



М.Д. БУРЛАКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, МСП-1, 01601, Україна
maryna.burlaka@gmail.com

ОСОБЛИВОСТІ ВИКОРИСТАННЯ БАГАТОВИМІРНОГО ПІДХОДУ ДЛЯ ОЦІНКИ ВІТАЛІТЕТУ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН

Ключові слова: віталітет, популяція, методика

Вступ

Віталітетний аналіз як метод оцінки стану популяцій рослин на основі морфологічних показників особин був запропонований Ю.А. Злобіним [3]. Він полягає у їх ранжуванні за значеннями однієї, двох або більше ознак, що найповніше репрезентують наявний масив даних про морфометричні характеристики досліджених представників популяції. Відповідно розрізняють одно-, дво- та багатовимірний підходи до віталітетного аналізу. Для визначення віталітету популяцій багатовимірний аналіз вважається пріоритетним [4, 5], оскільки дає змогу поєднати комплекс ознак, що характеризують різні аспекти ростових і репродуктивних процесів у організмах.

Подальший алгоритм віталітетного аналізу передбачає формування трьох класів шляхом поділу варіаційного ряду кожної з обраних ознак на три частини. Автор методу запропонував три варіанти для виокремлення групи особин центрального класу [4, 5]: поділ варіаційного ряду ознаки на три рівні частини, довільне виділення меж класу залежно від мети дослідження або знаходження середнього арифметичного ознаки з довірчими інтервалами на основі критеріїв нормального розподілу.

Проте Ю.А. Злобін побіжно зазначив, що подекуди, в разі використання останнього підходу, кількість особин у середньому класі дещо знижується [4].

Останнім етапом віталітетного аналізу є порівняння отриманих результатів із теоретичними частотами потрапляння особин до того чи іншого класу за допомогою χ^2 -тесту та визначення індексу якості популяції Q за формулою $Q = 1/2 \times (a + b)$, де a — кількість особин вищого класу, b — кількість особин середнього класу віталітету [4].

Метою нашого дослідження було виявити вплив різних підходів до оцінки віталітету популяції на остаточний результат, а також деталізувати методику багатовимірної віталітетної аналізу, зокрема запропонувати єдиний спосіб визначення обсягу центрального класу.

Огляд сучасних методик багатовимірної віталітетної аналізу

Для оцінки віталітету за більш як двома ознаками Ю.А. Злобін використовує Q -техніку [4]. Тобто порівняння проводиться шляхом зіставлення набору значень ознак за особинами, а не особин у полі ознак, як у разі застосування R -техніки в одно- та двовимірному аналізах. Відповідно особини ранжують за факторним навантаженням, тобто детермінуючою ознакою є інтегрованість (скорельованість) ознак. Унаслідок цього визначається інтегрованість особин — наявність їхніх груп із набором ознак, що мають більш-менш сталі значення. На нашу думку, в такий спосіб доцільно виявляти морфологічно відокремлені групи особин у популяції та визначальні для них комплекси ознак, але не інтегральну характеристику популяції, зокрема її віталітет.

Розглянемо також оригінальний підхід А.Г. Биструшкіна для встановлення віталітету популяцій *Rubus idaeus* L. [1]. Він полягає у визначенні середнього для певного класу віталітету значення кількості особин за кожною з ознак. Побудований таким чином віталітетний спектр популяції є усередненням усіх спектрів ознак. Цей підхід не знижує обсяг центрального класу. Однак він має суттєвий, на нашу думку, недолік: особини, що за різними ознаками належать до різних класів віталітету, зараховуються як окремі особини в різні класи. Відповідно отриманий віталітетний спектр популяції використовує механічно усереднені значення і не показує інтегральних властивостей особин і їхньої життєздатності.

Розбіжність між спектрами, що побудовані за вказаним підходом і методикою Ю.А. Злобіна (R -техніка для одно- та двовимірної аналізу) [4, 5], виявляється вже в разі використання двох ознак (табл. 1). Якщо за однією з них значно переважають особини певного класу, то усереднений віталітет популяції наблизитиметься до розподілу за цією ознакою. Разом з тим при визначенні віталітету за методикою Злобіна виявляються інтегральні властивості популяції. Зокрема, в наведеному в табл. 1 прикладі суттєво зріс обсяг центрального класу. Це сталося внаслідок того, що до центрального класу потрапили також особини, які за однією з ознак належать до нижчого класу, а за іншою — до вищого. Механізм формування класу b за окресленими вище методиками показано на рис. 1.

За використання однієї чи двох ознак віднесення особин до класів є простим й однозначним: воно виконується поділом варіаційного ряду ознак на три частини в разі одновимірного підходу або побудовою матриці — за двовимірного. Якщо ж факторів більше двох, ми застосовували такий принцип віднесення особини до того чи іншого класу. За кожною з ознак особинам присвоювали значення «1» у випадку потрапляння особини до класу *a* за даною ознакою, «0» — до центрального класу, і «-1», якщо значення ознаки відповідало класу *c*. Загальний клас віталітету особини визначався шляхом сумування присвоєних значень за всіма *n* використаними ознаками. Якщо сума значень (*V*) входила в діапазон від

Таблиця 2. Матриця значень ознак для чотиривимірного аналізу

Ознаки				V	Ознаки				V	Ознаки				V
1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	
1	1	1	1	4	1	0	1	1	3	1	-1	1	1	2
1	1	1	0	3	1	0	1	0	2	1	-1	1	0	1
1	1	1	-1	2	1	0	1	-1	1	1	-1	1	-1	0
1	1	0	1	3	1	0	0	1	2	1	-1	0	1	1
1	1	0	0	2	1	0	0	0	1	1	-1	0	0	0
1	1	0	-1	1	1	0	0	-1	0	1	-1	0	-1	-1
1	1	-1	1	2	1	0	-1	1	1	1	-1	-1	1	0
1	1	-1	0	1	1	0	-1	0	0	1	-1	-1	0	-1
1	1	-1	-1	0	1	0	-1	-1	-1	1	-1	-1	-1	-2
0	1	1	1	3	0	0	1	1	2	0	-1	1	1	1
0	1	1	0	2	0	0	1	0	1	0	-1	1	0	0
0	1	1	-1	1	0	0	1	-1	0	0	-1	1	-1	-1
0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	0	-1	0	1	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	-1
0	1	0	-1	0	0	0	0	-1	-1	0	-1	0	-1	-2
0	1	-1	1	1	0	0	-1	1	0	0	-1	-1	1	-1
0	1	-1	0	0	0	0	-1	0	-1	0	-1	-1	0	-2
0	1	-1	-1	-1	0	0	-1	-1	-2	0	-1	-1	-1	-3
-1	1	1	1	2	-1	0	1	1	1	-1	-1	1	1	0
-1	1	1	0	1	-1	0	1	0	0	-1	-1	1	0	-1
-1	1	1	-1	0	-1	0	1	-1	-1	-1	-1	1	-1	-2
-1	1	0	1	1	-1	0	0	1	0	-1	-1	0	1	-1
-1	1	0	0	0	-1	0	0	0	-1	-1	-1	0	0	-2
-1	1	0	-1	-1	-1	0	0	-1	-2	-1	-1	0	-1	-3
-1	1	-1	1	0	-1	0	-1	1	-1	-1	-1	-1	1	-2
-1	1	-1	0	-1	-1	0	-1	0	-2	-1	-1	-1	0	-3
-1	1	-1	-1	-2	-1	0	-1	-1	-3	-1	-1	-1	-1	-4

1 до n ($V \in [1; n]$), особину відносили до класу a , якщо $V = 0$, — до класу b , якщо ж $V \in [-n; -1]$, то до класу c . Окрім того, було використано альтернативний метод розподілу особин на класи: ряд розбивали на три рівні частини.

Результати досліджень та їх обговорення

Розглянемо визначення кількості особин у класах віталітету за описаною нами методикою на прикладі чотиривимірного аналізу. Загальна кількість варіантів комбінування класів віталітету різних ознак із додаванням кожного наступного фактора зростає втричі. Отже, загальна кількість унікальних комбінацій чотирьох ознак становитиме 81.

Проаналізуємо варіанти сум рангових значень («-1», «0» чи «1»). У верхній частині табл. 3 вказано кількість таких сум для чотиривимірного аналізу залежно від значення V . Наведені числа є тринomialними коефіцієнтами п'ятого ряду [7] (тобто коефіцієнтами розкладу триному $(1 + x + x^2)^5$) і формують нормальний розподіл. Підрахувавши кількість особин у кожному з класів віталітету, отримуємо такі результати: за використання першого підходу (для центрального класу $V = 0$) кількість особин у крайніх класах є більшою (по 38 %), ніж у центральному класі (23 %). Це спричинено тим, що число комбінацій класів ознак, які в сумі дають $V = 0$, менше, ніж кількість варіацій, сума яких відмінна від нуля (табл. 3).

За умови поділу ряду значень V на три рівні частини (підхід 2) кількість особин у центральному класі значно збільшується і перевищує 50 % (табл. 3). З метою наближення розподілу до рівномірного в третьому підході ми віднесли до центрального класу також ті особини, для яких $V \in [-1; 1]$, але які мають лише одну ознаку зі значеннями, що не потрапляють до центрального класу. Така умова дещо зменшила кількість особин у центральному класі, проте не призвела до їх рівномірного розподілу. Як бачимо, поділ рангового ряду на три класи є досить складним завданням.

Отже, на прикладі чотиривимірного аналізу ми показали характер розподілу особин на класи та його залежність від принципу формування центрального класу. Оскільки перший підхід дає результати, найближчі до рівномірного розподілу особин, подальші розрахунки розподілів ми виконували за ним.

Таблиця 3. Розподіл особин за значеннями V та класами віталітету

Характеристика		V								
		-4	-3	-2	-1	0	1	2	3	4
Кількість особин, шт.		1	4	10	16	19	16	10	4	1
Характеристика		Класи								
		c			c/b	b	b/a	a		
Кількість особин (%) за підходами:	1	38,3				23,4	38,3			
	2	18,5			63,0			18,5		
	3	23,5			53,0			23,5		

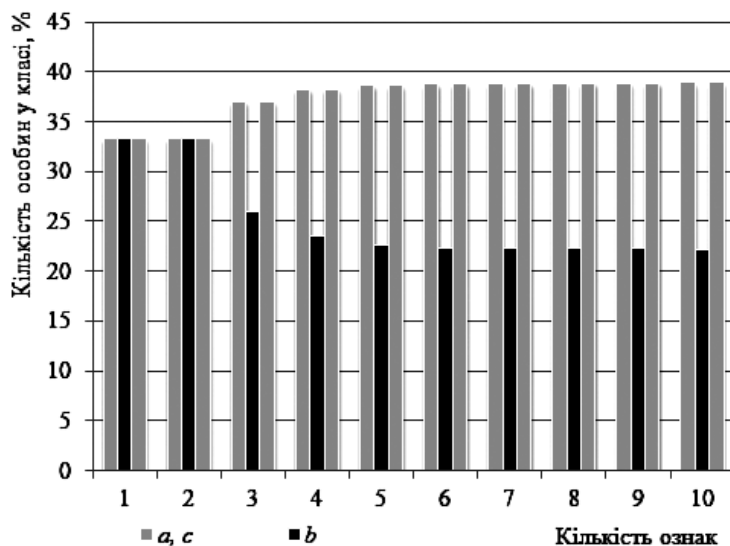


Рис. 2. Зміна обсягу класів віталітету зі збільшенням кількості ознак: *a, c* — вищий і нижчий класи віталітету, *b* — центральний клас

Fig. 2. Change of vitality classes amount by the growth of number of features: *a, c* — higher and lower vitality classes, *b* — central class

На рис. 2 показано зміну обсягів класів зі збільшенням кількості використаних ознак. Як бачимо, для одно- та двовимірного аналізу частка особин у кожному класі однакова, тоді як для тривимірного спостерігається зменшення кількості особин центрального класу і збільшення обсягів крайніх. Із зростанням кількості використаних ознак обсяг центрального класу змінюється за експоненційною залежністю, що, починаючи з тривимірного аналізу, описується рівнянням (із величиною достовірності апроксимації $R^2 = 0,99$): $b = 2,2208e^{1,0819n}$, де b — кількість особин у центральному класі; n — кількість використаних ознак.

Наведені розбіжності в обсягах класів наближають віталітетний спектр популяції з типу 5 (рівноважна, рівномірний розподіл) до типу 8 (депресивна, центральний клас містить 16,7 % особин) за Злобіним [4], що зумовлює зниження оцінки віталітету популяції.

За необхідності застосування багатовимірного аналізу ми пропонуємо визначати віталітет популяції за такою схемою. Передусім для кожної особини необхідно знайти суми зважених значень по всіх ознаках: $W = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{x_i - x_{i_{min}}}{x_{i_{max}} - x_{i_{min}}}$, де n — кількість ознак, x_i — значення i -ої ознаки для особини, $x_{i_{max}}$ і $x_{i_{min}}$ — відповідно максимальне та мінімальне значення ознаки серед особин усіх досліджених популяцій. Це допоможе уникнути ранговості ряду, що ділиться на класи віталітету. Далі слід визначити діапазон отриманих сум по всіх особинах, розділити його на три класи з використанням середнього арифметичного та довірчих інтервалів.

Основним питанням у цій послідовності дій є розміри довірчих інтервалів середнього арифметичного. Для теоретичних розрахунків ще раз нормалізуємо ряд значень W : $W_n = \frac{x_i - x_{i_{\min}}}{x_{i_{\max}} - x_{i_{\min}}}$. Прийmemo, що розподіл W є рівномірним*, тоді, згідно з властивостями цього типу розподілів [8], $\bar{x} = \frac{\max + \min}{2}$, і в нашому випадку дорівнює 0,5, дисперсія $\sigma^2 = \frac{(\max - \min)^2}{12} = \frac{1}{12}$. Оскільки, незалежно від типу розподілу, у віталітетному аналізі використовують формулу визначення довірчого інтервалу нормального розподілу, то $\bar{x} \pm \frac{t \cdot \sigma}{\sqrt{n}} = 0,5 \pm \frac{1,96}{\sqrt{12n}}$, де n — кількість особин. За умов рівномірного розподілу в інтервалі [0;1], щоб отримати три класи однакового обсягу, $\pm \frac{t \cdot \sigma}{\sqrt{n}}$ має набувати значень $\pm 1/6$. Для цього ми вводимо коефіцієнт k , що трансформує значення, знайдені за останньою формулою у $1/6$. У табл. 4 наведено значення довірчих інтервалів, обчислених за останньою формулою, та відповідні коефіцієнти k .

Отже, після нормалізації ряду значень W обчислюємо довірчі інтервали за стандартною формулою і множимо їх на коефіцієнт k . Отримані значення обмежують центральний клас віталітету. Подальший алгоритм дій відповідає стандартній методиці: будуємо віталітетний спектр популяції та визначаємо його тип і коефіцієнт якості популяції Q . Втім біологічна інтерпретація одержаних таким чином оцінок має бути обережною, оскільки однозначне тракту-

Таблиця 4. Значення довірчих інтервалів залежно від кількості особин та коефіцієнти k для перетворення ряду в рівномірний розподіл

n	$\pm \frac{1,96}{\sqrt{12n}}$	k	n	$\pm \frac{1,96}{\sqrt{12n}}$	k
10	0,1789	0,9315	60	0,0730	2,2817
15	0,1461	1,1409	65	0,0702	2,3749
20	0,1265	1,3173	70	0,0676	2,4645
25	0,1132	1,4728	75	0,0653	2,5510
30	0,1033	1,6134	80	0,0633	2,6347
35	0,0956	1,7427	85	0,0614	2,7158
40	0,0895	1,8630	90	0,0596	2,7945
45	0,0843	1,9760	95	0,0581	2,8711
50	0,0800	2,0829	100	0,0566	2,9457
55	0,0763	2,1846			

* Варто зауважити, що рівномірний розподіл W не передбачає рівномірні розподіли значень окремих ознак. Навпаки, залежно від комбінацій цих значень у певної особини можна отримати як рівномірний розподіл (коли всі ознаки абсолютно корелюють між собою і в кожній особині всі ознаки мають одне зважене значення), так і нормальний розподіл (коли комбінації значень ознак максимально різноманітні).

вання їх взаємозалежності з процесами росту, розвитку та репродукції потребує практичних досліджень на конкретному популяційному матеріалі.

Встановлення теоретично обґрунтованих значень довірчих інтервалів для визначення обсягів центрального класу у віталітетному аналізі дасть змогу отримувати порівнювані дані, оскільки досі за рекомендаціями автора віталітетного аналізу довірчі інтервали можна було змінювати залежно від характеру зібраних даних [4]. Це здійснювали деякі автори [2, 6], хоча більшість використовували стандартний метод.

Потенційною альтернативою наведеній методиці є можливість обійти проблему обсягів довірчих інтервалів шляхом модифікації методики χ^2 -тесту. Зокрема, порівнювати розподіл значень не за трьома класами, а за гістограмами розподілу з фіксованим числом класів (наприклад, 10). Отже, точніше оцінюватимуться асиметрія та ексцес розподілу.

Очевидно, розмірна структура популяції, що використовується у віталітетному аналізі, потенційно дає змогу робити біологічно значущі висновки не тільки щодо співвідношень різних морфологічних груп особин, але й стосовно розмаху та характеру самого розподілу. Зокрема, можна припустити, що близькість розподілу особин за віталітетом до нормального характеризує популяцію як нормальну з більш-менш однорідними умовами існування. Тоді як поляризація особин по кінцях варіаційного ряду, ймовірно, свідчить про існування груп особин різної життєздатності або формування груп особин різних екотипів. Це може вказувати на пристосування популяції до мінливих умов середовища, динамічних змін у самій популяції чи інші чинники, що порушують її стабільність.

Таким чином, бачимо, що використання багатовимірною віталітетного аналізу потребує певних пересторог як у методичному виконанні, так і в інтерпретації результатів.

Висновки

Для виокремлення морфологічно відмінних груп особин варто застосовувати багатовимірний аналіз за Q-технікою. Для оцінки віталітету популяцій доцільно використовувати одно—двовимірний аналіз за класичною методикою або багатовимірний аналіз за модифікованим нами алгоритмом. Обсяги довірчих інтервалів для багатовимірних аналізів потребують подальших емпіричних перевірок для їх уточнення та формалізації.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Быструшкин А.Г. К вопросу об оценке жизнестойкости ценопопуляций: сравнение методов на примере *Rubus idaeus* L. / Вест. Челяб. гос. ун-та. Экология. Природопользование. — 2007. — № 6. — С. 108—116.
2. Дорошенко К.В. Особливості дослідження віталітетної структури та онтогенетичної стратегії ценопопуляцій ранньовесняних ефемероїдів (на прикладі *Galanthus nivalis* L.) // Мат-ли ХІІІ з'їзду УБТ (19—23 вересня 2011 р., Львів). — Львів: Простір М, 2011. — 508 с.
3. Злобин Ю.А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. — 60 с.

4. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. — 146 с.
5. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. — Сумы: Универс. книга, 2009. — 263 с.
6. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cerphalanthra rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника / Мат-лы VII Всерос. популяцион. семинара «Популяции в пространстве и времени» (11—15 апр. 2005 г., Нижний Новгород) // Вест. Нижегород. ун-та. Сер. биол. — 2005. — 1. — С. 85—98.
7. Пойа Дж. Математическое открытие / Под ред. И.М. Яглома; пер. с англ. С. Бермана. — М.: Наука, 1976. — 448 с.
8. Чернова Н.И. Теория вероятностей: Учеб. пособ. — Новосибирск, 2007. — 160 с.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 03.02.2012 р.

М.Д. Бурлака

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОМЕРНОГО ПОДХОДА ПРИ ОЦЕНКЕ ВИТАЛИТЕТА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Проанализировано существующие методики многомерного виталитетного анализа популяций растений. Установлено ограничение при использовании стандартного подхода. Предложено модифицированную методику определения виталитета популяции с применением нескольких признаков.

К л ю ч е в ы е с л о в а: виталитет, популяция, методика.

M.D. Burlaka

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

PECULIARITIES OF THE MULTIVARIATIVE APPROACH TO VIABILITY ANALYSIS OF PLANT POPULATIONS

Current methods of multivariate viability analysis of plant populations are considered. Restrictions of the standard procedure are determined. A modified methodology of multivariate population viability analysis is proposed.

Key words: viability, population, methodology.