \sqrt{0,55} = 0,74.$$

Искомое корреляционное отношение составляет:

$$\eta_{y/x} = 0,74/0,8285 = 0,893.$$

Ошибка квадрата этого показателя

$$m_{\eta_{y/x}}^2 = (1 - \eta^2) \frac{k-1}{n-k} = (1 - 0,893^2) \frac{8-1}{51-8} = 0,033,$$

где k – число классов вариационного ряда, n – объем выборки. Критерий

Фишера $F = \frac{\eta^2}{m_{\eta^2}} = 0,893^2 / 0,033 = 24,16$. Стандартное значение критерия

Фишера при числе степеней свободы $\nu_1=7$ и $\nu_2=44$ и уровне значимости 1% равно 3,07, что значительно меньше, чем рассчитанное. Следовательно, полученное прямое корреляционное отношение в высшей степени достоверно.

Задача 3. Рассчитать значения частного (r_{xy}) и множественного (r_{xyz}) коэффициентов корреляции между признаками x – длина соцветия, y – длина листа и z – высота растения, а также ошибки рассчитанных коэффициентов. Сделать выводы о достоверности полученных коэффициентов, объяснить смысл полученных коэффициентов. Значения парных коэффициентов корреляции следующие: $r_{xy}=0,34$; $r_{yz}=0,61$; $r_{xz}=0,83$. Объем выборки равен 100. Стандартное значение коэффициента Стьюдента при числе степеней свободы 97 и уровне значимости 1% равно 1,98.

Решение

Если известны три признака (x, y, z) , то исключить влияние какого-то признака на связь между двумя другими признаками позволяет коэффициент частной корреляции. Так, чтобы исключить влияние признака z на связь между признаками x и y , рассчитывают коэффициент частной корреляции:

${}_z r_{xy} = \frac{r_{xy} - r_{xz} r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xz}^2)(1 - r_{yz}^2)}}$. Ошибка этого коэффициента

рассчитывается по формуле $m_z r_{xy} = \sqrt{\frac{1 - r_{xy}^2}{n - 2}}$, а достоверность связи

оценивается с помощью критерия Стьюдента при числе степеней свободы $\nu = n - 2$.

Подставляя исходные данные в формулу частного коэффициента корреляции, имеем:

$${}_z r_{xy} = \frac{0,34 - 0,61 \times 0,83}{\sqrt{(1 - 0,83^2)(1 - 0,61^2)}} = \frac{-0,1663}{\sqrt{0,31 \times 0,62}} = -0,38,$$

ошибка коэффициента $m_z r_{xy} = \sqrt{\frac{1 - (-0,38)^2}{98}} = 0,093$, значение критерия

Стьюдента $t = \frac{{}_z r_{xy}}{m} = \frac{|-0,38|}{0,093} = 4,086$, оно во много раз превышает стан-

дартное $F_{01} = 1,98$, следовательно, частный коэффициент корреляции в высшей степени достоверен, т.е. на связь между длиной соцветия и длиной листа высота растения не влияет.

Коэффициент множественной корреляции позволяет установить степень связи одного признака с двумя другими вместе взятыми, так взаимосвязи признака x с признаками y и z вместе взятыми рассчитыва-

ются по формуле $r_{x,yz} = \sqrt{\frac{r_{xy}^2 + r_{xz}^2 - 2r_{xy}r_{xz}r_{yz}}{1 - r_{yz}^2}}$, оценка достоверности ко-

эффициента множественной корреляции производится по общим правилам (по критерию Стьюдента) при числе степеней свободы $\nu = n - 2$.

Установим связь между длиной соцветия с длиной листа и высотой растения вместе взятыми:

$$r_{x,yz} = \sqrt{\frac{0,34^2 + 0,83^2 - 2 \cdot 0,34 \cdot 0,61 \cdot 0,83}{1 - 0,61^2}} = 0,856, \text{ ошибка коэффициента}$$

$$m_{r_{x,yz}} = \sqrt{\frac{1 - r_{x,yz}^2}{n - 2}} = \sqrt{\frac{1 - 0,856^2}{98}} = 0,05, \text{ значение критерия Стьюдента}$$

$$t = \frac{r_{x,yz}}{m} = \frac{0,856}{0,05} = 17,12 \text{ значительно больше стандартного, т.е. степень}$$

связи между длиной соцветия и длиной листа и высотой растения вместе взятыми очень сильна.

Задача 4. По данным, представленным в табл. 8, вычислить коэффициент корреляции между признаками x и y . Оценить достоверность полученного коэффициента с помощью критерия Стьюдента.

Таблица 8

X \ y	5	7	9	11	13	15	17	19
3,6							2	3
4,0				1	1	3	2	1
4,4			1	4	2	2		
4,8		3	1	3	3			
5,2		3	2					
5,6	2	2	2					
6,0	3		1					
6,4	3	1						

Решение

Из исходных данных видно, что количество признаков x и y одинаковы и равны $m=k=8$. Для расчета коэффициента корреляции необходимо предварительно рассчитать некоторые статистики (дисперсию, среднеквадратичное отклонение, корреляционный момент) по следующим формулам:

$$\sigma_x^2 = \frac{(\sum_{j=1}^k f_{xj} x_j^2 - \frac{1}{n} (\sum_{j=1}^k f_{xj} \cdot x_j)^2)}{n-1}, \quad \sigma_y^2 = \frac{(\sum_{i=1}^m f_{yi} \cdot y_i^2 - \frac{1}{n} (\sum_{i=1}^m f_{yi} \cdot y_i)^2)}{n-1},$$

дисперсии.

$$\sigma_x = \sqrt{D_x^2}, \quad \sigma_y = \sqrt{D_y^2}, \text{ среднеквадратичные отклонения}$$

$$m_{xy} = \frac{1}{n-1} (\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k f_{ij} \cdot x_j \cdot y_i - \frac{1}{n} (\sum_{j=1}^k f_{xj} \cdot x_j \cdot \sum_{i=1}^m f_{yi} \cdot y_i)), \text{ корреляционный момент.}$$

Частоты вариационных рядов и объем выборки рассчитываются следующим образом:

$$f_{xj} = \sum_{i=1}^m f_{ij}, \quad j = 1 \div k$$

$$f_{yi} = \sum_{j=1}^k f_{ij}, \quad i = 1 \div m$$

$$n = \sum_{j=1}^k f_{xj} = \sum_{i=1}^m f_{yi}$$

Для удобства расчетов рекомендуется заполнить табл. 9.

В таблице жирным шрифтом выделены итоговые суммы по строкам и столбцам.

Подставляя найденные значения из таблицы в формулы, приведенные выше, получаем:

$$\sigma_x^2 = \frac{1}{50} \left(6915 - \frac{1}{51} \cdot 551^2 \right) = 19,2, \quad \sigma = 4,4$$

$$\sigma_y^2 = \frac{1}{50} \left(1228,64 - \frac{1}{50} \cdot 246,8^2 \right) = 0,686, \quad \sigma = 0,828$$

$$m_{xy} = \frac{1}{50} \left(2507,6 - \frac{1}{51} \cdot 551 \cdot 246,8 \right) = -3,176$$

Коэффициент линейной корреляции рассчитывается по формуле

$$r = \frac{m_{xy}}{\sigma_x \sigma_y} = \frac{-3,176}{4,4 \cdot 0,828} = -0,8718.$$

Для оценки достоверности коэффициента корреляции воспользуемся критерием Стьюдента, вычислив предварительно ошибку репрезентативности самого коэффициента:

$$m_r = \frac{1-r^2}{\sqrt{n}} = \frac{1-(-0,8718^2)}{\sqrt{51}} = \frac{1-0,76}{7,14} = 0,0336;$$

$$t = \frac{|r|}{m_r} = \frac{0,8718}{0,0336} = 25,97.$$

Полученное значение t сравниваем со стандартными значениями критерия, которые при числе степеней свободы $\nu=n-2=49$ и уровнях существенности 0,1%, 1% и 5% равны соответственно 3,5; 2,68 и 2,01. Рассчитанное значение критерия значительно превышает табличное, т.е. коэффициент корреляции достоверен, между признаками существует сильная отрицательная корреляция – с увеличением значений одного признака значения другого уменьшаются.

Таблица 9

y \ X									f_{yi}	$f_{yi} \times y_i$	$\sum_{j=1}^k f_{ij} \cdot x_j$	$Y^2_{i \times f_{yi}}$	$y_i \sum_{j=1}^k f_{ij} x_j$
	5	7	9	11	13	15	17	19					
3,6							2	3	5	18	91	64,8	327,6
4,0				1	1	3	2	1	8	32	122	128	488
4,4			1	4	2	2			9	39,6	109	174,24	479,6
4,8		3	1	3	3				10	48	102	230,4	489,6
5,2		3	2						5	26	39	135,2	202,8
5,6	2	2	2						6	33,6	42	188,16	235,2
6,0	3		1						4	24	24	144	144
6,4	3	1							4	25,6	22	163,84	140,8
f_{xj}	8	9	7	8	6	5	4	4	n=51	246,8	$\Sigma=551$	1228,64	2507,6
$F_{xj} \times x_j$	40	63	63	88	78	75	68	76	$\Sigma 551$				
$\sum_{i=1}^m f_{ij} y_i$	48,4	47,6	36,8	36	27,2	20,8	15,2	14,8	246,8				
$F_{xj} \times x_j^2$	200	441	567	968	1014	1125	1156	1444	6915				
$x_j \sum_{i=1}^m f_{ij} y_i$	242	333,2	331,2	396	353,6	312	258,4	281,2	2507,6				

Задача 5. По данным, представленным в табл. 10, рассчитать двухфакторный комплекс для выяснения влияния на исследуемый признак двух факторов А и В. Пусть имеем три уровня фактора В и два уровня фактора А.

Таблица 10

	В	В ₁	В ₂	В ₃
А				
А ₁		1	2	3
А ₂		5	6	10

Т.е. $r=2, v=3$.

В двухфакторном анализе изучается раздельное влияние на признак фактора А и фактора В. Для проверки нулевой гипотезы о равенстве средних по строкам и столбцам, т.е. о незначительности влияния на признак факторов сравнивают дисперсии по факторам с остаточной дисперсией, т.е. оценивают отношения $\frac{\sigma_A^2}{\sigma_z^2}$ и $\frac{\sigma_B^2}{\sigma_z^2}$, находя таким образом значения F_A и F_B . Полученные значения сравнивают со стандартными по таблице функции Фишера при выбранном уровне значимости α . При $F_A > F_{\alpha}$ и $F_B > F_{\alpha}$ нулевая гипотеза о равенстве средних отвергается, т.е. влияние факторов А и В на исследуемый признак значительно.

Расчет ведется по алгоритму, указанному в табл. 11.

Таблица 11

Компоненты дисперсии	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Дисперсии
1	2	3	4
Между средними по строкам (факторная по А)	$S_A^2 = v \sum_{i=1}^r (\bar{x}_{i*} - \bar{x})^2$	$r-1$	$\sigma_A^2 = \frac{S_A^2}{r-1}$
Между средними по столбцам (факторная по В)	$S_B^2 = r \sum_{j=1}^v (\bar{x}_{*j} - \bar{x})^2$	$v-1$	$\sigma_B^2 = \frac{S_B^2}{v-1}$

1	2	3	4
Остаточная	$S_z^2 = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^v (x_{ij} - \bar{x}_{i*} - \bar{x}_{*j} + \bar{x})^2$	$(r-1)(v-1)$	$\sigma_z^2 = \frac{S_z^2}{(r-1)(v-1)}$
Полная	$S_y^2 = \sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^v (x_{ij} - \bar{x})^2$	$Rv-1$	$\sigma_y^2 = \frac{S_y^2}{rv-1}$

Рассчитаем средние значения по строкам и столбцам.

A \ B	B	B ₁	B ₂	B ₃	\bar{x}_{i*}
	A ₁	1	2	3	2
	A ₂	5	6	10	7
	\bar{x}_{*j}	3	4	6,5	$\bar{x} = 4,5$

$$S_A^2 = ((2-4,5)^2 + (7-4,5)^2) \times 3 = 37,5$$

$$S_B^2 = ((3-4,5)^2 + (4-4,5)^2 + (6,5-4,5)^2) \times 2 = 13$$

$$S_Z^2 = (1-3-2+4,5)^2 + (2-2-4+4,5)^2 + (3-2-6,5+4,5)^2 + (5-3-7+4,5)^2 + (6-7-4+4,5)^2 + (10-7-6,5+4,5)^2 = 3$$

$$S_y^2 = 37,5 + 13 + 3 = 53,5$$

$$\sigma_A^2 = 37,5/1 = 37,5; \sigma_B^2 = 13/2 = 6,5; \sigma_Z^2 = 3/(1 \times 2) = 1,5; \sigma_y^2 = 53,5/(6-1) = 10,7.$$

$$F_A = 37,5/1,5 = 25; F_B = 6,5/1,5 = 4,3.$$

При уровне значимости $\alpha=0,05$ и соответствующем числе степеней свободы стандартные значения критерия Фишера равны $F_{\alpha(A)}=18,51$, $F_{\alpha(B)}=19$.

Сравнивая рассчитанные значения критерия со стандартными, имеем: $F_A > F_{\alpha(A)}$, $F_B < F_{\alpha(B)}$, следовательно, нулевая гипотеза о равенстве средних по строкам не принимается, т.е. влияние фактора *A* на исследуемый признак значимо; нулевая гипотеза о равенстве средних по столбцам не отвергается, т.е. влияние фактора *B* на исследуемый признак незначительно.

Можно рассчитать доли влияния всех факторов на исследуемый признак. Для этого необходимо найти отношения соответствующих сумм квадратов отклонений:

$$\eta_A^2 = \frac{S_A^2}{S_y^2} = \frac{37,5}{53,5} = 0,7; \quad \eta_B^2 = \frac{S_B^2}{S_y^2} = \frac{13}{53,5} = 0,24; \quad \eta_Z^2 = \frac{S_Z^2}{S_y^2} = \frac{3}{53,5} = 0,06.$$

Из расчета видно, что 70% изменчивости результативного признака вызвано фактором A , 24% – фактором B , на долю неучтенных факторов Z выпадает 6% изменчивости.

Все расчеты удобно представить в табл. 12.

Таблица 12

Компоненты дисперсии	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Дисперсии	Доли влияния факторов
Факториальная по A	$S_A^2 = 37,5$	1	37,5	0,7
Факториальная по B	$S_B^2 = 13$	2	6,5	0,24
Остаточная	$S_z^2 = 3$	2	1,5	0,06
Полная	$S_y^2 = 53,5$	4	10,7	1

3.2. Задачи для самостоятельного решения

1. По данным задачи № 1 и по аналогии с ее решением самостоятельно рассчитать уравнение регрессии x/y . Построить график эмпирической и теоретической линий регрессии, исследовать степень их совпадения при помощи критерия χ^2 . Стандартное значение критерия при числе степеней свободы, равном 6, и уровнях значимости 1 и 5 % равны 16,812 и 12,592 соответственно.

2. По данным задачи № 2 и по аналогии с ее решением рассчитать обратное корреляционное отношение.

3. По данным задачи 3 и по аналогии с ее решением самостоятельно рассчитать коэффициенты частной корреляции $r_{x_{yz}}$, $r_{y_{xz}}$ и множественной корреляции $r_{y_{xz}}$, $r_{z_{xy}}$. Сделать выводы о достоверности связи.

4. По данным, представленным в таблице, вычислить коэффициент корреляции между признаками x и y . Оценить достоверность полученного коэффициента с помощью критерия Стьюдента. Стандартное значение критерия при числе степеней свободы $\nu=88$ и уровне значимости $p=0,05$ равно 1,985.

X \ y	2,2	2,7	3,2	3,7	4,2	4,7	5,2
10	1		3	2		1	
12		2	4		9		
14	8	5	1	3			2
16			6	2	5	4	
18	3	3	4				2
20			2	7		1	
22	1					5	4

5. По данным, представленным в таблице, рассчитать двухфакторный комплекс для выяснения влияния на исследуемый признак двух факторов A и B . Сделать выводы о значимости влияния факторов A , B и неучтенных факторов Z с помощью критерия Фишера. Стандартное значение критерия при уровне значимости $\alpha = 0,05$ и соответствующих степенях свободы равно $F_A = F_B = 6,94$.

A \ B	B_1	B_2	B_3
A_1	2	25	6
A_2	8	12	4
A_3	5	7	11

3.3. Написание рефератов по курсу «Системная экология»

Тема реферата выбирается студентами самостоятельно из предложенного перечня и согласовывается с преподавателем.

Написание рефератов предполагает углубленную самостоятельную работу студента на основе изучения учебной и дополнительной литературы. Реферат оформляется на отдельных листах рукописным или машинописным способом. Его объем должен составлять около 20 листов рукописного или 15 листов машинописного текста.

Темы рефератов

1. Системный подход и его применение в экологии и к системам окружающей среды.
2. Математический аппарат системного подхода.
3. Статистические методы в системном подходе.
4. Основные методы моделирования.
5. Характерные черты системного анализа.
6. Принципы постановки задач и формулирование целей. Проблема интерпретации полученных результатов.
7. Семейства математических моделей, их преимущества и недостатки.
8. Детерминированные модели.
9. Имитационные модели.
10. Стохастические модели.
11. Матричные модели.
12. Оптимизационные модели.
13. Основные методы многомерного анализа в системной экологии.
14. Дисперсионный анализ в системной экологии.
15. Регрессионный анализ в системной экологии.
16. Анализ главных компонент в системной экологии.
17. Факторный анализ в системной экологии.
18. Процесс принятия решений, оценка вариантов решений в системной экологии.
19. Эколого-экономические аспекты проблемы управления окружающей средой.
20. Оптимизация решения при допустимости незначительного загрязнения окружающей среды.
21. Системный анализ при исследовании структуры и функционирования экологических систем.
22. Основные функциональные элементы экологической системы.
23. Примеры различных экосистем и их функционирование.
24. Понятие о трансформации вещества и энергии в экосистеме.
25. Пищевые цепи, межвидовые и внутривидовые отношения в экосистеме.
26. Пирамида биомасс, продукции и энергии в экосистеме.
27. Продукция элементов экосистемы и ее в целом, продуктивность сообществ.
28. Загрязнение экосистемы и влияние его на структуру и функционирование экосистем.
29. Математическое моделирование продукционных процессов в экосистеме.

30. Структура экосистемы, пищевые сети и трофические уровни экосистем.
31. Основные типы биогеохимических циклов в экосистемах.
32. Глобальный круговорот углерода и воды. Системные аспекты.
33. Лимитирующие факторы в экосистемах. Закон Либиха.
34. Антропогенный стресс и токсичные отходы как лимитирующий фактор в экосистемах.
35. Колебания «хищник-жертва», теория и примеры.
36. Перекрытие ниш, конкуренция, мерность ниш.
37. Видовое разнообразие, количественная оценка.
38. Эволюция сообществ с точки зрения системных исследований.
39. Математические модели популяций. Основные уравнения, учитывающие конкуренцию, логистическое уравнение.
40. Индексы разнообразия сообществ. Связь видового разнообразия с различными факторами.
41. Сукцессии сообществ.
42. Потоки энергии в сообществах.
43. Устойчивость и структура сообществ.
44. Информационные индексы сложности структуры сообщества (на основе функции Шеннона-Уивера).
45. Коэффициенты сходства систематического состава фауны и флоры (Жаккара и Сёренсена-Чекановского).
46. Коэффициенты сходства систематического состава фауны и флоры (Экмана, Престона, Василевича).
47. Пищевые сети и трофические уровни. Примеры для водных сообществ.
48. Продукция, удельная продукция особи, популяции.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. – 488 с.

Баранова Е.В., Миняев Н.А., Шмидт В.М. Флористическое районирование Псковской области на фитостатистической основе // Вести Ленинг. ун-та. Л.: 1971. № 9. С. 30–40.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Изд-во Ленинг. ун-та, 1969. – 129 с.

Винберг Г.Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озер // Зоолог. журнал. 1936. Вып. 15. С. 587–603.

Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.

Винберг Г.Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем // Зоолог. журнал. 1962. Т. 41. Вып. 11. С. 61–66.

Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии. М., 1966. № 6. С. 274–293.

Винберг Г.Г. Взаимосвязь интенсивности обмена и скорости роста у животных // Биология моря. Киев, 1968. Вып. 15. С. 5–16.

Грезе В.Н., Балдина Э.П. Динамика популяций и годовая продукция *acartia clausi* в неретической зоне Черного моря // Севастоп. биол. ст. 1964. № 17. С. 240–261.

Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии: Пер. с англ. М.: Мир, 1981. – 256 с.

Джилмор Р. Теория катастроф для ученых и инженеров. М.: Мир, 1983.

Дулепов В.И. Продукционные процессы в популяциях водных животных. Владивосток: Дальнаука, 1995. – 245 с.

Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. – 141 с.

Заика В.Е., Андрущенко А.А. Зависимость удельной продукции от возрастной структуры популяции зоопланктов // Общая биология. 1969. № 30. Т. 3.

Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 458 с.

Математическая статистика / В.М. Иванова, В.Н. Калинина, Л.А. Нешумова, И.О. Решетникова. М.: Высшая школа, 1975. – 400 с.

Ивлев В.С. Гетеротрофная область продукционного процесса // Тр. Севастопол. биол. станции, 1964, № 15.

Иоганзен Б.Г. Основы экологии. Томск, 1959.

Касти Дж. Большие системы. Связность, сложность и катастрофы. М.: Мир, 1982. – 216 с.

Компьютерная биометрика / Под ред. В.Н. Носова. М.: Изд-во МГУ, 1990. – 232 с.

Константинов А.С. К методике определения продукции кормовых рыб для животных: Науч. докл. высш. школы. Сер. биол. наук. М., 1960. № 4. С. 59–63.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1979. – 480 с.

Лоули Д., Максвелл А. Факторный анализ как статистический метод. М.: Мир, 1967. – 274 с.

Ляпунов А.А. О построении математической модели балансовых соотношений в экосистеме тропических районов океана // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М.: Наука, 1971. С. 85–107.

Методы определения продукции водных животных. Минск: Научно-думка, 1968. – 245 с.

Общие основы изучения водных экосистем / Под ред. Г.Г. Винберга. Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1979. – 274 с.

Одум Е. Основы экологии. М.: Высш. шк., 1975.

Одум Е. Экология. М.: Просвещение, 1967. – 167 с.

Печень Г.А., Шушкина Э.А. Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа // Тр. 10-й конф. по внутр. водоемам Прибалтики. Минск: Высш. школа, 1964. С. 249–257.

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. – 408 с.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и географическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. – 372 с.

Сукачев В.Н. Биометрические исследования над *Chrysanthemum leucanthemum* // Изв. Рос. АН. 1918, Т. 12. Ч. 1, № 10. С. 939–970.

Тамарин П.В., Шмидт В.М. Сравнительный анализ некоторых коэффициентов сходства: В кн. «Успехи биометрии». Л.: Изд-во Ленинг. общества естествоисп., 1975. С. 45–54.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций: Пер. с англ. А.Д. Базыкина. М.: Мир, 1975. – 271 с.

Фишер Р.А. Статистические методы для исследователей. М.: Просвещение, 1958. – 268 с.

Хатчинсон Д. Лимнология. М.: Прогресс, 1969.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Ленинград: Изд-во Ленинградского ун-та, 1984. – 288 с.

Шушкина Э.А. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер // Гидробиол. журнал. 1966. Вып. 2. № 1. С. 27–36.

Boysen-Yensen P. Valiation of the Limfyjord, I.-Rep. Dan. biol. st., 1919, 26 N 1. P. 219–235.

Bradley J.V. Distribution – free statistical tests. New Jersey, 1968.

Clarke G.L., Edmondson W.T., Ricker W.E. Mathematical formulation of biological productivity. *Ecol. Monogr.*, 1946, 16, N3. P. 311–391.

Demoll R. Betrachtungen uber Productionsberechnungen. *Arc. Hydrobiol.*, 1927, 18. N 3. P. 31–59.

Leslie P.H. A stochastic model for studing the properties of certain biological systems by numerical method // *Biometrika*, 1958. 58 p.

Margalef R. Typology of reservoirs. *Verh. Int. Ver. Limnol* / 1975, 19, № 3.

Margalef R. Temporal succesion and heterogeneity in phytoplankton. S. 1: Univ. Calif.press, 1960. P. 113–130.

Odum E.P. *Fundamentals of ecology* / Philadelphia, 1953, XII. 384 p.

Preston F.W. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 1962, № 43, p. 185–215.

Ricker W.E. Relation of «catch her unit effort» to abundance and rate of exploitation // *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1946. V. 5. N 1.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	1
ЧАСТЬ I. УЧЕБНО-ПРОГРАММНАЯ: ПРОГРАММА КУРСА «СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ»	5
Тема 1. Основные понятия и место экологии в биологических науках. Системный подход в экологии.....	5
Тема 2. Методология системного анализа.....	5
Тема 3. Моделирование и анализ экологических систем.....	6
Тема 4. Методы исследования популяций и экосистем, стохастические и многомерные модели.....	7
Тема 5. Процесс принятия решений при системных исследованиях	7
Тема 6. Экосистемный анализ при исследовании структуры и функционирования экологических систем. Продукция экосистем и ее элементов	8
ЧАСТЬ II. УЧЕБНО-ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ: КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ ПО КУРСУ «СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ»	9
Тема 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И МЕСТО ЭКОЛОГИИ В БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУКАХ. СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД В ЭКОЛОГИИ.....	9
Тема 2. МЕТОДОЛОГИЯ СИСТЕМНОГО АНАЛИЗА	21
Тема 3. МОДЕЛИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ.....	30
ТЕМА 4. МНОГОМЕРНЫЕ МОДЕЛИ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ЭКОСИСТЕМ.....	63
ТЕМА 5. ПРОЦЕСС ПРИНЯТИЯ РЕШЕНИЙ ПРИ СИСТЕМНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ	164
ТЕМА 6. ЭКОСИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ. ПРОДУКЦИЯ ЭКОСИСТЕМ И ЕЕ ЭЛЕМЕНТОВ	188
ЧАСТЬ III. УЧЕБНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ: МАТЕРИАЛЫ К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО КУРСУ «СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ».....	232
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	248

Учебное издание

Дулупов Владимир Иванович
Лескова Ольга Алексеевна
Майоров Игорь Семенович

СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Редактор Л.И. Александрова
Корректор Л.З. Анипко
Компьютерная верстка М.А. Портновой

Лицензия на издательскую деятельность ИД № 03816 от 22.01.2001

Подписано в печать 1.04.2004. Формат 60×84/16.
Бумага писчая. Печать офсетная. Усл. печ. л. 14,65.
Уч.-изд. л. 14,8. Тираж 220 экз. Заказ

Издательство Владивостокского государственного университета
экономики и сервиса
690600, Владивосток, ул. Гоголя, 41
Отпечатано в типографии ВГУЭС
690600, Владивосток, ул. Державина, 57