

Институт биологии Академии Наук Латвийской ССР

На правах рукописи

УДК 595.713:631.46

МЕЛЕЦИС

Виестурс Петрович



СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД В ИССЛЕДОВАНИЯХ БИОИНДИКАЦИОННОЙ РОЛИ
КОЛЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA) ПРИ ИЗУЧЕНИИ ВЛИЯНИЯ ИНДУСТРИАЛЬНОГО
ЗАГРЯЗНЕНИЯ

(03.00.16 -- экология)

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

научный руководитель: доктор биологических
наук РУПАИС Аманд
Арвидович, Ботанический
сад АН Латвийской ССР.

Рига -- 1988

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава I. Состояние биоиндикационных исследований антропогенного воздействия	8
I.1. Теоретические принципы, цели и проблемы биоиндикационных исследований	8
I.2. Характеристика почвенно-зоологических биоиндикационных исследований промышленного загрязнения	20
I.3. Коллемболы как биоиндикаторы	22
Глава 2. Проблемы методики учета коллембол	24
2.1. Методика сбора и камеральной обработки коллембол	27
2.2. Сравнительная оценка эффективности методов Тулгрена и Балого	36
2.3. Зависимость некоторых синэкологических показателей от размера и количества проб	39
Глава 3. Методика и материал биоиндикационных исследований коллембол у цементного комбината	64
3.1. Общая характеристика источника загрязнения и района исследований	64
3.2. Принципы выбора пробных площадей, их число и схемы расположения	68
3.3. Характеристика пробных площадей и экологических изменений, вызванных загрязнением.....	71
3.4. Методика изучения коллембол и экологических факторов на пробных площадях	74

Глава 4. Математические методы обработки данных	76
4.1. Методы, применяемые при одномерном подходе в биоиндикационных исследованиях	76
4.2. Методы, применяемые при многомерном подходе в биоиндикационных исследованиях	84
4.3. Применение мутационного моделирования при многомерном анализе матриц данных с числом переменных, превышающим число наблюдений	97
Глава 5. Одномерный подход в биоиндикационных исследованиях влияния загрязнения цементного комбината на коллембол	114
5.1. Выявление биоиндикации на популяционном уровне	114
5.1.1. Изменение плотности и встречаемости коллембол в зависимости от степени загрязнения	114
5.1.2. Изменение характера сезонной динамики плотности	123
5.2. Выявление биоиндикации на зооценотическом уровне	131
5.2.1. Видовая структура	131
5.2.2. Структура доминирования и видовое разнообразие	140
Глава 6. Многомерный подход в биоиндикационных исследованиях влияния загрязнения цементного комбината на коллембол	143
6.1. Выделение общих факторов в комплексе переменных, характеризующих экологические факторы среды, методом главных компонент	143

6.2. Оценка относительной силы влияния общих факторов на синэкологические характеристики методом регрессии на главные компоненты	150
6.3. Сопоставление структуры общих факторов, выделенных по комплексам переменных, характеризующих экологические факторы и синэкологические признаки	156
6.4. Анализ устойчивости структуры общих факторов	160
6.5. Анализ взаимосвязей в объединенном комплексе переменных и их экологическая интерпретация	163
Глава 7. Системный подход в биоиндикационных исследованиях и проблема биоиндикации на экосистемном уровне	185
Общие выводы	199
Литература	201
Приложение	234

ВВЕДЕНИЕ

В условиях возрастающего антропогенного воздействия на природу биоиндикационные исследования, как средство контроля за состоянием природной среды, приобретают все большее значение. Бурное развитие этих исследований в последние годы характеризуется как расширением спектра объектов, используемых в качестве биоиндикаторов, так и усложнением задач исследования. Выделены уровни биоиндикации (клеточный, организменный, популяционный, ценоотический, экосистемный), разработаны основные теоретические принципы биоиндикации антропогенных воздействий (Schabert, 1985). К сожалению, усложнение задач исследования не сопровождалось соответствующим усовершенствованием существующей методологии, рассматривающей биоиндикацию с позиций упрощенной одномерной схемы причинно-следственных отношений. Применение этой методологии к более сложным задачам привело к возникновению многих проблем. Традиционная методология применима, если от биоиндикации требуется только установление наличия вредного влияния в окружающей среде (экспресс-индикация). Когда же целью является изучение изменений структурно-функционального состояния биологической системы под воздействием комплекса антропогенных факторов, использование одномерного подхода может привести к ошибочным заключениям. Для решения подобных задач необходим качественно другой - системный многомерный подход, который в биоиндикационных исследованиях до сих пор не разрабатывался.

Особенно актуальна разработка подобного подхода в почвенно-зоологических биоиндикационных исследованиях антропогенных воздействий, цель которых - оценка состояния почвенной экосистемы по совокупности изменений структуры населения почвенных обитателей. Почва является узловым компонентом биогеоценоза, но в почве про-

исходит и накопление и дальнейшее химическое превращение загрязнителей (Карпачевский, 1976).

Главной целью настоящей работы явилась разработка принципов и методики системного подхода в почвенно-зоологических биоиндикационных исследованиях загрязнений. В качестве модельного объекта были выбраны коллемболы. Исследования проводились на примере воздействия выбросов цементного комбината на почвенную экосистему.

Промышленность стройматериалов, в том числе цементная промышленность, в Советском Союзе ответственна на 13% всех выбросов в атмосферу (Соломатина, 1976, цит. по Лейранд и др., 1978). Трудности, связанные с соблюдением технологического режима, и несовершенство очистных сооружений приводит к сильному пылевому загрязнению больших прилегающих к заводам территорий. Латвийская ССР является республикой с весьма развитой цементной промышленностью. В связи с недостаточным уровнем изученности воздействия загрязнения цементных заводов на биогеоценозы, начиная с 1974 г. Институтом биологии АН ЛССР были организованы комплексные исследования по данной проблеме, часть которых является обсуждаемые в данной работе почвенно-зоологические исследования.

В рамках главной цели исследований были поставлены следующие частные задачи:

1. Адаптация математических методов многомерного анализа для изучения реакции модельной группы почвенных беспозвоночных на многокомпонентное химическое загрязнение с учетом неравномерности фона природных экологических факторов.

2. Оценка возможностей использования современных методов син-экологического анализа при традиционном одномерном подходе как вспомогательного аппарата исследования в рамках системного подхода.

3. Исследование изменений сообществ коллембол под воздейст-

нием загрязнения почвы выбросами цементного комбината, выделение бионидикационных признаков и оценка состояния почвенной экосистемы.

4. Сравнение результатов, полученных при использовании одномерного и многомерного подходов.

5. Разработка оптимальной для конкретных условий методики учета коллембол с точки зрения эффективности выгонки этих беспозвоночных из почвенных проб и с целью снижения стандартной ошибки плотности, а также получения надежных значений синэкологических показателей.

Автор выражает благодарность канд. биол. наук А.Р.Гриббергсу за оказанную помощь при овладении систематикой коллембол, канд. биол. наук А.П.Расиньшу (Прибалтийский филиал ВИЗР) за оказанную помощь при разработке методики учета коллембол, канд. сельскохозяйств. наук Д.И.Берине (Институт биологии АН ЛатвССР) и другим сотрудникам лаборатории экологии за предоставленную возможность использовать исходные данные почвенно-химических анализов, канд. биол. наук А.А.Аболине (п/о "Сялава") и М.А.Радине (Ботанический сад АН ЛатвССР) за предоставление учетных данных по мхам и почвенным микромицетам. Автор очень признателен также канд. техн. наук Х.К.Бушу (п/о "Сялава") за организационную и техническую помощь и консультации при обработке данных на ЭВМ ЕС-1045 и докт. биол. наук А.А.Рупайсу - научному руководителю диссертации за ценные советы и поддержку во время подготовки этой работы.

Глава I. СОСТОЯНИЕ БИОИНДИКАЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

I.I. Теоретические принципы, цели и проблемы биоиндикационных исследований

Любая биологическая система (организм, популяция, сообщество) в процессе эволюции приспособилась к определенному комплексу факторов окружающей среды, к определенным интервалам интенсивности воздействия этих факторов. Поэтому данная система может быть характеризована некоторым проявлением реакции на изменение интенсивности определенного фактора (абиотического, биотического, природного или антропогенного). Подобные проявления рассматриваются как биоиндикация в широком смысле. В узком смысле под термином биоиндикация следует понимать проявления реакции биологических систем только на прямые или косвенные воздействия антропогенных факторов (Schubert, 1986).

Так как в настоящее время в литературе имеются несколько определений биоиндикации (Шуберт, Кальвейт, 1979; Stöcker, 1980; Stöcker et al., 1981; Schubert, 1986), и каждое из них отражает только какую-либо сторону этого понятия, мы считаем необходимым перечислить основные положения, которые в них отражены:

1. Биоиндикация - это явление, заключающееся в изменении некоторого измеримого признака (признаков) биологической системы.
2. Данное явление наступает вследствие зависящей от времени реакции биологической системы.
3. Реакция характеризуется достаточной чувствительностью.
4. Реакцию может вызвать как прямое, так и косвенное воздействие антропогенного фактора.
5. Биоиндикация выявляется на основе сравнительного анали-

за степени изменения признака (признаков) у одного и того же биологического объекта при различной интенсивности воздействия антропогенного фактора, или у серии однотипных биологических объектов, испытывающих различную интенсивность воздействия фактора.

6. Реакция биологической системы на данный антропогенный фактор зависит от комплекса факторов окружающей среды, а также от внутреннего состояния или структуры данной системы.

Можно выделить три основные цели биоиндикационных исследований (Мелецис, 1988):

1. Применение биоиндикации или биотестирования для определения концентрации загрязнителей в природной среде.

2. Оценка общего состояния природной среды или важнейших ее компонентов (воздуха, воды, почвы).

3. Оценка структурно-функционального состояния экосистем или отдельных их элементов, имеющих экономическое или природоохранное значение.

В бурном развитии биоиндикационных исследований в последние годы, однако, стали намечаться определенные трудности на пути достижения этих целей.

Пока исследования ограничивались задачей выявления биоиндикаторов при известном антропогенном воздействии, проблем не возникало. Почти любой биологический объект или процесс, зависимость которого от антропогенных факторов изучалась, в той или иной степени реагирует на эти воздействия, благодаря чему за короткий период времени было описано большое количество биоиндикативных реакций на разных уровнях живой материи. Проблемы обнаруживались, когда, согласно вполне закономерной логике развития науки, исследователи начали ставить обратную задачу: использовать уже выявленные биоиндикаторы для распознавания и оценки нарушений среды.

При этом возникли следующие проблемы (Шеллсис, 1988):

1. Зависимость биоиндикации как реакции биологической системы на воздействие загрязнения, от экологических факторов среды, не связанных с загрязнением, а также от внутреннего структурно-функционального состояния биологической системы.

2. Проблема информативности биоиндикаций и биотестов.

3. Недостаточность экологических знаний о видах-биоиндикаторах.

4. Проблема определения концентрации вредных веществ в окружающей среде с использованием биологических объектов.

5. Проблема информативности неспецифического тестирования или биоиндикации.

6. Проблема биоиндикации многокомпонентного химического загрязнения с неравномерным пространственным распределением различных фракций.

На зависимость биоиндикации или биотестирования от экологических факторов среды и физиологического состояния, возраста, пола, популяционно-генетических параметров организма-биоиндикатора указывают результаты исследований как растений (Ernst, 1980; Goossens, 1980; Horvath, 1980; Punz, 1980; Sarosiek, Wozakowska-Natkaniec, 1980; Schimniger, 1980; Tesche et al., 1980; Türk, Christ, 1980; Hillbriecht-Ilkowska et al., 1984; Heidt, 1986; Dietl, 1987), так и животных (Миронов и др., 1985; Bradley, Sprague, 1985; Fischer, 1985; Honda, Tatsukawa, 1985; Jacobson et al., 1985; Bengtson et al., 1986; Talbot, 1986; Tataruch, 1986; Wren, 1986; Костылев и др., 1987; Gochfeld, Burger, 1987; Lyngly, Brix, 1987). Обнаружилось также, что данные, полученные в лабораторных экспериментах с теми или иными тест-объектами, трудно использовать применительно к природным условиям, где все факторы среды действуют взаимосвязанно (Bednarek, 1984; Filip, 1986; Lewis,

Натт, 1986; Peterson, 1986). Из этого следует, что в качестве биоиндикаторов целесообразно использовать либо такие организмы, для которых характерны стабильные, узкие пределы толерантности к изучаемому антропогенному фактору (при условии, что эта толерантность не изменяется в случае изменений внешних факторов среды), либо такие организмы, накопление которыми загрязняющих веществ не зависит от внешних факторов среды и от их физиологического состояния. Подавляющее большинство организмов, конечно, не соответствует столь строгим требованиям, что и послужило причиной возникновения первой проблемы.

Вторая проблема заключается в том, насколько мы вправе распространить выводы, полученные при тестировании вредного воздействия токсикантов на организмах одних видов, на организмы других видов, обитающих в сходных условиях. Подобные экстраполяции (Suter, Vaughan, 1984) не учитывают, что у каждого вида организмов требования к тем или иным факторам среды могут различаться. Вышеупомянутая зависимость биоиндикативных реакций от комплекса факторов окружающей среды, соотношение силы воздействия которых непрерывно изменяется, может оказаться причиной получения ошибочных результатов в случае применения таких экстраполяций в природных условиях. Любой вид организмов способен характеризовать не больше не меньше, как фактическое состояние комплекса факторов, определяющих его экологическую нишу. В этом отношении реакция каждого вида организмов на загрязнение биотопа уникальна и характеризует только состояние самого объекта биоиндикации.

Третья проблема связана с первой. Чтобы можно было использовать вид-биоиндикатор для характеристики состояния среды (изменений тех или иных экологических факторов или процессов, с которыми данный вид прямо или косвенно связан), необходимы хорошие предварительные знания экологии этого вида (Кривошукский, 1975; Górgu,

1980). В противном случае биоиндикационная ценность выявленных изменений у данных организмов или сообществ теряется. К сожалению, степень экологической изученности отдельных групп организмов, в особенности почвенных беспозвоночных, не удовлетворяет современные требования экспертизы состояния окружающей среды.

Четвертая проблема также тесно связана с первой. В начале становления биоиндикационных исследований загрязнений были высказаны предположения (Pospíšil, Boháč, 1986), что биоиндикаторы смогут заменить дорогостоящие химические анализы при определении концентрации загрязняющих веществ в окружающей среде. Однако стабильные, тесные корреляции между концентрацией химических веществ в среде и реакцией биоиндикатора, в том числе накопления в организме этих веществ, были выявлены только в лабораторных условиях. Зависимость биоиндикации от комплекса внешних факторов среды и физиологического состояния организмов сильно затрудняет экстраполяцию результатов экспериментов на природные условия (Pezzoone, 1986). Идея оценки концентрации токсиантов методом биоиндикации не оправдала себя даже на таких классических объектах биоиндикации как лишайники (Seaward, 1980). При этом остается один вывод: биоиндикационные исследования в каждом конкретном случае необходимо сопоставлять с данными химических анализов. В условиях постоянного усовершенствования инструментального мониторинга загрязнения биологические индикаторы не смогут соперничать с техникой в отношении точности определения содержания химических веществ (Impens, Paul, 1980; Impens et al., 1986).

Использование аккумулярующих биоиндикаторов (организмов-концентраторов) для оценки степени загрязнения среды оправдано тогда, когда необходимо проследить миграцию вредных веществ по трофической цепи, хотя из-за физиологических особенностей неко-

торых видов - звеньев цепи могут наблюдаться также несоответствия общей закономерности миграции этих веществ (Amiard-Triquet et al., 1987). Организмы-концентраторы, очевидно, более надежно использовать не для характеристики концентрации вредных веществ в окружающей среде, а просто для определения их наличия или отсутствия в ней (Goede, De Vlieg, 1986), особенно в тех случаях, когда концентрация вредных веществ в окружающей среде очень мала. Вообще же, видов, которые соответствуют требованиям биомониторинга концентрации в среде загрязняющих веществ, очень немного (Ellenberg et al., 1985).

Пятая проблема связана с эффективностью использования методов неспецифической биоиндикации и тестирования. Методология неспецифической биоиндикации основывается на ценном свойстве живых систем проявлять однотипную реакцию на различные вредные факторы, что весьма полезно при сравнительных исследованиях общего состояния природной среды в условиях сложного переплетения различных антропогенных воздействий. Неспецифическими методами биоиндикации следует считать некоторые тесты на уровне клеточных структур (Трупов и др., 1979), в том числе тест хлорофилла (Karaukhov et al., 1986), тест культуры спиродел (Magone, Тайванс, 1985). К методам неспецифической биоиндикации можно причислить также изучение некоторых интегральных характеристик структуры сообществ и экосистем, таких как видовое разнообразие, первичная продуктивность, скорость разложения, круговорот элементов питания и др. (Казанская, 1979; Stöcker, 1980; Grodzinsky, Yorks, 1981). На неспецифических методах основывается т.н. "медицинский" подход в биоиндикационных исследованиях (Трупов и др., 1979), сущность которого заключается в том, что выводы о состоянии биологической системы делаются на основе какого-либо интегрального параметра или теста, подобно тому, как по температуре тела судят о состоя-

нии здоровья человека. Но интегральные показатели не дают информации о тех внутренних структурно-функциональных изменениях биологической системы, которые в конечном счете и приводят к внешне наблюдаемым неспецифическим реакциям, подобно тому, как температура тела человека не дает информации о характере его заболевания.

И, наконец, нестая проблема связана с гетерогенностью химического загрязнения. Обычно поток загрязнителей является многокомпонентным, состоящим из большого числа химических элементов и соединений, каждый из которых сам по себе вызывает различную реакцию биологических систем. В настоящее время мало известно об эффектах взаимодействия и синергизме различных соединений. Соотношения отдельных компонентов в этом потоке могут изменяться в зависимости от расстояния от источника эмиссии, от климата и погодных условий, используемого в производстве сырья и прочих факторов. В зависимости от свойств почвы, динамики почвенных процессов техногенные вещества испытывают те или иные превращения: разлагаются, преобразуются, переходят в неусвояемые живыми организмами формы, мигрируют за пределы определенного профиля почвы, или, наоборот, сохраняют токсичность, накапливаются в доступных формах (Глазовская, 1979).

В подобных случаях, очевидно, ошибочно было бы изучать реакцию биологических систем от концентрации в среде только одного выбранного химического соединения.

Общим признаком большинства проводившихся до сих пор биондикационных исследований является односторонность методического подхода, основанного на простой схеме доза-эффект. Назовем это одномерным подходом в биондикационных исследованиях, подразумевая при этом концептуальный характер, а не аппарат математических методов, используемых при данном подходе. Возникающие при этом

проблемы являются серьезным поводом для усомнения в плодотворности дальнейшего использования подобного подхода, хотя, с другой стороны, нельзя отрицать многие положительные результаты, достигнутые в области биоиндикации антропогенных воздействий при использовании этой методологии (многие биохимические методы ранней биоиндикации, картирование территорий с использованием фитоиндикации и др.). Очевидно следует выяснить область применимости одномерного подхода, выявить ту группу задач, при которых его использование уже наталкивается на выше рассмотренные проблемы и, таким образом, может привести к переоценке или недооценке изучаемых антропогенных воздействий.

На наш взгляд, методы биоиндикации можно подразделить на две большие группы по их целевому назначению:

1. Методы экспресс-индикации, цель которых - простая, быстрая и точная оценка наличия повреждения у биологической системы или установление вредного влияния в окружающей среде.

2. Методы биоиндикации структурно-функциональных изменений биологических систем, цель которых - выяснение причин и механизмов повреждения не только элементов, но и системообразующих связей между ними в биологических системах, прогноз их состояния.

К первой группе методов можно отнести многие неспецифические методы фитоиндикации, от которых требуется не больше, чем оценка присутствия-отсутствия вредного влияния вообще, или, в лучшем случае, установления нескольких градаций вредного воздействия среды. При этом применение одномерного подхода, очевидно, не может привести к большим ошибкам. Для методов второй группы само их целевое назначение требует качественно иного - системного многомерного подхода.

Системный подход не есть какой-то математический метод и даже не группа методов. Это стратегия научного поиска (Джефферс, 1981).

С точки зрения системного подхода биоиндикация является изменением некоторого выходного свойства (свойств) биологической системы при определенном изменении входного свойства (свойств) под влиянием антропогенного фактора. Тогда одномерный подход фактически представляет собой частный случай системного подхода, а его альтернативой является многомерный подход, рассматривающий биоиндикацию как изменение определенного свойства (свойств) биологической системы под воздействием комплекса факторов среды, в котором антропогенное влияние выступает лишь как один или несколько факторов внешних по отношению к системе (рис. 1). Отдельные элементы многомерного подхода в биоиндикационных исследованиях прослеживаются в ряде работ (Stücker, 1980; Stücker et al., 1981; Мелецис, 1984; Grossman et al., 1984; Cabela, Grossmann, 1985; Thomas et al., 1985; Harvey et al., 1986; Белоцерковская, Шмелева, 1987; Nor, 1987; Weatherley, Ormerod, 1987), посвященных изучению воздействия загрязнений на различные компоненты экосистем, где исследователи прибегают к комплексному изучению экологических факторов, компонентов загрязнения и для анализа данных пользуются многомерными математическими методами.

Помимо концептуальных различий, одномерный и многомерный подходы различаются также в отношении аппарата используемых математических методов (одномерные и многомерные методы анализа). Но это различие не следует считать абсолютным. Могут быть случаи, когда применение многомерного метода в концептуальном отношении не соответствует многомерному подходу, а применение одномерного метода просто необходимо на каком-то этапе исследований при реализации многомерного подхода. Таким образом, можно сказать, что, с точки зрения используемого аппарата математических методов анализа данных, одномерный подход наряду с много-

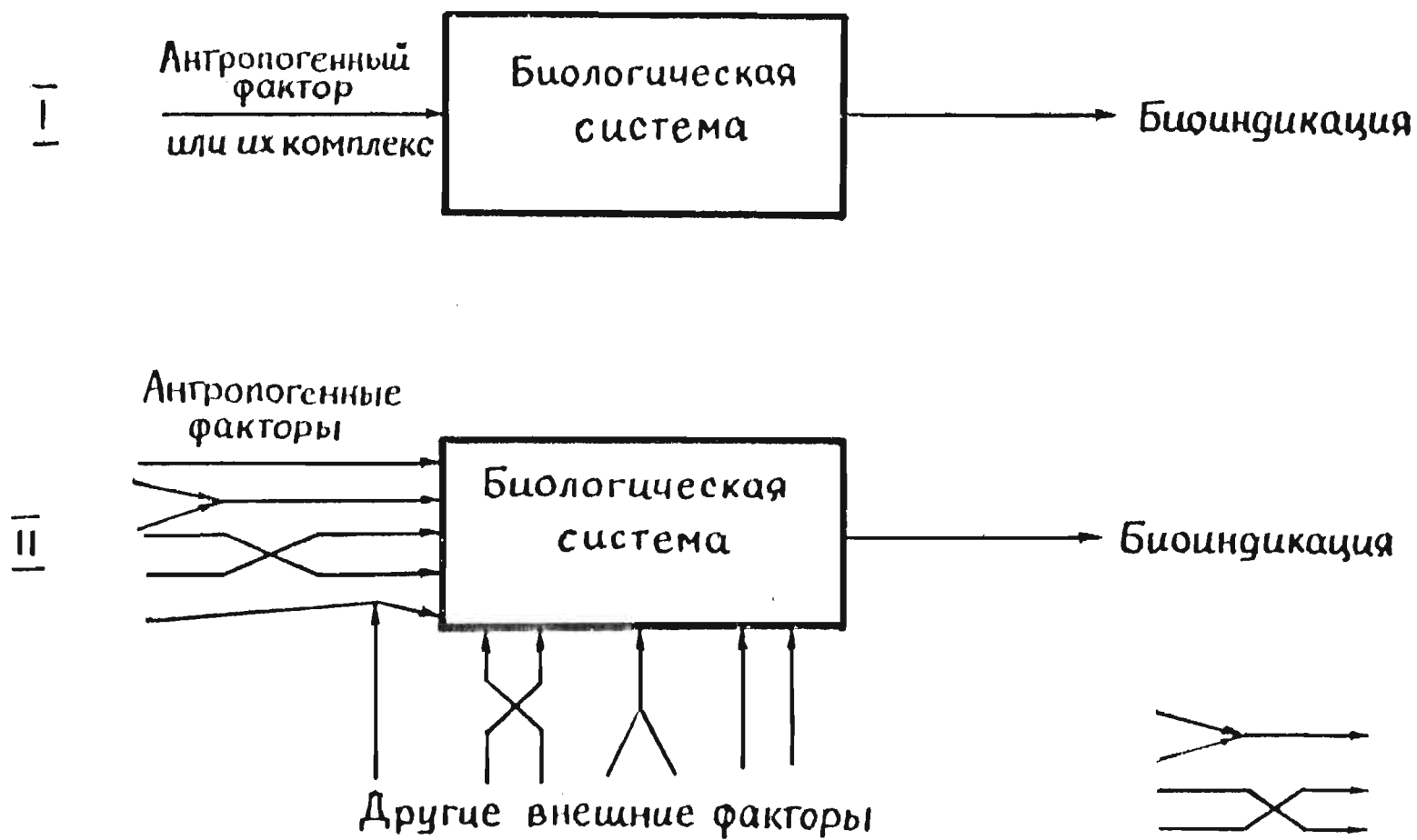


Рис. 1. Схемы иллюстрирующие два концептуальных подхода в биоиндикационных исследованиях: I - одномерный подход; II - многомерный подход. 1 - суммарное действие факторов, 2 - взаимодействие факторов.

мерным подходом образует основу комплексного, системного подхода в биоиндикационных исследованиях.

Первая попытка применения многомерного анализа в биоиндикационных исследованиях принадлежит ученым из ГДР (Stöcker, 1980 b; Stöcker et al., 1981). Они предложили исходить из p -мерной модели экосистемы, оси которой - признаки и элементы этой системы, а координаты характеризуют пространство состояний экосистемы. Антропогенное воздействие на экосистему приводит к определенному сдвигу пространства естественных состояний экосистемы (рис. 2). Указанные сдвиги можно измерить системой математических расстояний, а также анализировать методами множественного дисперсионного или дискриминантного анализов и, таким образом, выделить биоиндикативные признаки. Подобная методика применялась при биоиндикационных исследованиях экспериментального воздействия некоторых однородных химических веществ на фитоценотические и почвенные физико-химические признаки экосистемы (Stöcker et al., 1981).

В остальных из вышеперечисленных работ прослеживается различный уровень применения многомерных методов - от множественного регрессионного анализа (Harvey et al., 1986) для определения доли влияния различных факторов среды на биоиндикацию до применения сложного комплекса методов системного анализа и математического моделирования при изучении причин деградации сообществ (Groszmann et al., 1984; Gabela, Groszmann, 1985). Тем не менее, эти работы не дают обобщающей концепции, выделяющей системный подход в биоиндикации как качественно новую, более совершенную ступень научного познания, соответствующую сложной сущности биоиндикации как биологического явления.

Мы рассматриваем биоиндикацию как ответную реакцию биологической системы с определенной внутренней структурой, изменяющейся как согласно собственным законам развития, так и под динамическим

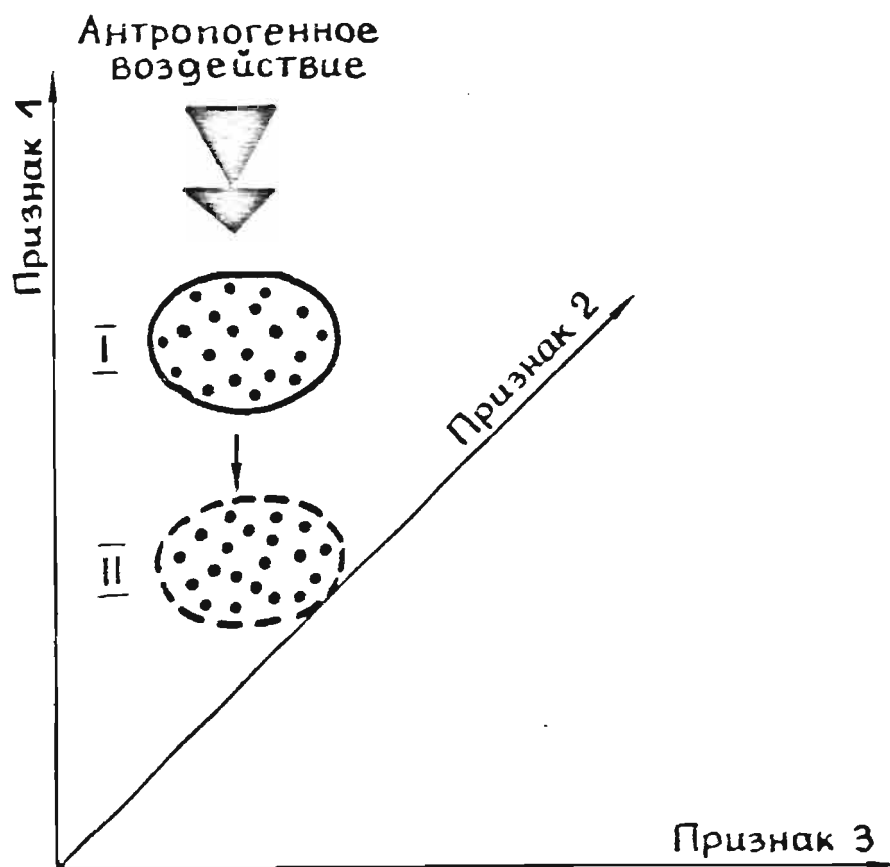


Рис. 2. Общая схема модели Гоккера, положенной в основу многомерного подхода в биоиндикационных исследованиях. Антропогенное воздействие приводит к сдвигу пространства всевозможных естественных состояний экосистемы (I) в новое пространство состояний (II).

воздействием комплекса внешних факторов, на антропогенно трансформированные, а также качественно новые, нехарактерные для данной системы антропогенные факторы.

Главные принципы системного многомерного подхода в биоиндикационных исследованиях следующие (Мелецис, 1988):

1. Изучение свойств биологических систем - объектов биоиндикации.
2. Изучение комплекса антропогенных факторов (химического состава загрязнения).
3. Контроль потенциально важных, внешних по отношению к биологическим системам, природных факторов среды.
4. Применение методов многомерного анализа для изучения зависимости различных свойств биологических систем от комплекса антропогенных факторов с учетом воздействия других факторов среды.

1.2. Характеристика почвенно-зоологических биоиндикационных исследований промышленного загрязнения

Теоретические основы почвенно-зоологической биоиндикации были заложены академиком М.С.Гильяровым при разработке метода биоиндикации почв. Почва - это сложная трехфазная полдисперсная система, в которой полости между твердыми частицами заполнены воздухом и водой. Различные группы почвенных организмов по-разному используют эту среду обитания и их видовой состав хорошо отражает физико-химические особенности тех или иных почв (Гильяров, 1965).

При загрязнении почвы загрязняющие вещества вступают в сложные взаимодействия с химическими соединениями почвенного раствора, гумуса и минеральной части. Разные группы почвенных организмов, в зависимости от занимаемой или пространственной и экологической

ниши в почве, по-разному затрагиваются этими изменениями. Поэтому использование почвенных беспозвоночных в качестве биоиндикаторов загрязнения почвы, наряду с методами физико-химического анализа, может способствовать получению ценной информации о состоянии почвенной экосистемы (Górny, 1980). Наиболее перспективным подходом в почвенно-зоологической биоиндикации загрязнений в настоящее время считают изучение изменений не отдельных видов, а структуры сообщества (Vaněk, 1971 a; Górny, 1980). Это доказано многими исследованиями (Sobotka, 1964; Vaněk, 1967; Bassus, 1968; Feiler, Hiebsch, 1968; Kholová, 1968; Vaněk, 1968, 1971 b; Dunger, 1972 a, b; Dunger et al., 1972; Górny, 1972; Engelman, 1972 a, b; Bernini, Dallai, 1973; Scossiroli et al., 1973; Górny, 1975; Petal et al., 1975; Байчева, 1976; Blaski et al., 1977; Singh, Tripathi, 1978; Strojan, 1978; Мелецис, 1978; Хотько и др., 1978; Puzekar, 1979 a, b; Bliss, Tietze, 1980; Chot'ko, 1980; Eble et al., 1980; Lesniak, 1980; Stubbe, Tietze, 1980; Tietze, 1980; Tietze et al., 1980; Мелецис, 1980 a, б; Матвеевко, 1981; Мелецис и др., 1981; Халидов и др., 1981; Хотько и др., 1982; Зиненко и др., 1983; Dabrowska-Prot, 1984; Paplinska, 1984; Sander, 1984; Strantowicz, 1984; Tyler, 1984; Матвеевко, 1984; Рябинин и др., 1984; Филатова, 1984; Лапина, Мелецис, 1985; Мелецис, 1985; Пилипенко и др., 1985; Слуньгис, 1985; Танасевич, 1985; Штрантович, 1985; Штенберге, 1985 a, б; Ružička, 1986; Zullini, Peretti, 1986; Лапин, 1986; Хотько, 1986).

Использование выявленных изменений в структуре сообщества для характеристики состояния почвенной экосистемы, однако, препятствует недостаточное знание экологии изучаемых видов. Многообразие почвенной биоты, слабая систематическая разработка многих групп и методические трудности их исследования - это главные причины, тормозящие почвенно-зоологические биоиндикационные исследования за-

грязнений. Практически во всех рассмотренных работах использовался одномерный подход и слабо привлечены математические методы для обработки данных.

1.3. Коллемболы как биоиндикаторы

Согласно мнению Я.Ванека (Vaněk, 1971 a), систематическая группа, используемая для почвенно-зоологических биоиндикационных исследований, должна соответствовать следующим требованиям:

- 1) быть связанной с почвой как средой обитания;
- 2) играть существенную роль в процессе почвообразования;
- 3) иметь широкое распространение, значительное видовое богатство и круглогодичную встречаемость;
- 4) быть с достаточно хорошо разработанной систематикой, чтобы не создавать большие трудности при определении видов.

Коллемболы хорошо соответствуют данным требованиям, так как все их жизненные процессы тесно связаны с почвой или подстилкой. Коллемболы активно участвуют в разложении растительных остатков, главным образом как регуляторы популяций микромицетов (Стриганова, 1980). Они составляют одну из доминирующих по численности и видовому богатству группу микроартропод, встречаются практически во всех типах почв Латвийской ССР (Эглитис, 1954). Фауна ногохвосток Латвии относительно хорошо изучена благодаря, главным образом, исследованиям А.Р.Гринберга (Grinbergs, 1956, 1958; Гринберг, 1958, 1960; Grinbergs, 1971; Гринбергс, 1974; Гринбергс, Меленис, 1983).

Коллемболы являются хорошими биоиндикаторами при разных нарушениях почвенной среды (Гиляров, 1965, 1976). Как показали многие исследования (Эглитис, 1954; Стебаев, Стебаева, 1969; Сукацкене, 1973; Алейникова, 1976), структура комплекса этих беспозвоночных хорошо отражает особенности почвенно-экологических

и климатических факторов. Многие виды коллембол приурочены к определенным биотопам или микростациям (Гринбергс, 1962). Поэтому коллемболы неоднократно использовались как индикаторы сукцессионных стадий при изучении разложения органических остатков (Чернова, 1977; Huhta et al., 1979), развития почвенного покрова и растительности (Dunger, 1968; Касинарек, 1973), а также воздействия на почву различных лесохозяйственных (Huhta, 1976; Huhta et al., 1967) и сельскохозяйственных мероприятий, таких как внесение удобрений (Franz, 1953; Holler-Land, 1959), обработка почвы (Christiansen, 1964), применение инсектицидов (Утробина, 1972; Doppelreiter, 1979; Edwards, Thompson, 1973; Wibo, 1973) и гербицидов (Eijsackers, 1978).

Для биоиндикации промышленных загрязнений коллемболы до сих пор мало использовались, а имеющиеся данные, как показывает анализ литературы (Меллис, 1985), касаются главным образом воздействия этих загрязнителей на общую численность коллембол (Dunger, 1972 b; Gorny, 1972; Bernini, Dallai, 1973; Scossirolli et al., 1973; Vaněk, 1971 b; Singh, Tripathi, 1978; Strojan, 1978). Некоторые виды коллембол, обитатели эпифитной растительности, отчетливо реагируют на атмосферное загрязнение (Lebrun, 1976). Выбросы завода фосфорных удобрений вызывает изменения в комплексе почвообитающих коллембол, группировка эпигенетических видов почти не изменяется (Fritzlar et al., 1986). Некоторые исследователи (Tyler, 1984; Straalen et al., 1985) указывают на устойчивость коллембол к загрязнению тяжелыми металлами, на способность их выводить эти металлы из организма при линьке. Данные о воздействии на коллембол загрязнения цементных заводов до сих пор отсутствуют.

Глава 2. ПРОБЛЕМЫ МЕТОДИКИ УЧЕТА КОЛЛЕМБОЛ

Стандартной методики (в смысле серийного оборудования, строго определенных параметров выборки) для учета почвенных беспозвоночных не существует. Поэтому, как справедливо отметил Д.Н.Чернов (1975), методические исследования, нацеленные на выбор оптимального метода, размера и числа проб, должны предшествовать любым экологическим исследованиям почвенных беспозвоночных.

Для коллембол, как и для большинства других почвенных беспозвоночных, характерно неравномерное пространственное распределение особей. При проведении учетов это порождает проблему статистической репрезентативности вычисляемых синэкологических характеристик, в первую очередь таких как плотность особей на единицу площади. Повышение статистической репрезентативности может быть достигнуто либо путем снижения дисперсии данных, либо путем увеличения объема выборки.

Теоретически существуют два способа снижения дисперсии учетных данных: 1) применение проб, размеры (диаметр) которых больше среднего расстояния между скоплениями особей; 2) применение проб, размеры которых меньше, чем среднее расстояние между особями в скоплениях. В первом случае распределение числа особей по пробам приближается к нормальному, во втором - к распределению Пуассона (Грейг-Смит, 1967). Применение проб малого размера может привести к сильному искажению показателя плотности (Смуров, 1975). Технически невозможен также анализ проб такой величины, которая равна или превышает размеры скопления беспозвоночных. Известно, что скопления более высокого порядка нередко по величине совпадают с элементами мозаичной структуры биотопа (Stebaeva, 1975; Чернова, 1982). Поэтому на практике можно лишь приближаться к тому или иному способу, не имея никаких гарантий, что будет получено то

или другое из указанных распределений. При учетах почти всегда будут получены сильно асимметрические эмпирические распределения данных с относительно большими значениями дисперсий.

Методики учета микроартропод в настоящее время основываются на применении проб малого размера от 10-100 см² (Гиляров, 1975). Как наиболее эффективные для коллембол рекомендуются пробы объемом от 20 до 200 см³ (Balogh, 1958; Debauche, 1962; Dunger, 1974).

Учитывая невозможность сколь угодно малого уменьшения дисперсии, единственным путем уменьшения стандартной ошибки плотности - характеристики репрезентативности учетных данных - является увеличение числа проб. Объем выборки при исследованиях коллембол редко когда достигает 50-ти, а часто оказывается в пределах от 10 до 20 проб. При высоких дисперсиях этого явно недостаточно, и значения плотности, рассчитанные по таким данным, могут служить лишь для грубых ориентировочных оценок. Большинство количественных почвенно-зоологических данных ненадежны именно потому, что изученные выборки были слишком малы со статистической точки зрения (Debauche, 1962). Согласно закону больших чисел, многие свойства генеральной совокупности начинают проявляться только при значительном объеме выборки; закономерности распределения, например, только при $n \geq 100$ (Терентьев, Ростова, 1977). То же относится к показателю "встречаемость" (Грейг-Смит, 1967).

Важным условием получения репрезентативных данных является способ выборки проб на площади обследования. Расчеты статистических ошибок основываются на предположении строго случайной, независимой выборки (Кокрен, 1976). Поэтому большинство экологов (Goodall, 1952; Макфедьен, 1965; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Seber, 1973; Kasprzak, 1981) рекомендуют при учетах применять случайные методы выборки. Одновременно указывается на большие трудности, связанные с практической реализацией подлинно

случайных выборок. Главным возражением против использования методов систематической выборки является возможное совпадение точек отбора проб со скрытой периодичностью пространственного размещения элементов биоценоза в биотопе (Макфедьен, 1965; Грейг-Смит, 1967; Kasprzak, 1981). Но так как подобные явления в природе наблюдаются весьма редко, методы систематической выборки фактически ни в чем не уступают методам случайной выборки. Наоборот, при использовании большого числа проб возможен более равномерный охват обследуемой площади и, тем самым, более точная характеристика распределения численности объектов учета на территории обследования (Nealy, 1962; Грейг-Смит, 1967; Чернов, 1975). Сравнительные исследования методов случайной и систематической выборки (Kilow, 1966; Grayet, 1977) показали, что в некоторых случаях систематическая выборка дает даже лучшие результаты в смысле точности оценки плотности изучаемых объектов. В агроэкологических исследованиях, например, как наиболее практичному, систематическому способу выборки при учетах отдается предпочтение (Rasipá, 1971; Зубков, 1981).

Основываясь на вышеизложенных соображениях, нами была поставлена задача разработки такой методики, применение которой обеспечивало бы получение репрезентативных синэкологических характеристик, но которая в то же время не была бы слишком трудоемкой.

Большинство рекомендованных методик для учета микроартропод (Shirshy, 1962; Гиляров, 1975) требуют весьма сложного и дорогостоящего оборудования, однако не одна из них не обладает 100-процентной эффективности. Наиболее простым и в то же время эффективным следует считать лишь метод бумажных эклекторов Я.Балого (Balogh, 1958), поэтому он и был положен в основу разработки нашей методики.

4.1. Методика сбора и камеральной обработки коллембол

В качестве эклекторов нами использовались воронки из гладкого картона (диаметр основания конуса - 100 мм, высота - 180 мм). Проба помещалась в корзинку из нержавеющей сетки (1,5 мм). Пробирка с фиксирующей жидкостью (спирт, глицерин, дистиллированная вода в соотношениях 2 : 1 : 1, с добавлением 0,5 г фенола на 1 л раствора) подвешивалась к воронке с помощью натянутого на воронку основания резинового воздушного шарика. Воронки размещались на фанерных полках с отверстиями (диаметр 55 мм) (фото 1). Изготовленная нами эклекторная установка предназначена для одновременной обработки 620 почвенных проб величиной 10-80 см³. Извлечение микроартропод проводилось без подогрева лампами при комнатной температуре до установления постоянного веса пробы (определялся при взвешивании контрольных проб). Продолжительность процесса - 3-4 суток.

Эффективность выгонки коллембол вышеописанным методом сравнивалась с эффективностью широко применяемого метода Тулгрена. Имеющаяся в нашем распоряжении установка содержит 54 фототермо-эклектора (фото 2).

Для отбора малых почвенных проб (до 50 см³) использовался бур (Расиньш и др., 1982), который имеет три сменяемых режущих цилиндра для отбора проб площадью 1,0, 2,5 и 5,0 см² до глубины 10 см. В качестве контейнера для почвенного образца использовались пластмассовые пеналы длиной 15 см и диаметром 4 см. Для транспортировки контейнеров нами применялись чемоданы (33x55 см) с вклеенными картонными перегородками (фото 3, 4). В одном чемодане помещали 100 контейнеров.

Для отбора проб большей величины (площадь 25 и 100 см²)

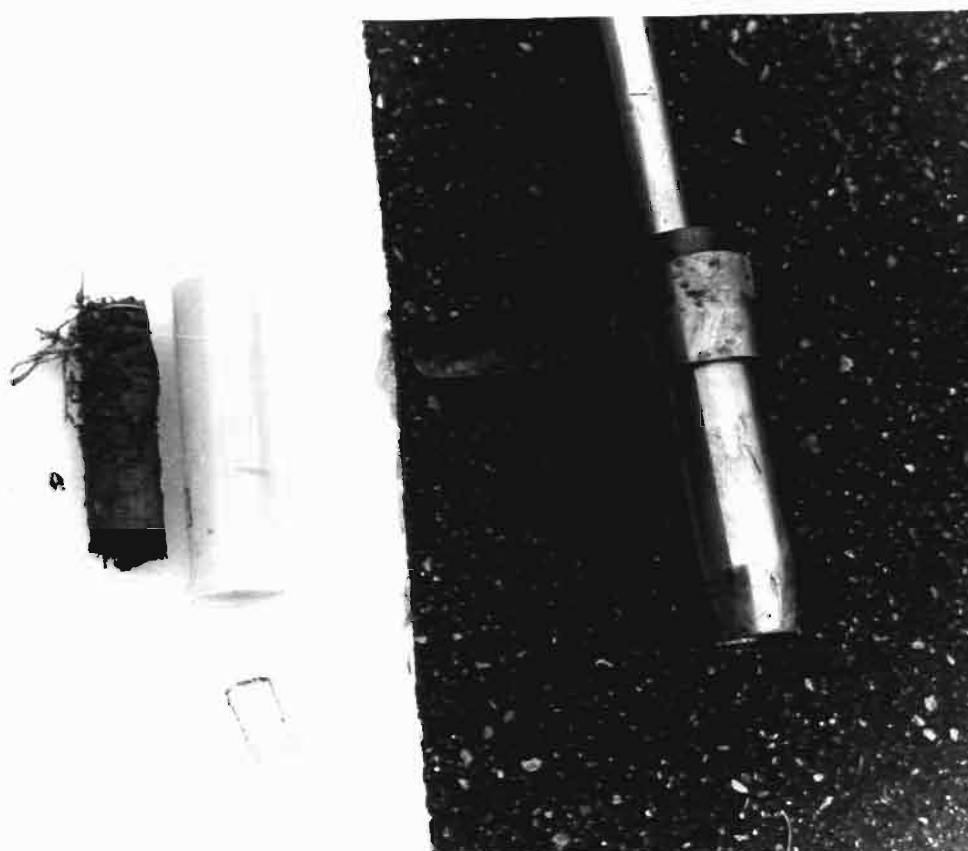


Фото I. Часть электорной установки типа Балоба



Фото 2. Часть эклекторной установки типа Тулгрена

30



**Фото 3. Пробоотбиратель почвенного бура (справа),
отобранный почвенный образец и пластмассовый пенал
с крышкой для помещения образца (слева)**



Фото 4. Почвенный бур с надетым на заднее отверстие пробоотбирателя пластмассовым пеналом, пенал с крышкой и чемодан для транспортировки пеналов

использовались металлические рамки с острыми режущими краями. Пробы помещались в пластмассовых банках ($100 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$) и транспортировались в деревянных ящиках.

Для хранения и подсчета коллембол изготовлялись пластинки ($14 \times 14 \text{ см}$ и $18 \times 18 \text{ см}$) из толстого (3–5 мм) оргстекла с пронумерованными гнездовидными углублениями (диаметр 7 и 14 мм), которые заполнялись глицерином (фото 5). Коллемболы переносились на пластинки с помощью тонкой иглы или микропипетки. На одной пластинке помещался материал из 100 проб. Для хранения пластинок были изготовлены специальные, плотно закрываемые ящики (фото 6). Подобное размещение материала очень облегчает подсчет и сортировку коллембол. Наш опыт показывает, что даже при длительном (около 8 лет) хранении коллембол в глицерине или на его поверхности особи не высыхают, сохраняют гибкость и являются пригодными для изготовления микроскопических препаратов.

Нашей целью было не изучение эффективности методов Тулгрена и Балоба при одних и тех же размерах проб, а сравнение непосредственно самих методов с характерными для них размерами обрабатываемых проб. Для этого были отобраны две серии проб на двух пробных площадях (А и Б) березняка-кисличника. Почва дерново-подзолистая, суглинистая. Напочвенный покров развит, состоит главным образом из опада листьев осины и березы, местами встречаются мхи. На каждой площадке методом систематической выборки было отобрано 100 проб величиной $100 \text{ см}^2 \times 5 \text{ см}$. Непосредственно после отбора пробы из средней части ее вырезался образец величиной 25 см^2 , а из середины последнего, в свою очередь, образец величиной 5 см^2 . Таким образом, из одной серии проб в итоге были получены 3 параллельные выборки проб следующей величины: 75, 20 и 5 см^2 . Подобный способ сбора применяется с целью максимального снижения влияния пространственной неоднородности микроэдафических условий на чис-

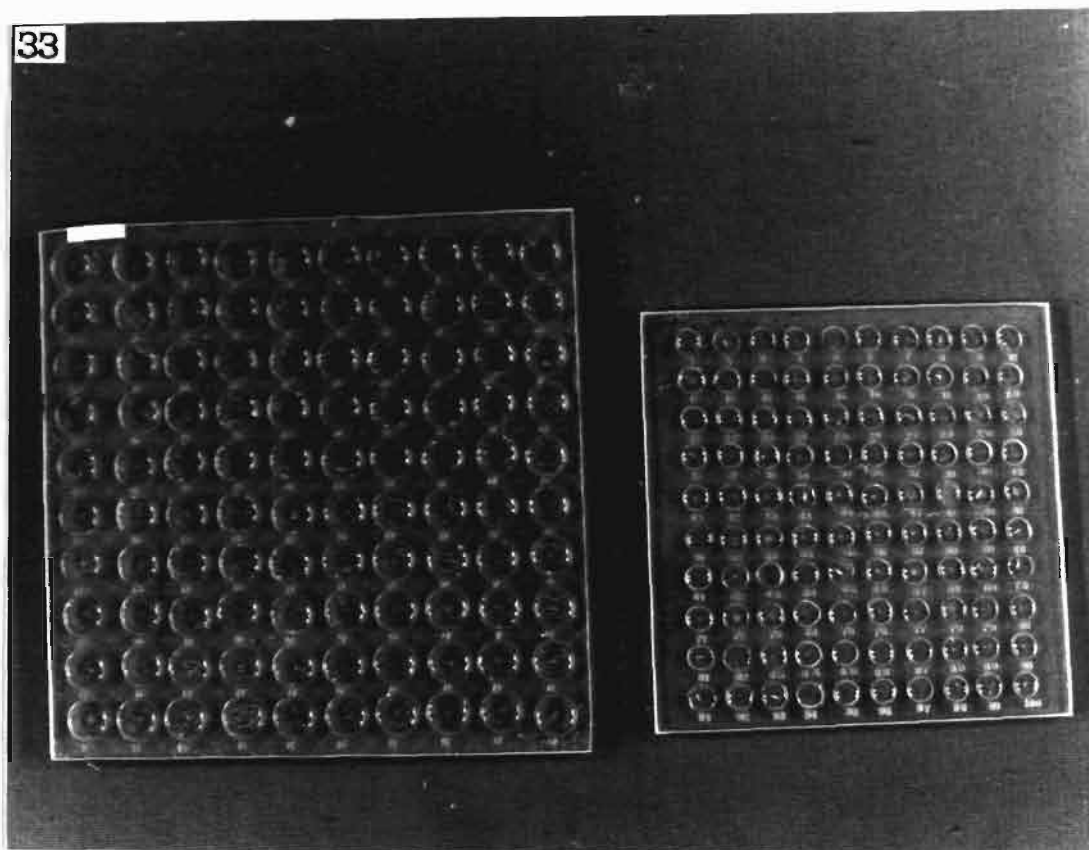


Фото 5. Пластинки из органического стекла с гнездовидными углублениями для хранения и подсчета коллембол

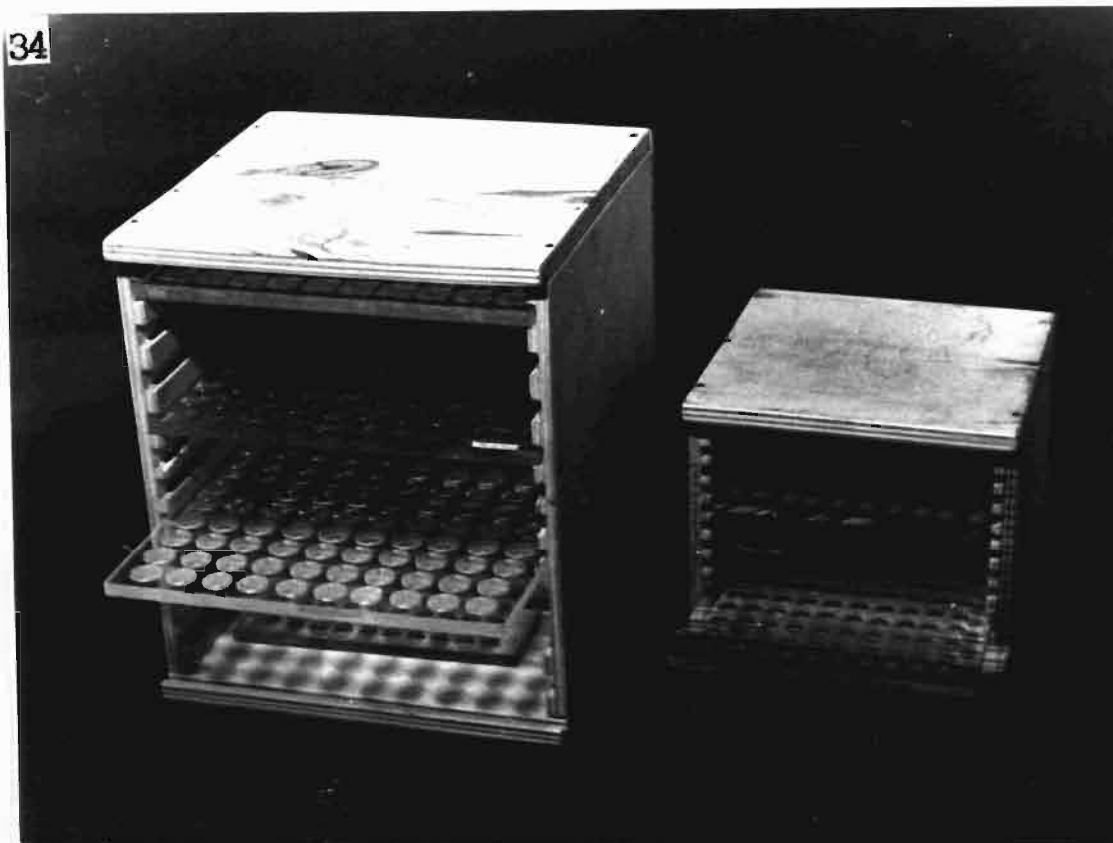


Фото 6. Ящики для хранения собранного материала

ленность микроартропод.

Пробы размером 75 см^2 обрабатывались только на эклекторах Тулгрена под лампами накаливания 25 Вт в течение 3-4 суток, а остальные выборки - на эклекторах Балога при комнатной температуре. Серия проб величиной 20 см^2 была включена в исследования с целью дополнительной проверки эффективности метода Балога при экстремально больших для него размерах проб.

На эклекторах Балога все пробы обрабатывались одновременно, а на эклекторах Тулгрена обработка 200 проб проводилась в четыре приема. Пробы хранились при температуре 5°C , номера проб для очередной обработки выбирались случайно.

Нами проводилось также дополнительное изучение эффективности метода Балога при уменьшении размера пробы с 5 до 1 см^2 , и зависимость некоторых синэкологических характеристик от числа проб. Для этого были проведены две серии сборов в липняке-снытьевом в заповеднике Морцсала и одна серия проб в ельнике-черничнике в Салдусском районе. В обоих биотопах почвы песчаные. В липняке-снытьевом почву покрывает тонкий слой листового опада, в ельнике-черничнике - сплошной покров мхов *Hylacomium splendens*, непосредственно под которым лежит слой торфяного перегноя мощностью 4-5 см. Применялась систематическая выборка проб по схеме решетки. Первая серия содержит по 100 проб величиной 5, 2,5 и 1 см^2 , отобранных до глубины 10 см. Вторая серия содержит 100 проб величиной 5 см^2 и 300 проб величиной 1 см^2 . Третья серия содержит 400 проб величиной 5 см^2 .

2.2. Сравнительная оценка эффективности методов Тулгрена и Балого

Наши исследования показали, что при использовании проб размером 5 см^2 и метода Балого эффективность извлечения эузадафических коллембол (*Tullbergia krausbaueri*, *Onychiurus absoloni*, *Isotomiella minor*, *Willemia aspinata*, *Megalothorax minimus*) в 1,2-4 раза выше, чем эффективность извлечения этих видов из больших проб (75 см^2) методом Тулгрена (табл. I). Повышение эффективности метода Балого в отношении гемизадафических коллембол наблюдается не всегда, а в отдельных случаях имеет место даже снижение эффективности этого метода по сравнению с методом Тулгрена. Неожиданностью оказалось повышение эффективности выгонки методом Балого многих относительно подвижных эпигейческих форм коллембол (*Isotoma violacea*, *Pogonognathellus flavescens*, *Sphaeridia pumilis*). Мы это объясняем увеличением процента выхода именно ранних возрастных стадий, которые по своим экологическим требованиям более близки к геми- и эузадафическим формам.

При обработке методом Балого проб средней величины (20 см^2) у большинства видов наблюдается понижение эффективности извлечения. Таким образом, метод Балого для коллембол можно считать эффективным только для малых проб (5 см^2). Это можно объяснить отсутствием четкого теплового градиента (не столь важного для обработки малых проб), вследствие чего повышается вероятность гибели коллембол в толще субстрата. Труднее объяснить эффект большего выхода из проб среднего размера некоторых сминтурид (*Smintthuridae* spp. juv.). Возможно, что здесь определенную роль сыграл использованный нами способ отбора проб.

При уменьшении пробы с 5 см^2 до 1 см^2 и применении метода Балого у большинства доминирующих видов (*Onychiurus aspinatus*, I.

Таблица I

Оценка плотности коллембол (тыс. экз./м²) на двух пробных площадях (А, Б) березняка-кисличника, полученные при использовании методов Тулгрена и Балого.

Пробная площадь	А			Б		
	Тулгрена	Балого		Тулгрена	Балого	
Метод	Тулгрена	Балого	Балого	Тулгрена	Балого	Балого
Размер пробы (см ²)	75	20	5	75	20	5
Коллемболы						
I	2	3	4	5	6	7
<i>Tullbergia krausbaueri</i> (Börn.)	2.8	1.3	4.0	1.6	0.8	2.0
<i>Onychiurus armatus</i> (Tullb.)	0.4	0.4	1.1	-	-	-
<i>Isotomiella minor</i> (Schäff.)	1.7	1.6	3.5	1.7	1.8	3.5
<i>Willemia aspinata</i> Stach	0.08	0.05	0.3	0.2	0.1	0.3
<i>Megalothorax minimus</i> Will.	1.3	0.4	2.2	0.5	0.5	1.0
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullb.)	1.6	1.3	1.5	1.5	1.6	2.2
<i>Arrhopalites</i> spp.	0.08	0.02	0.02	0.007	0.005	-
<i>Isotoma notabilis</i> Schäff.	2.6	2.0	2.6	2.3	2.9	4.0
<i>I. violacea</i> Tullb.	1.1	1.0	1.7	0.3	0.3	0.8
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullb.)	0.7	0.5	1.3	0.1	0.07	0.3

см. продолжение

Окончание таблицы I

I	2	3	4	5	6	7
<i>Pseudachorutes</i> spp.	0.5	0.5	0.9	0.1	0.005	-
<i>Entomebrya</i> spp.	0.05	0.01	-	0.08	0.07	0.06
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullb.)	0.09	0.08	0.2	0.1	0.3	0.3
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabr.)	1.0	0.7	0.9	1.5	1.2	1.5
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubb.)	0.06	0.06	-	0.005	0.01	-
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausb.)	0.07	0.09	0.1	0.08	0.3	0.3
<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	0.01	0.3	0.04	0.6	0.8	0.2
Эвэндафические коллемболы	6.4	3.9	11.1	4.3	3.3	7.4
Гемэндафические коллемболы	4.3	3.3	4.1	3.8	4.5	6.3
Эпигенческие коллемболы	4.9	3.9	6.5	3.4	3.7	4.3
Коллемболы (итого)	15.6	11.1	21.7	11.5	11.5	17.7

minor, *Folsomia quadriculata*, *L. lignorum*), принадлежащих к различным морфоэкологическим группировкам, эффективность извлечения отчетливо снижается (табл. 2). Однако для таких типично почвенных форм, как *T. krauszbauegi*, наблюдается обратный эффект.

Следует, однако, заметить, что у некоторых видов (*Isotoma notabilis*, *Sphaeridia pumilis*, *Smintthuridae* spp. juv.) наблюдается повышение эффективности извлечения при величине пробы $2,5 \text{ см}^2$, что, вероятно, связано с большим выходом ювенильных особей. Но в целом размер пробы 5 см^2 следует рассматривать как наиболее эффективный. Снижение эффективности метода Балого при уменьшении размера пробы, очевидно, следует объяснить краевым эффектом (задавливание, распугивание особей, смещение рыхлых частей подстилки). Эффект гибели особей в толще пробы в процессе ее высушивания, который играл главную роль при снижении эффективности метода Тулгрена, здесь наблюдается только у типичных мелких почвенных форм (*T. krauszbauegi*). Таким образом, наши исследования показали, что среди доступных нам вариантов методики наиболее приемлемым, с точки зрения эффективности выгонки коллембол, является метод Балого при размере пробы 5 см^2 .

2.3. Зависимость некоторых синэкологических показателей от размера и количества проб

Нами изучались наиболее важные и часто употребляемые в исследованиях качественные и количественные показатели: 1) плотность (\bar{x}); 2) видовое богатство S (число найденных видов); 3) видовое разнообразие H' определяемое по известной формуле Шеннона (Одум, 1975); выравниенность $E = H'/\ln S$.

Для изучения особенностей процесса приближения выборочных значений этих показателей к соответствующим генеральным параметрам применялся метод имитационного моделирования на ЭВМ WANG.

Таблица 2

Оценка плотности коллембол (тыс. экз./м²) в липняке-смытвом, полученные для параллельных серий проб разной величины при использовании метода Балого.

Дата сборов	8.06.76.			2.08.76.	
Размер проб (см ²)	5	2.5	1	5	1
Коллемболы					
<i>Tullbergia krausbaueri</i> (Börm.)	0.2	0.5	0.8	0.5	0.5
<i>Onychiurus armatus</i> (Tullb.)	1.4	0.8	0.4	0.7	0.6
<i>Isotomiella minor</i> (Schäff.)	1.5	1.0	0.4	1.0	0.5
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullb.)	3.5	2.3	0.4	2.7	1.6
<i>Isotoma notabilis</i> Schäff.	3.3	3.6	2.8	2.0	1.7
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabr.)	1.1	0.6	0.1	0.7	0.4
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausb.)	2.9	3.3	1.8	4.1	1.4
<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	0.1	0.2	0.1	0.6	0.9
Юзэдафические коллемболы	3.8	2.9	2.5	2.6	1.9
Гемизадафические коллемболы	6.9	6.0	7.4	5.1	3.4
Эпигейческие коллемболы	4.2	4.7	2.1	4.0	2.9
Коллемболы (итого)	15.0	13.7	12.3	11.6	8.4

2220В. Из имеющихся в нашем распоряжении совокупностей реальных данных способом систематической выборки отбирались серии независимых (не включающих одни и те же пробы) выборок различного объема. Применение нами систематического отбора вместо случайного при имитационном моделировании обусловлено способом получения исходных данных.

В процессе имитационного моделирования из совокупностей объемом $n = 100$ было отобрано 20 выборок объемом $n = 5, 10$ борок объемом $n = 10$; 6 - $n = 5$; 5 - $n = 20$; 4 - $n = 25$; 3 - $n = 30$; 2 - $n = 35$; 2 - $n = 40$; 2 - $n = 45$; 2 - $n = 50$; 1 - $n = 60$ и 1 - $n = 100$. При объеме исходных совокупностей $n = 300$ и $n = 400$ количество таких выборок соответственно возрастало в 3 или 4 раза и дополнительно создавались 2 выборки объемом $n = 150$ и $n = 200$.

Статистическую точность и репрезентативность плотности характеризует стандартная ошибка $S_{\bar{x}}$ конечно, при условии, что распределение численности беспозвоночных по пробам соответствует нормальному распределению. В противном случае требуется преобразование исходных данных. Удовлетворительным критерием для проверки статистической гипотезы о нормальности эмпирического распределения и выбора функции преобразования данных можно считать метод коэффициента дисперсии $KД = S^2/\bar{x}$ (Лиера, 1974; Захаров и др., 1985). Значения $KД$, вычисленные по нашим исходным данным, во всех случаях оказались больше 1,2 (табл. 3), следовательно, рассматриваемые эмпирические распределения относятся к классу асимметрических распределений, и в качестве функции преобразования следует использовать $f(x) = \lg(x + 1)$ (с учетом наличия нулевых значений). После преобразования данных во всех случаях $KД < 0,8$ (табл. 3), следовательно, распределение можно считать приближенно нормальным.

Таблица 3

Плотность коллембол (\bar{x}), дисперсия плотности (s^2) и коэффициент дисперсии (КД), вычисленные по исходным данным и после преобразования данных в логарифмы, для разных серий проб.

Биотоп	Номер серии сборов	Размер пробы		Объем выборки	Выборочные оценки					
		пло- щадь (см ²)	глубина взятия (см)		по исходным данным			по преобразованным данным		
					\bar{x}	s^2	КД	\bar{x}	s^2	КД
Березняк- кисличник (А)	1	5	4	100	10.84	87.55	8.08	0.963	0.101	0.105
	2	20	"	"	22.56	284.05	12.59	1.260	0.114	0.090
	3	75	"	"	116.30	4914.20	42.25	2.007	0.053	0.026
Березняк- кисличник (Б)	1	5	"	"	8.85	50.90	5.75	0.888	0.098	0.110
	2	20	"	"	23.19	153.10	6.60	1.329	0.050	0.038
	3	75	"	"	86.44	1473.66	17.05	1.899	0.040	0.021
Липняк- снытьевый	1	5	10	"	7.50	40.88	5.45	0.820	0.094	0.115
	2	2.5	"	"	3.60	13.49	3.75	0.561	0.088	0.157
	3	1	"	"	1.21	4.09	3.38	0.234	0.080	0.342
	4	5	"	300	3.94	20.74	5.26	0.562	0.112	0.199
	5	1	"	"	0.84	1.70	2.02	0.189	0.056	0.296
Вльник- черничник	1	5	"	400	5.71	33.02	5.78	0.691	0.124	0.179

При $n \rightarrow \infty$ значение $S_{\bar{x}}$ стремится к бесконечно малой величине. Эта зависимость аппроксимируется уравнением

$$\hat{S}_{\bar{x}} = an^{-b},$$

где $\hat{S}_{\bar{x}}$ - оценка усредненного значения стандартной ошибки по сериям независимых выборок объема n ; a, b - коэффициенты регрессии. Коэффициент детерминации r^2 во всех случаях близок к единице (рис. 3-6).

Видно, что стандартные ошибки плотности для больших проб (75 и 20 см²) меньше, чем для малых проб (5 см²) (рис. 3). Стандартная ошибка для проб размером 20 см² на площади А ниже, чем на площади Б выше стандартной ошибки для проб размером 5 см². Эти различия можно объяснить различиями пространственного распределения коллембол; коэффициент дисперсии КД, одновременно исполняющий роль также коэффициента агрегации (Смуров, 1975), на площади А в два раза больше, чем на площади Б (табл. 3).

При дальнейшем уменьшении пробы наблюдается тенденция снижения стандартной ошибки (рис. 4, 5). Это объясняется уменьшением вариации числа особей по пробам и приближением эмпирического распределения к распределению Пуассона, на что указывают низкие значения КД (табл. 3).

На основе рис. 3 можно сделать вывод, что для достижения одинакового уровня стандартной ошибки плотности требуется либо 100 проб величиной 5 см², либо 45-50 проб величиной 75 см². В свою очередь, анализ рис. 5 показывает, что одинаковый уровень $S_{\bar{x}}$ может быть достигнут либо при 100 пробах величиной 5 см², либо при 50 пробах величиной 1 см².

При увеличении объема выборки от 5 до 100 проб стандартная ошибка в среднем снижается в 4-5 раз. Как показали результаты имитационного моделирования на больших сериях малых проб (рис. 5,

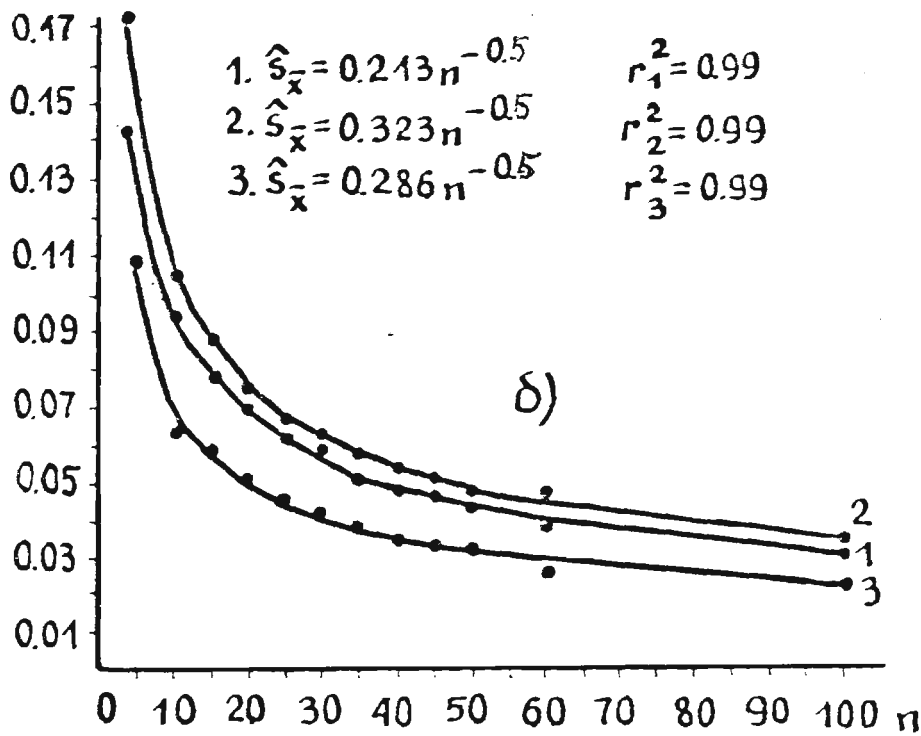
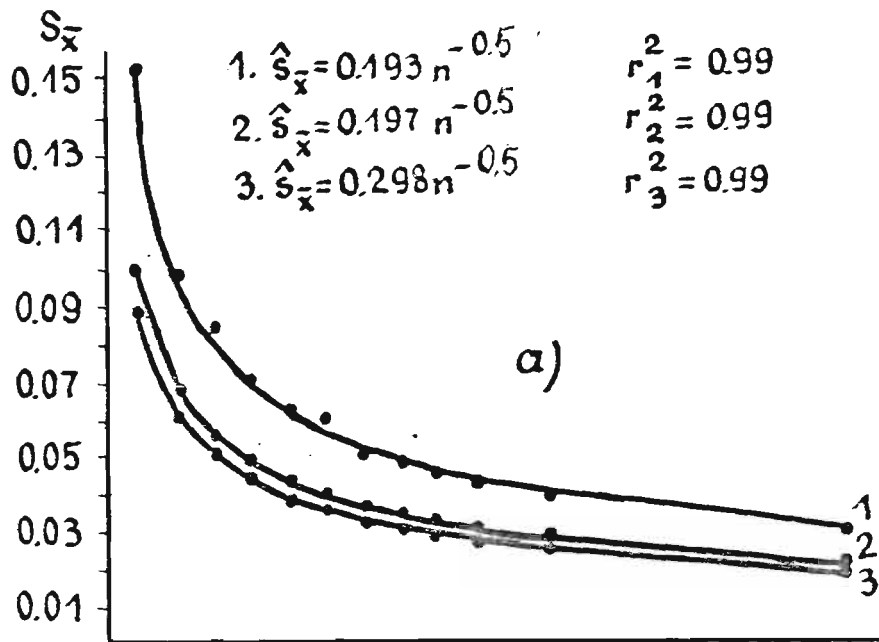


Рис. 3. Зависимость стандартной ошибки ($S_{\bar{x}}$) плотности коллембол от объема выборки (n) при различном размере пробы: 1 - $5 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; 2 - $20 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; 3 - $75 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$. По материалам, собранным на площадях А (а) и Б (б) в березняке-кисличнике. Точками обозначены средние стандартные ошибки, вычисленные по совокупностям значений $S_{\bar{x}}$ независимых выборок равного объема n , которые были получены при имитационном моделировании систематического отбора на выборках учетных данных.

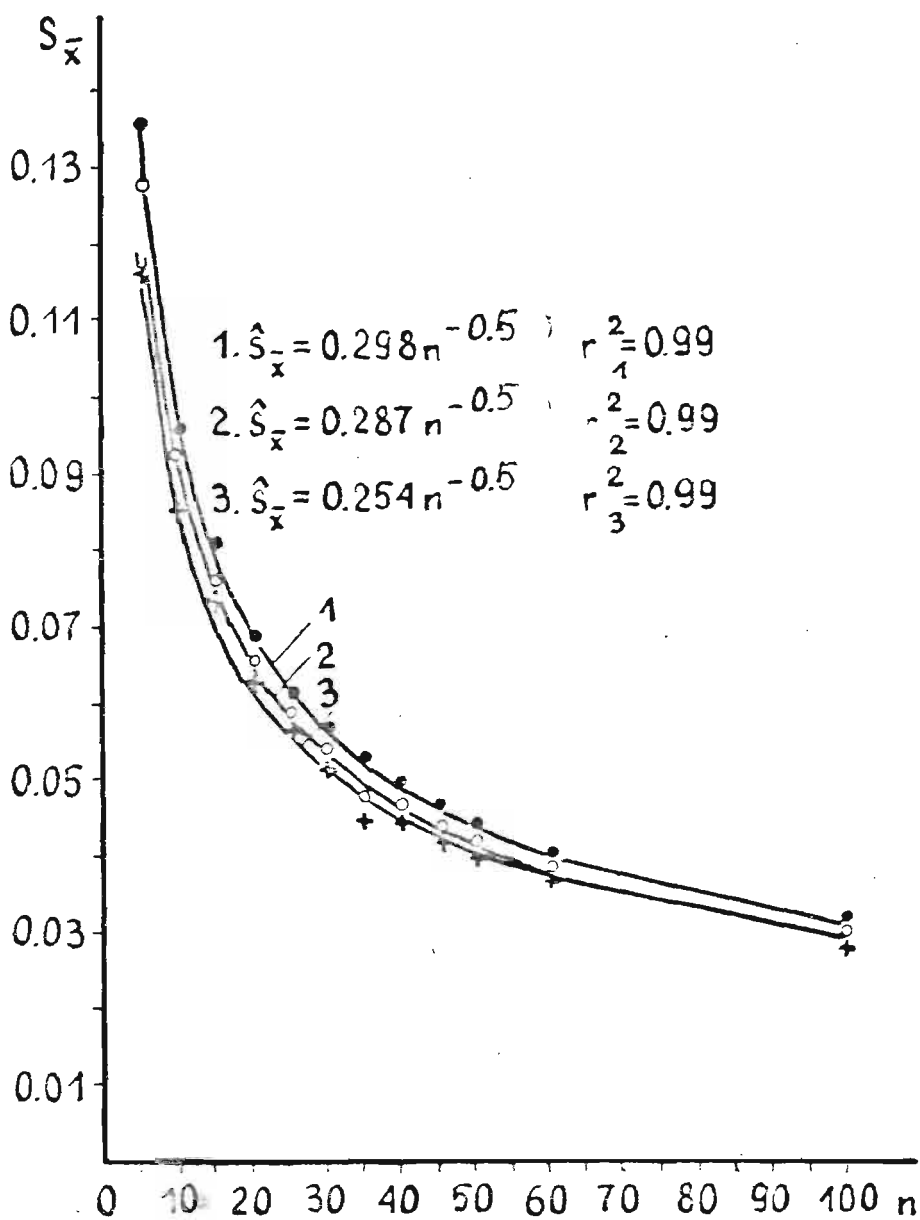


Рис. 4. Зависимость стандартной ошибки ($S_{\bar{x}}$) плотности коллембол от объема выборки (n) при разном размере пробы: 1 (•) - 5 см² x 10 см; 2 (°) - 2.5 см² x 10 см; 3 (+) - 1 см² x 10 см. По материалам, собранным в липняке-снхтьевом. Пояснения см. к рис. 3.

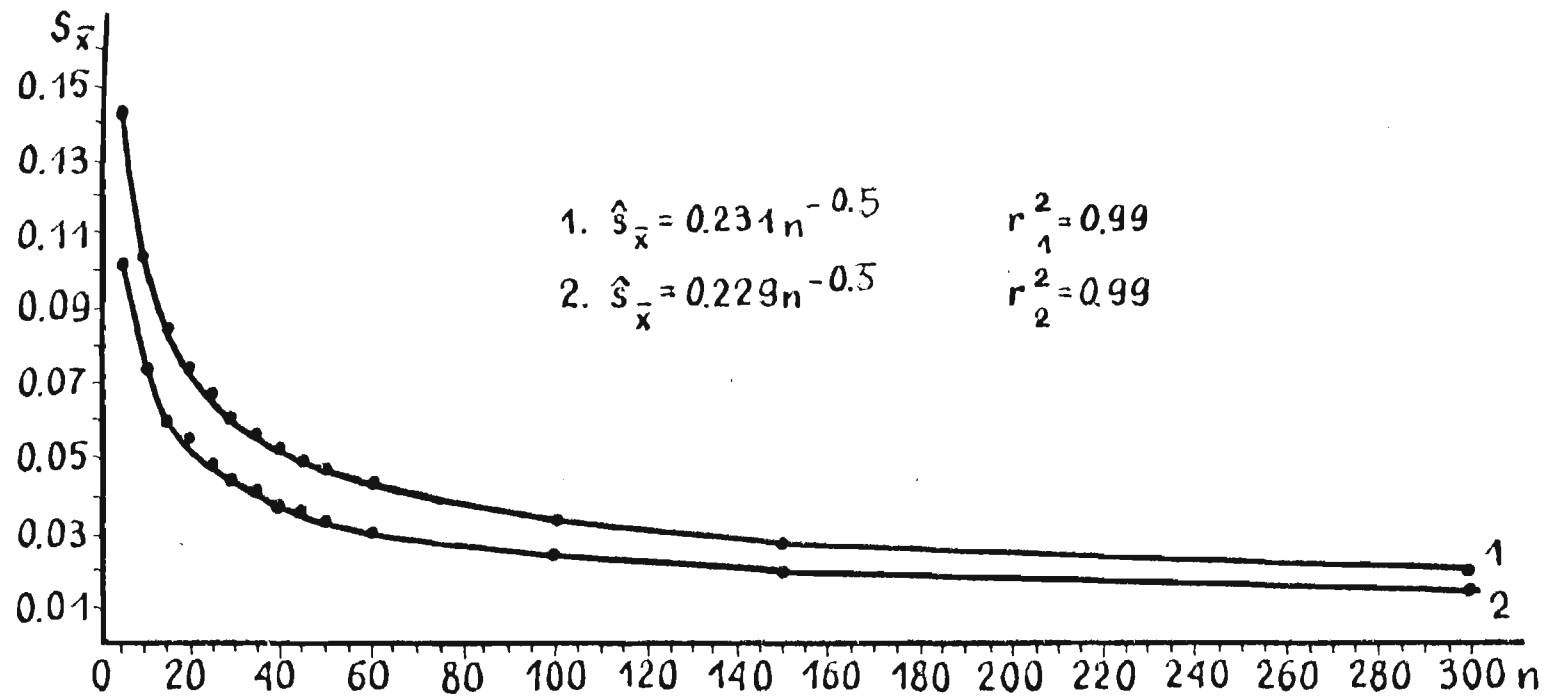


Рис. 5. Зависимость стандартной ошибки ($S_{\bar{x}}$) плотности коллембол от объема выборки (n) при разном размере пробы: 1 - 5 см² x 10 см; 2 - 1 см² x 10 см. По материалам, собранным в липняке снытьевом. Пояснения см. к рис. 3.

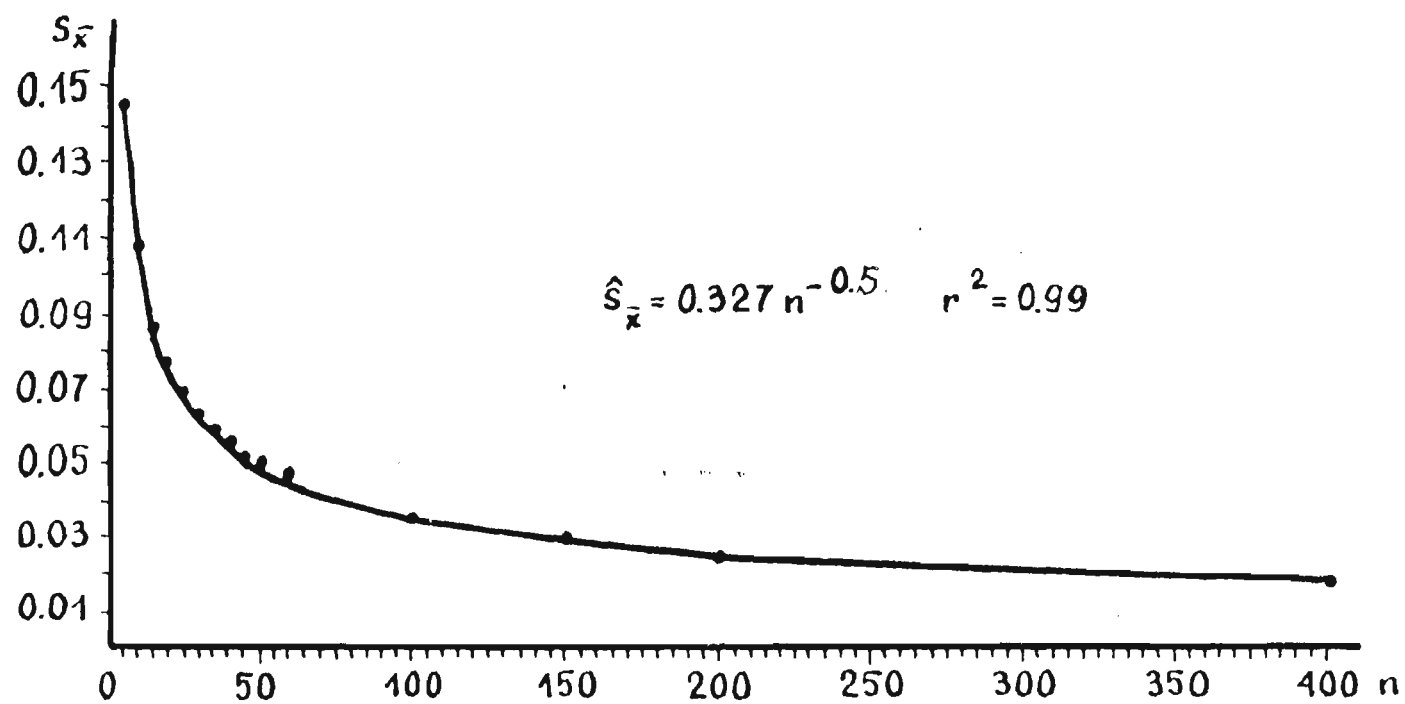


Рис. 6. Зависимость стандартной ошибки ($S_{\bar{x}}$) плотности коллембол от объема выборки (n) при размере пробы $5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$. По материалам, собранным в ельнике-черничнике. Пояснения см. к рис. 3.

б), для дальнейшего снижения $S_{\bar{x}}$ хотя бы на малую величину потребуется настолько увеличить объем выборки, что затраты труда для обработки такого количества проб значительно превзойдут статистические выгоды от снижения стандартной ошибки.

Для изучения эффективности выявления числа видов S при использовании проб разного размера нами использовались кривые собирателя (Мелецис, 1984 а), описывающие зависимость числа выявляемых видов S_m от количества проб m ($m = 0, 1, 2, \dots, n$). С целью сравнения кривых вместо параметра m на оси абсцисс отложены значения кумулятивной площади проб (рис. 7-9). Наблюдается закономерность: чем меньше проба, тем быстрее происходит накопление числа видов. Таким образом, при одной и той же общей площади обследования более эффективными являются большие серии малых проб.

Следует заметить, однако, что не в одном случае кривая собирателя не выходит "на плато", следовательно, видовое богатство коллембол на обследованных пробных площадях даже для 100 проб величиной 75 см^2 нельзя считать исчерпанным. Но можно предположить, что при увеличении числа малых проб стабильный выход "на плато" будет достигнут быстрее. Кривые собирателя, вычисленные по большим сериям проб величиной 5 см^2 , показывают, что после достижения кумулятивной площади $1000-1500 \text{ см}^2$ (что равнозначно $200-300$ пробам) увеличение числа видов происходит очень медленно, практически за счет только редких для данного биотопа видов. В 100 пробах величиной 5 см^2 констатировано примерно столько же видов, сколько в 10 пробах величиной 75 см^2 , или 84-88% числа видов от общего их числа в 20 таких пробах.

Математические свойства индексов видового разнообразия H' и выравнимости E затрудняют получение для них стандартных ошибок (Pielou, 1977). Поэтому при имитационном моделировании

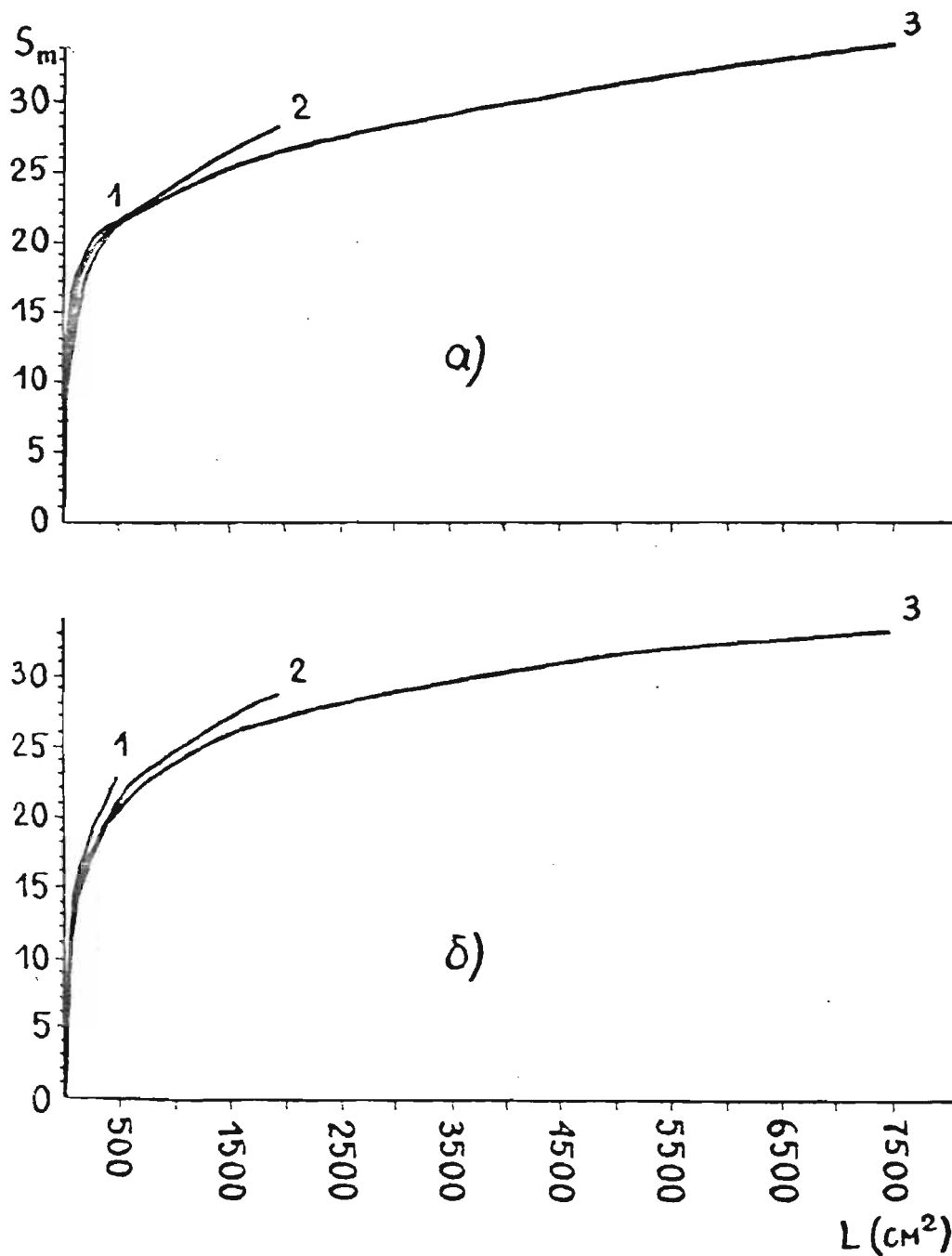


Рис. 7. Кривые собирателя для серий проб разного размера: 1 - $5 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; 2 - $20 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; 3 - $75 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$. По материалам, собранным на пробных площадях А (а) и Б (б) березняка-кисличника. L - кумулятивная площадь обследования; S_m - среднее число видов коллембел в m пробах ($m = 1, 2, \dots, n$).

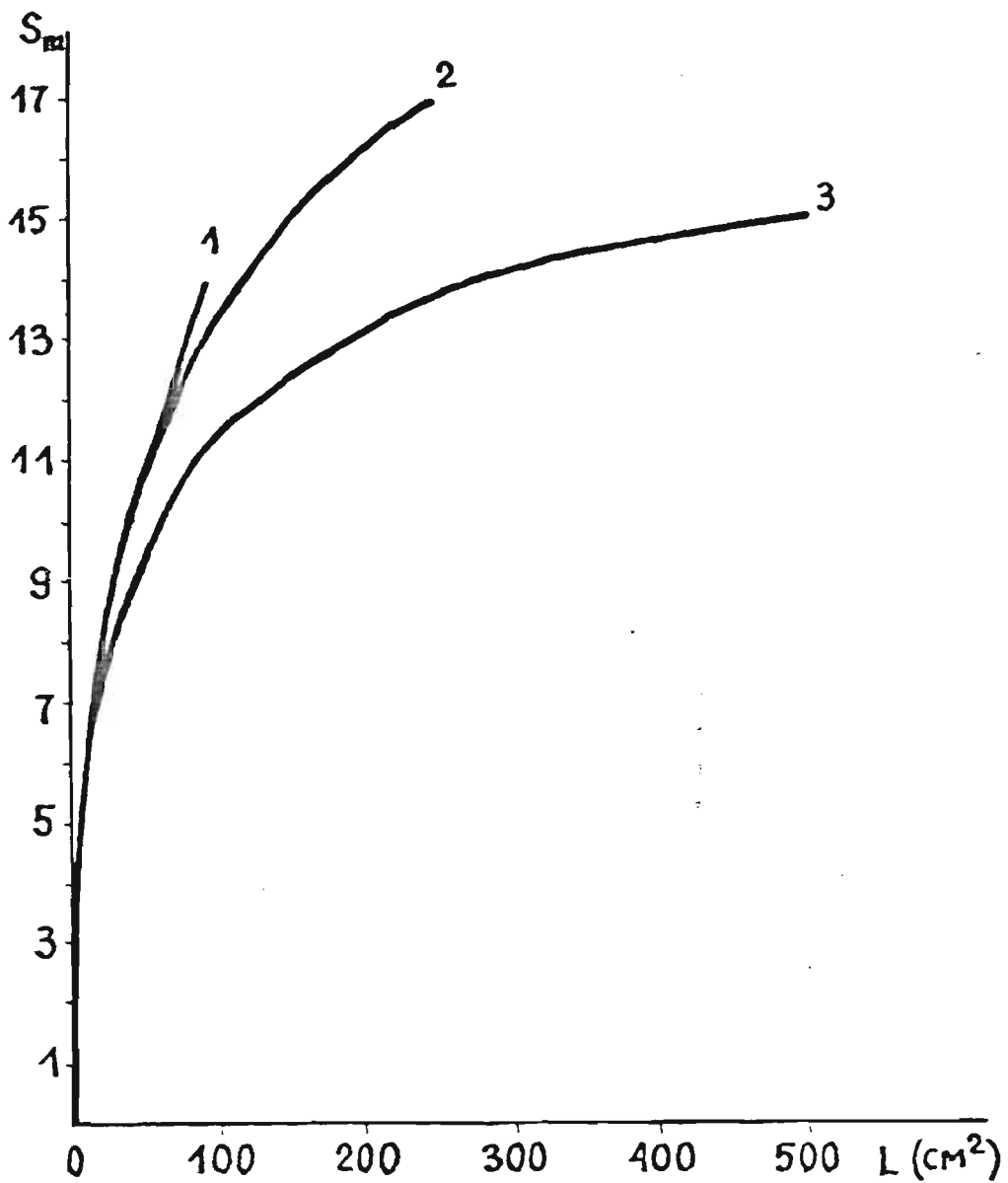


Рис. 8. Кривые собирателя для серий проб разного размера: 1 - 1 см² x 10 см; 2 - 2.5 см² x 10 см; 3 - 5 см² x 10 см. По материалам, собранным в липняке-снытьевом. Пояснения см. к рис. 7.

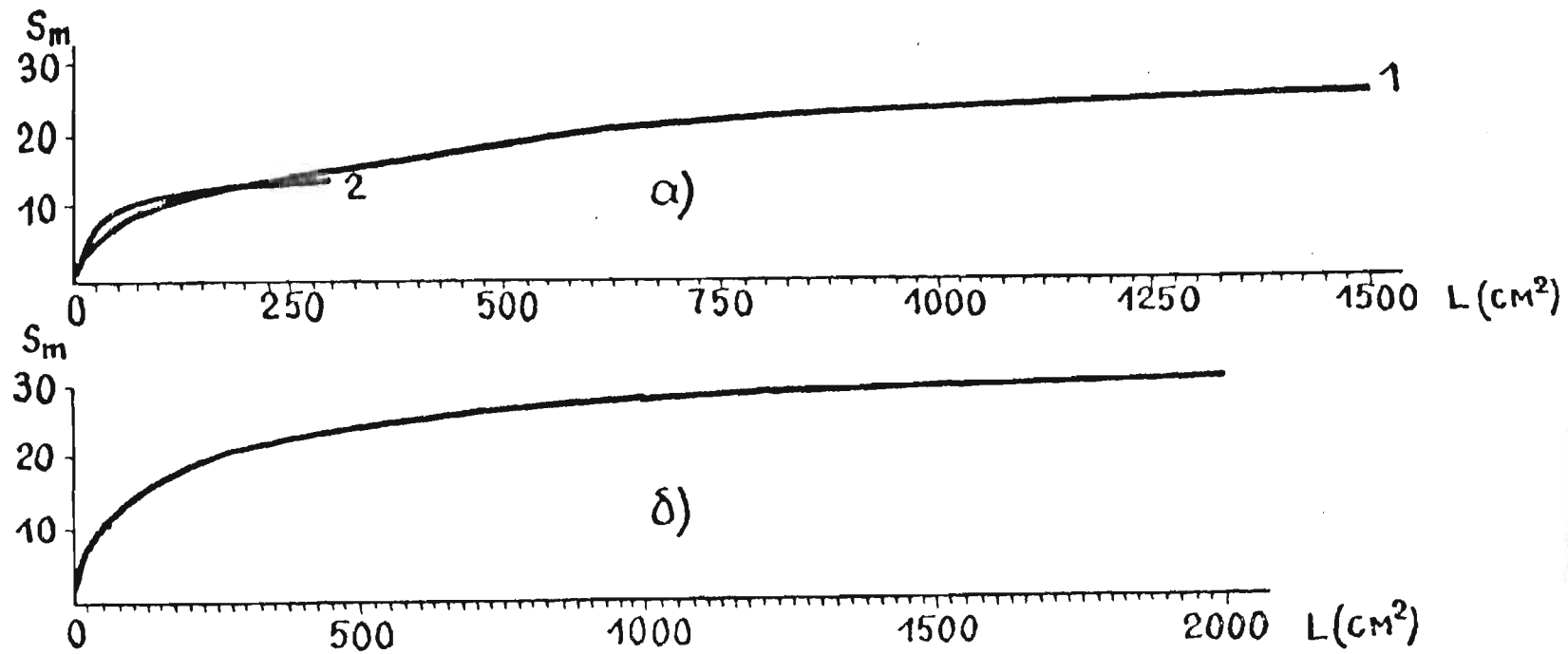


Рис. 9. Кривые собирателя: а - для серий проб размером $5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$ (1) и $1 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$ (2), по материалам, собранным в липняке-снетьевом; б - для серии проб размером $5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$, собранных в ельнике-черничнике. Пояснения см. к рис. 7.

нами использовались непосредственно сами значения этих индексов.

Общей закономерностью для индекса H' является возрастание его значения при увеличении объема выборки и приближения его к некоторой константе, рассматриваемой в качестве теоретического значения $H'_{теор.}$ (Pielou, 1977). Для аппроксимации этого процесса наиболее пригодной оказалась весьма сложная функция:

$$\hat{H}' = e^{a - be^{-n^c}},$$

где \hat{H}' - оценка среднего значения видового разнообразия по сериям независимых выборок объема n ; e - основание натурального логарифма; a, b, c - коэффициенты регрессии. При $n \rightarrow \infty$ \hat{H}' приближается к значению, которое, очевидно, можно рассматривать как оценку $H'_{теор.}$ для данного размера пробы и метода извлечения.

Изучение полученных нами кривых (рис. 10-12) может дать определенное представление о скорости приближения выборочного значения H' к $H'_{теор.}$ Чем больше проба, тем быстрее возрастает \hat{H}' . Для больших проб (20 и 75 см²) кривая становится почти параллельной оси абсцисс при значениях n , равных 30-40. Для малых проб подобное наблюдается только при значениях n равных 50-60. Эта закономерность, очевидно, объясняется тем, что для больших целостных фрагментов пространства, какими являются большие пробы, индивидуальные значения видового разнообразия имеют меньшую дисперсию, чем для фрагментов малого размера.

Следует заметить, что $H'_{теор.}$, вычисленные по уравнениям регрессии, для параллельных серий проб различного размера различаются очень мало, особенно для проб мало отличающихся размеров (табл. 4). Индекс видового разнообразия, по-видимому, является экологическим показателем, весьма устойчивым в отношении размера пробы. Тем не менее, большие различия в эффективности извлечения

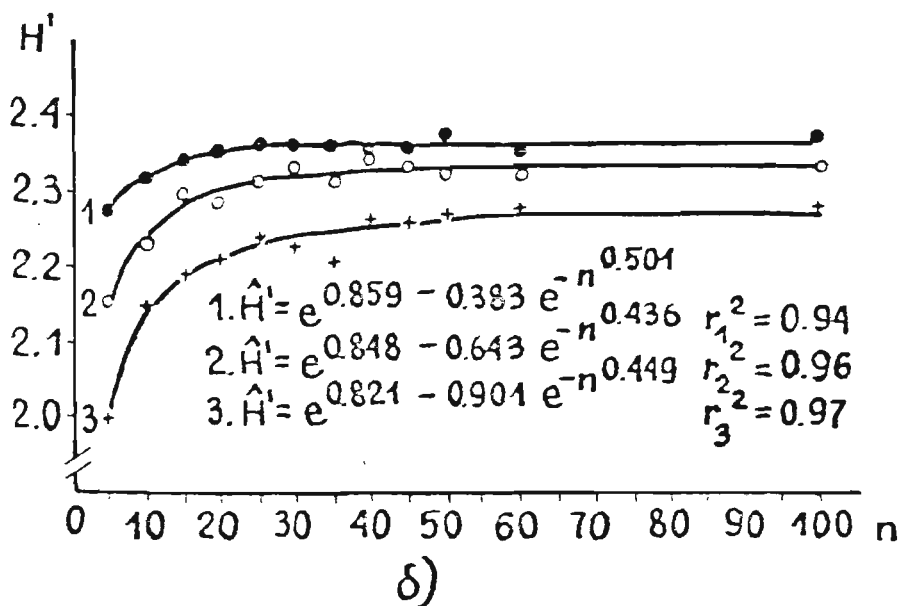
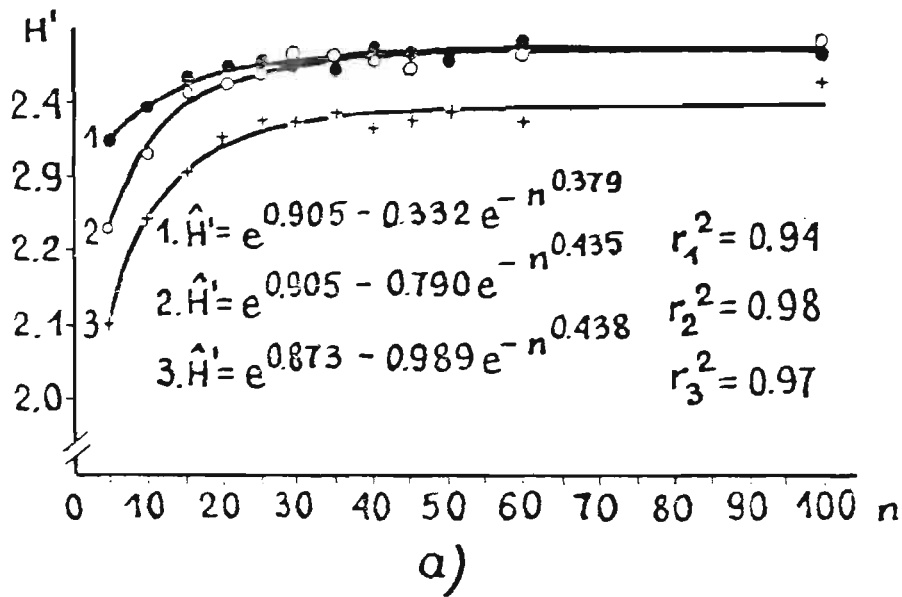


Рис. 10. Зависимость индекса видового разнообразия зооценоза коллембол (H') от объема выборки (n) при разном размере пробы: 1 - $75 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; 2 - $20 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; 3 - $5 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$. По материалам, собранным на площадях А (а) и Б (б) в березняке-кисличнике. $\bullet, \circ, +$ - средние значения H' независимых выборок равного объема, которые были получены при имитационном моделировании систематического отбора на выборках учетных данных. r^2 - коэффициент детерминации.

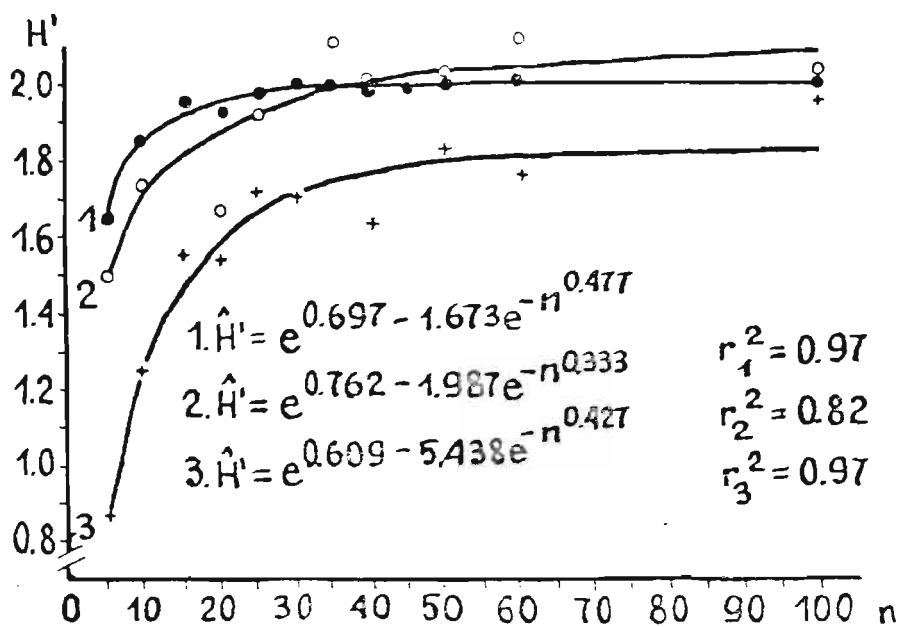


Рис. II. Зависимость видового разнообразия зооценоза коллембол (H') от объема выборки (n) при разном размере пробы: 1 - 5 см² x 10 см; 2 - 2.5 см² x 10 см; 3 - 1 см² x 10 см. По материалам, собранным в липняке-снытьевом. Пояснения см. к рис. IЮ.

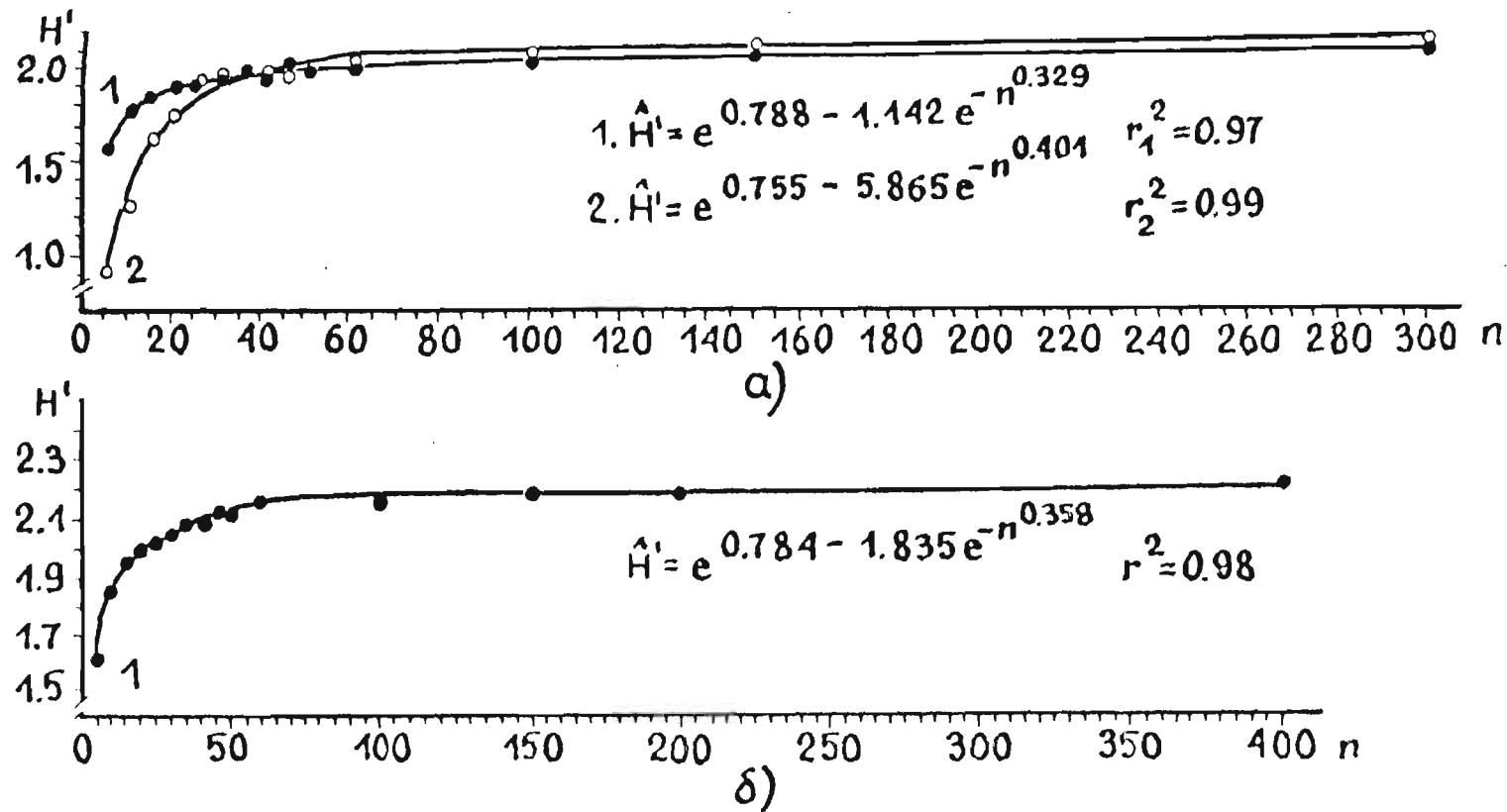


Рис. 12. Зависимость видового разнообразия зооценоза коллембол (H') от объема выборки (n) при разном размере пробы: а - по материалам, собранным в липняке-снытьевом, 1 (\bullet) - $5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$; 2 (\circ) - $1 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$; б - по материалам, собранным в ельнике-черничнике с использованием проб размером $5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$. Пояснения см. к рис. 10.

Таблица 4

Теоретические значения показателя видового разнообразия $\hat{H}'_{теор.}$, вычисленные по уравнению регрессии $\hat{H}'_{теор.} = 0,00015x + 1,84$, для параллельных серий проб разного размера.

Биотоп	Номер серии	Размер пробы		$\hat{H}'_{теор.}$
		площадь (см ²)	глубина взятия (см)	
Березняк- кисличник (А)	1	5	4	2.27
	2	20	"	2.33
	3	75	"	2.36
Березняк- кисличник (Б)	1	5	"	2.39
	2	20	"	2.47
	3	75	"	2.47
Липняк- снытьевый	1	5	10	2.01
	2	2.5	"	2.14
	3	1	"	1.84
	4	5	"	2.07
	5	1	"	2.13

колебл могут вызвать определенное его смещение.

Изучение зависимости индекса выравненности E от объема выборки показало, что эта зависимость может быть описана постепенно убывающей функцией, которая при $n \rightarrow \infty$ приближается к константе, рассматриваемой как теоретическое значение $E_{\text{теор}}$ (рис. 13-17). Наиболее хорошую аппроксимацию наших данных дает сложная функция

$$\hat{E} = a - be^{-(c^n)},$$

где \hat{E} - оценка среднего значения индекса E по сериям независимых выборок объема n ; e - основание натурального логарифма; a, b, c - коэффициенты регрессии.

Чем меньше проба, тем больше \hat{E} . Частично это объясняется уменьшением дисперсии числа особей разных видов на фоне уменьшения числа видов в пробе.

В отличие от индекса видового разнообразия, для показателя E различия в скорости убывания функции для проб разного размера почти не наблюдаются, а скорость сходимости к $E_{\text{теор}}$ при увеличении n снижается значительно медленнее. Изучение этого процесса для больших серий малых проб (1 и 5 см²) показало, что эту скорость сходимости можно считать пренебрежимо малой только при 150-200 таких пробах (рис. 16, 17).

Резюмируя наши методические исследования, можно сделать следующие выводы.

1. Сравнение методов Балого и Тулгрена в отношении эффективности выгонки колебл показало, что при использовании метода Тулгрена имеют место значительные потери эуэдафических форм колебл.

2. Различия в эффективности выгонки являются причиной определенного искажения синэкологических показателей. Наименьшие потери особей можно ожидать при использовании метода Балого и раз-

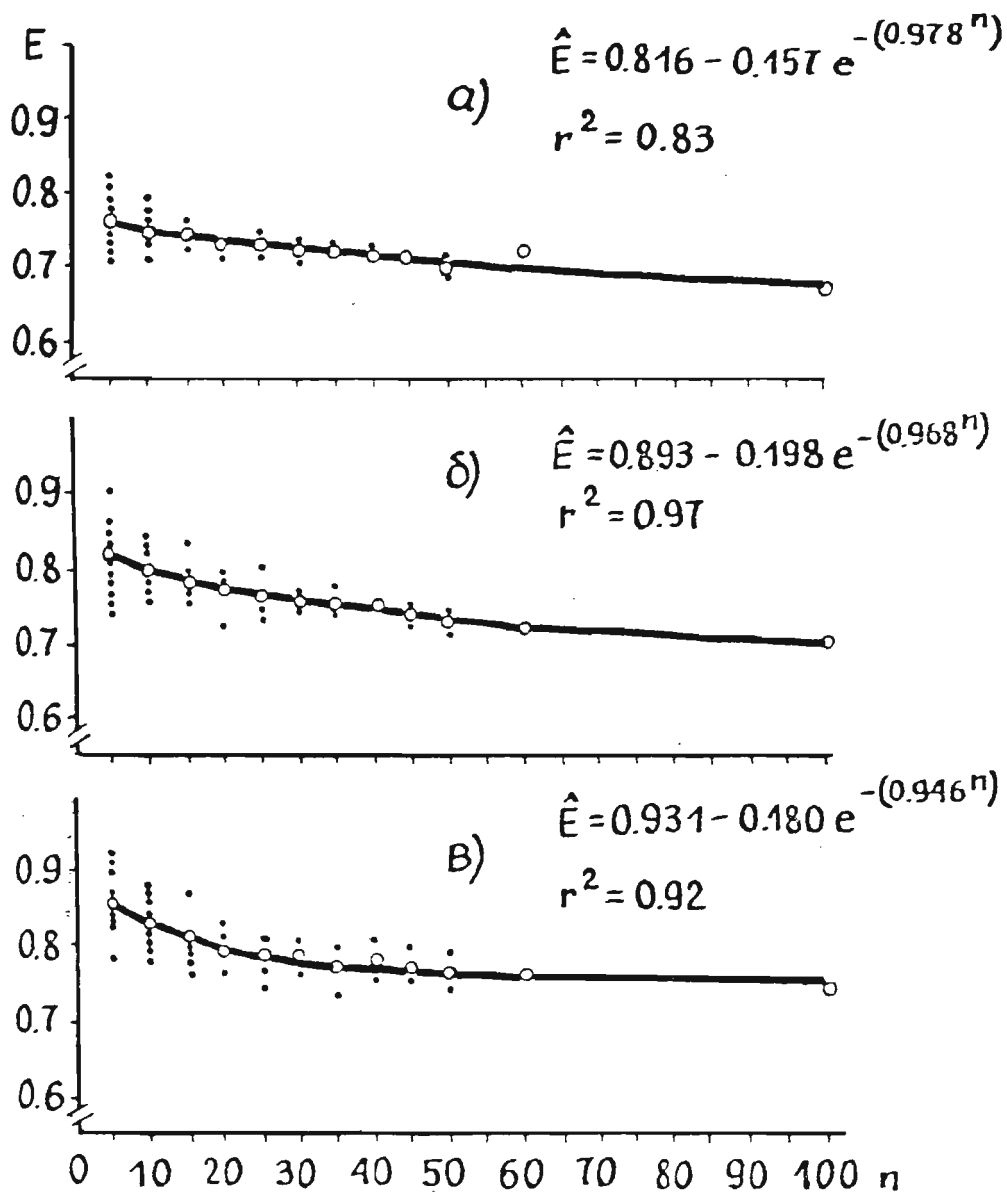


Рис. 13. Зависимость индекса выровненности зооценоза коллембол (E) от объема выборки (n) при разном размере пробы: а - $75 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; б - $20 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; в - $5 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$. По материалам, собранным на пробной площади А березняка-кисличника. \circ - средние значения \bar{E} , вычисленные по совокупностям значений E (обозначены точками) для независимых выборок равного объема n , которые были получены при имитационном моделировании систематического отбора на выборках учетных данных. r^2 - коэффициент детерминации.

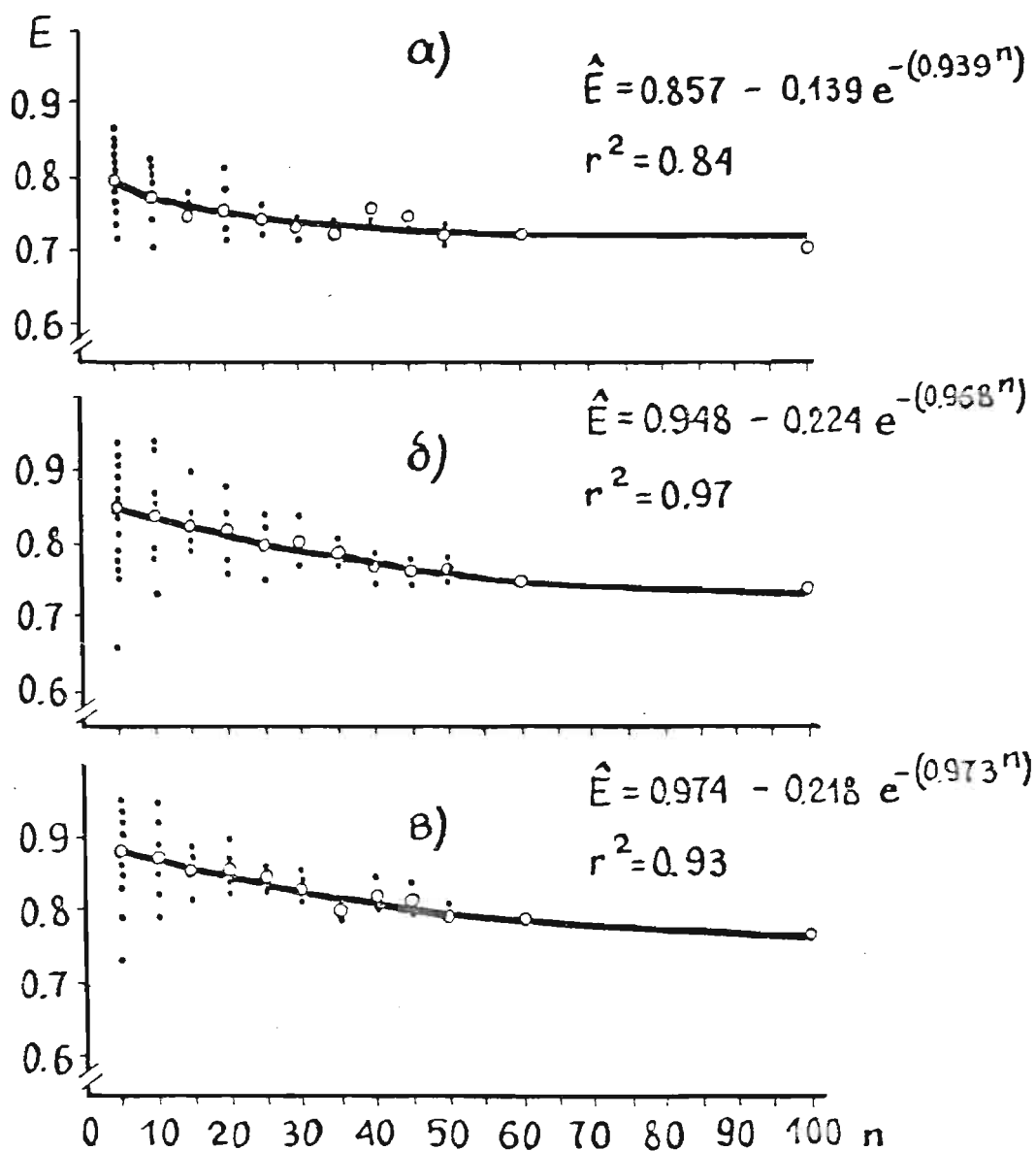


Рис. 14. Зависимость индекса выровненности зооценоза коллембол (E) от объема выборки (n) при разных размерах проб: а - $75 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; б - $20 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$; в - $5 \text{ см}^2 \times 4 \text{ см}$. По материалам, собранным на пробной площади Б березняка-кисличника. Пояснения см. к рис. 13.

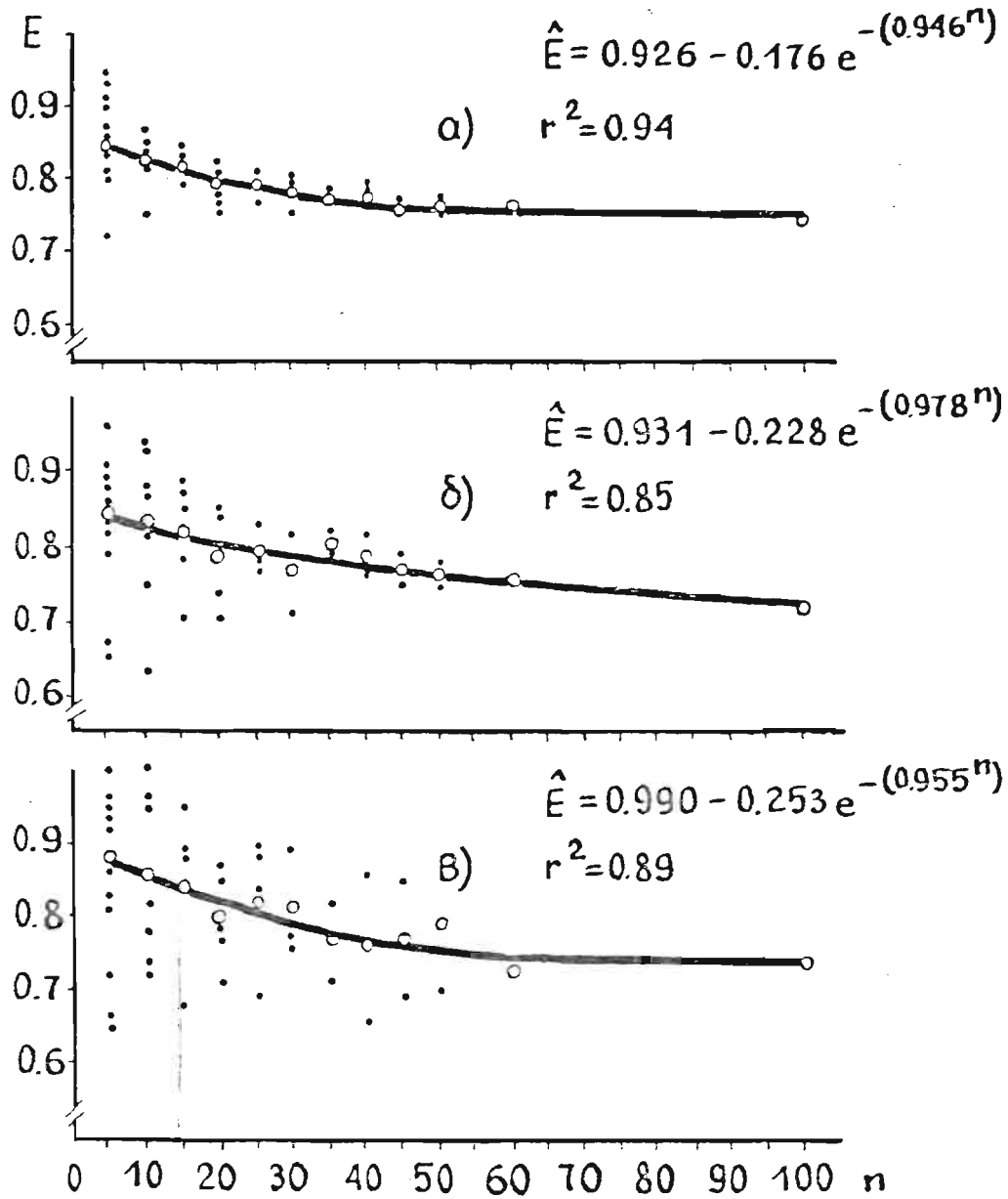


Рис. 15. Зависимость индекса выровненности зосценса коллембса (E) от объема выборки (n) при разном размере пробы: а - $5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$; б - $2.5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$; в - $1 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$. По материалам, собранным в липняке-снетьевом. Пояснения см. к рис. 13.

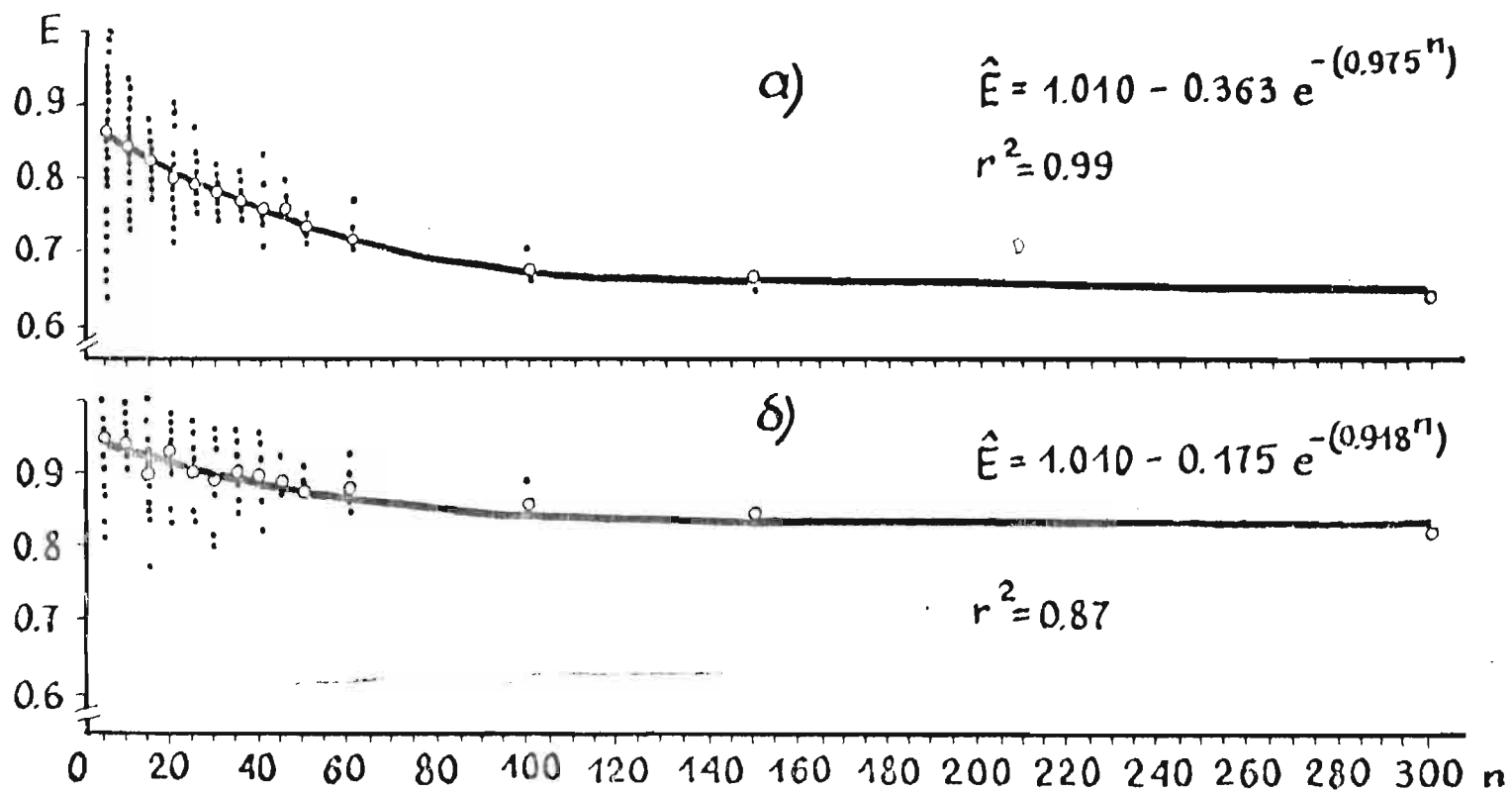


Рис. 16. Зависимость индекса выровненности зооценоза коллембол (E) от объема выборки (n) при различном размере пробы: а - 5 см² x 10 см; б - 1 см² x 10 см. По материалам, собранным в липняке-снитъевом. Пояснения см. к рис. 13.

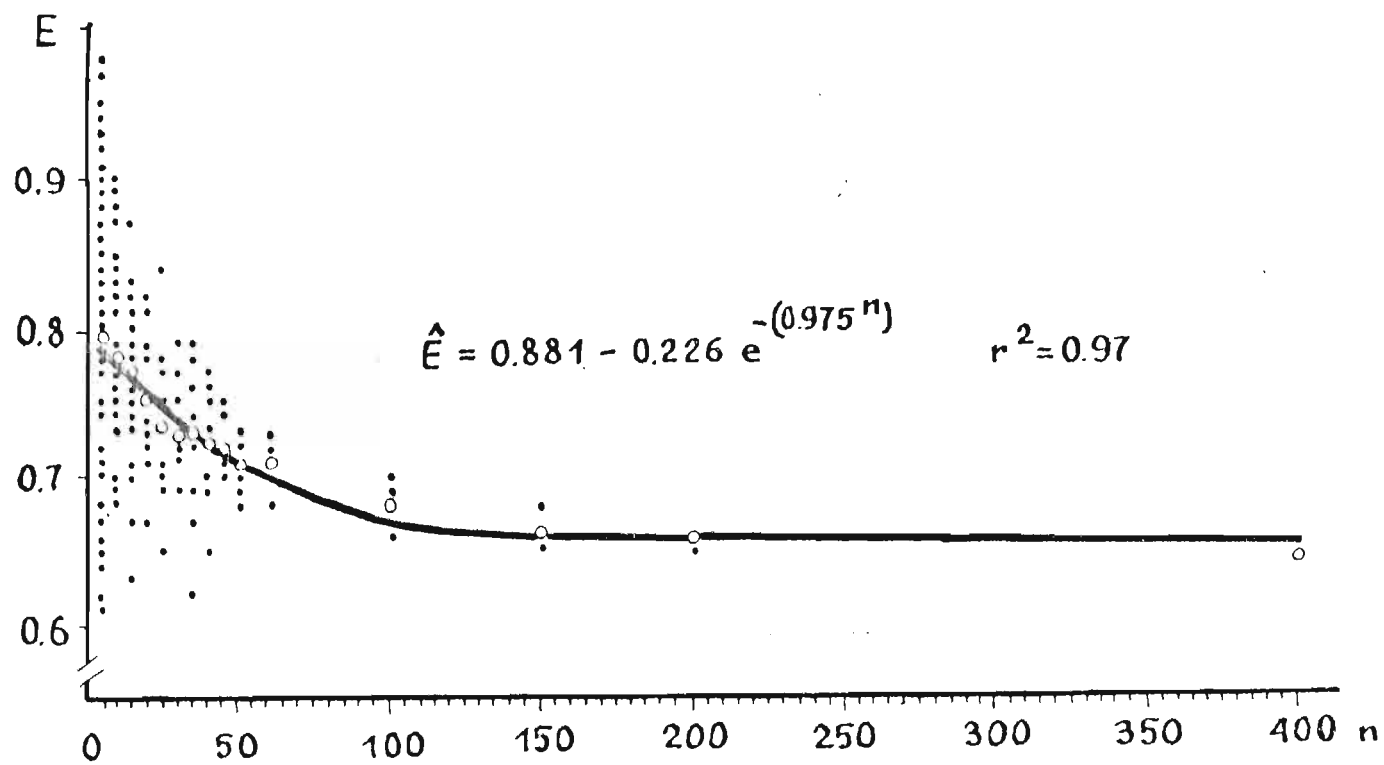


Рис. 17. Зависимость индекса выровненности зооценоза коллембол (E) от объема выборки (n) для проб размером $5 \text{ см}^2 \times 10 \text{ см}$. По материалам, собранным в ельнике-черничнике. Пояснения см. к рис. 13.

мере пробы 5 см^2 .

3. Изучение зависимости величины стандартной ошибки плотности от объема выборки показало, что, по сравнению с серией из 100 проб малого размера (5 см^2), для достижения одинакового уровня снижения $S_{\bar{x}}$ требуемое число больших проб (75 см^2) в два раза превышает обычно используемое их число в почвенно-зоологических исследованиях. Примерно при таких же соотношениях между объемами выборок малых и больших проб можно ожидать одинаковый уровень точности индекса видового разнообразия. В отношении числа выявленных видов серия 100 проб величиной 5 см^2 практически не уступает обычно используемым сериям больших проб.

Нами проводился также хронометраж рабочего времени, затрачиваемого на обработку материала для 20 проб величиной 75 см^2 и 100 проб величиной 5 см^2 , результаты которого показали, что в первом случае суммарно затрачивается в два раза больше времени, чем во втором.

Глава 3. МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ БИОИНДИКАЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ КОЛЛЕМБОЛ У ЦЕМЕНТНОГО КОМБИНАТА

3.1. Общая характеристика источника загрязнения и района исследований

В качестве модельного объекта - источника загрязнения - в наших исследованиях был выбран Броценский цементно-шиферный комбинат (БЦК). Выбор этого комбината основывается на том, что он является практически единственным крупным источником индустриального загрязнения в данном районе.

БЦК расположен в западной части Восточно-Курземской возвышенности. Формы рельефа местности представлены мореной с элементами субгляциальных борозд. Климат сравнительно мягкий, среднегодовая температура колеблется в январе от -4 до $-4,5^{\circ}\text{C}$, в июле - от $16,5$ до 17°C . Количество осадков - около 600 мм (Темникова, 1958). Материнскую породу представляет моренная глина и безкаменная подстилочная глина. Почвы, таким образом, дерново-средне- и слабоподзолистые. Большая часть территории (53%) занята под сельское хозяйство, лесов мало (35,4%), из них большинство мелколиственные (Ozols, 1970).

БЦК основан в 1938 г. Во время Великой Отечественной войны был полностью разрушен, а в послевоенные годы не только был полностью восстановлен, а, благодаря ряду последовательных реконструкций, непрерывно увеличивая мощность производства. Таким образом, прилегающая к заводу территория до начала наших исследований (1976 г.) уже почти 40 лет находилась под воздействием нарастающего загрязнения.

В качестве главного сырья для производства цемента в БЦК используется пермский известняк, добываемый в Броценах, моренная

глина из Елгавского района, молотый гипс из Рижского района, колчеданный огарок из Ленинградской области, трепель из Украинской ССР. В процессе производства известняк смешивается с глиной, размалывается, потом смешивается с водой и колчеданным огарком и обжигается в ротационной печи, в результате чего получается клинкер. Значительные выбросы пыли поступают в атмосферу при размоле смеси, состоящей из клинкера, трепеля и гипса, при их смешивании и транспортировке по специальным трубопроводам. Большая часть этой пыли улавливается циклоновыми и рукавичными фильтрами в специальной башне. Значительное количество пыли, а также сернистые и азотистые газы образуются при производстве клинкера. Для улавливания этой пыли на ротационных печах установлены электрофильтры. Однако при засорении этих фильтров, или же переполнении башен, пыль и газы выбрасываются в атмосферу.

Согласно подсчетам (Бериня и др., 1985), масса пыли, которая оседает на поверхности почвы в 10-километровом радиусе вокруг комбината, составляет 15-20 тыс. т в год. Главным химическим компонентом пыли являются соединения кальция (карбонаты, силикаты) (25-30%). Пыль содержит также около 7% калия, 0,4% серы, до 2000 мг/кг цинка, до 200 мг/кг свинца, стронция и меди, а также ряд других металлов (Fe, Mn, Mg, Co, Cd, Ni).

Химические анализы образцов снега при двухмесячной экспозиции на различных расстояниях от источника эмиссии по направлению господствующих ветров (Бериня и др., 1985) показывают, что наиболее отчетливое снижение степени загрязнения, определяемой по количеству как водорастворимой, так и нерастворимой фракции пыли, выпадающей на 1 м², наблюдается на расстоянии 1-1,5 км от комбината (рис. 18, 19). На расстоянии 3-5 км степень загрязнения снижается мало, а на расстоянии 5-10 км загрязнение незначительно по сравнению с фоном. Содержание главного компонента - кальция в

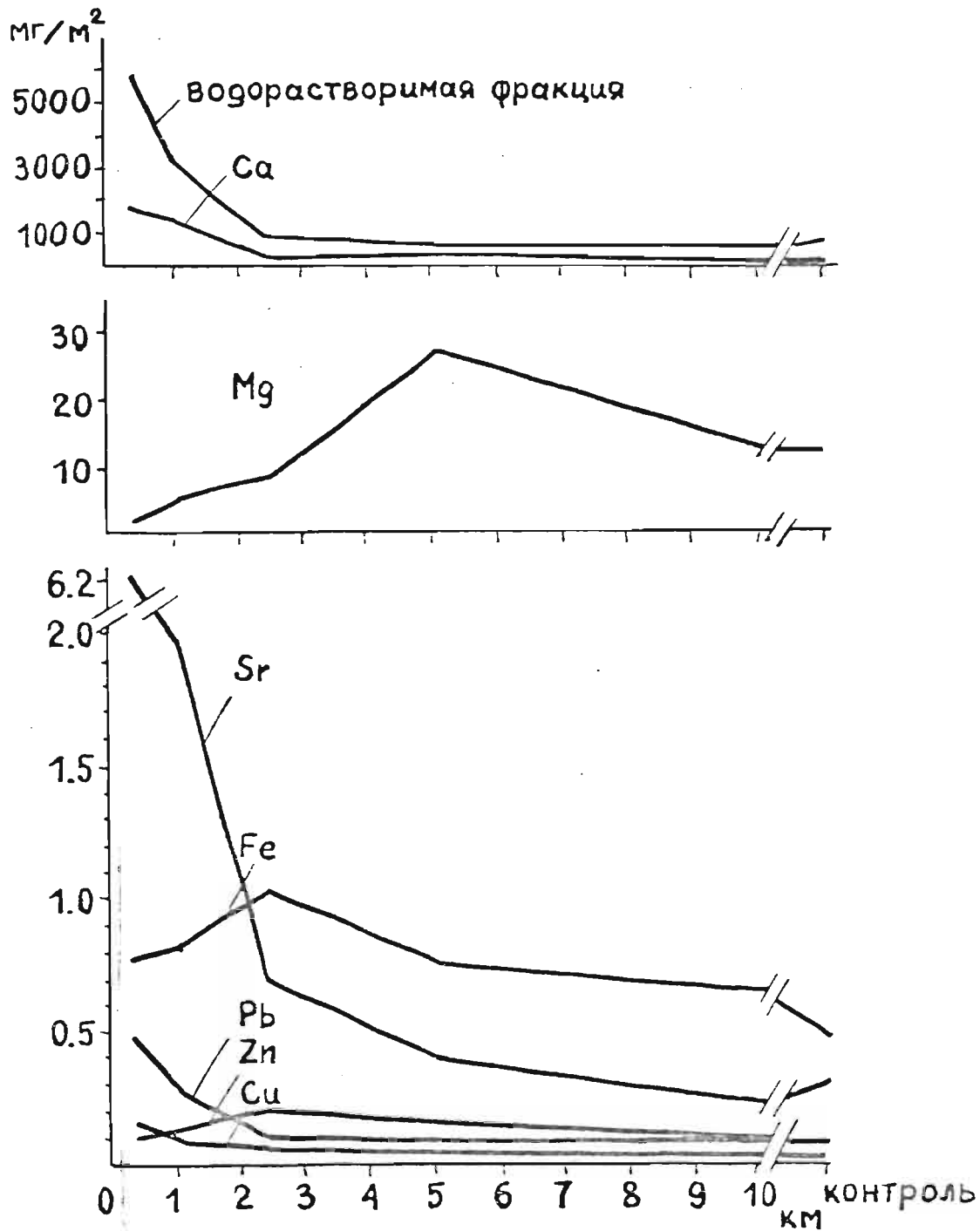


Рис. 18. Распределение содержания некоторых химических элементов в водорастворимой фракции выбросов, выпадающих за двухмесячный период на различном расстоянии от цементного комбината в направлении господствующих ветров (по данным анализов снежного покрова).

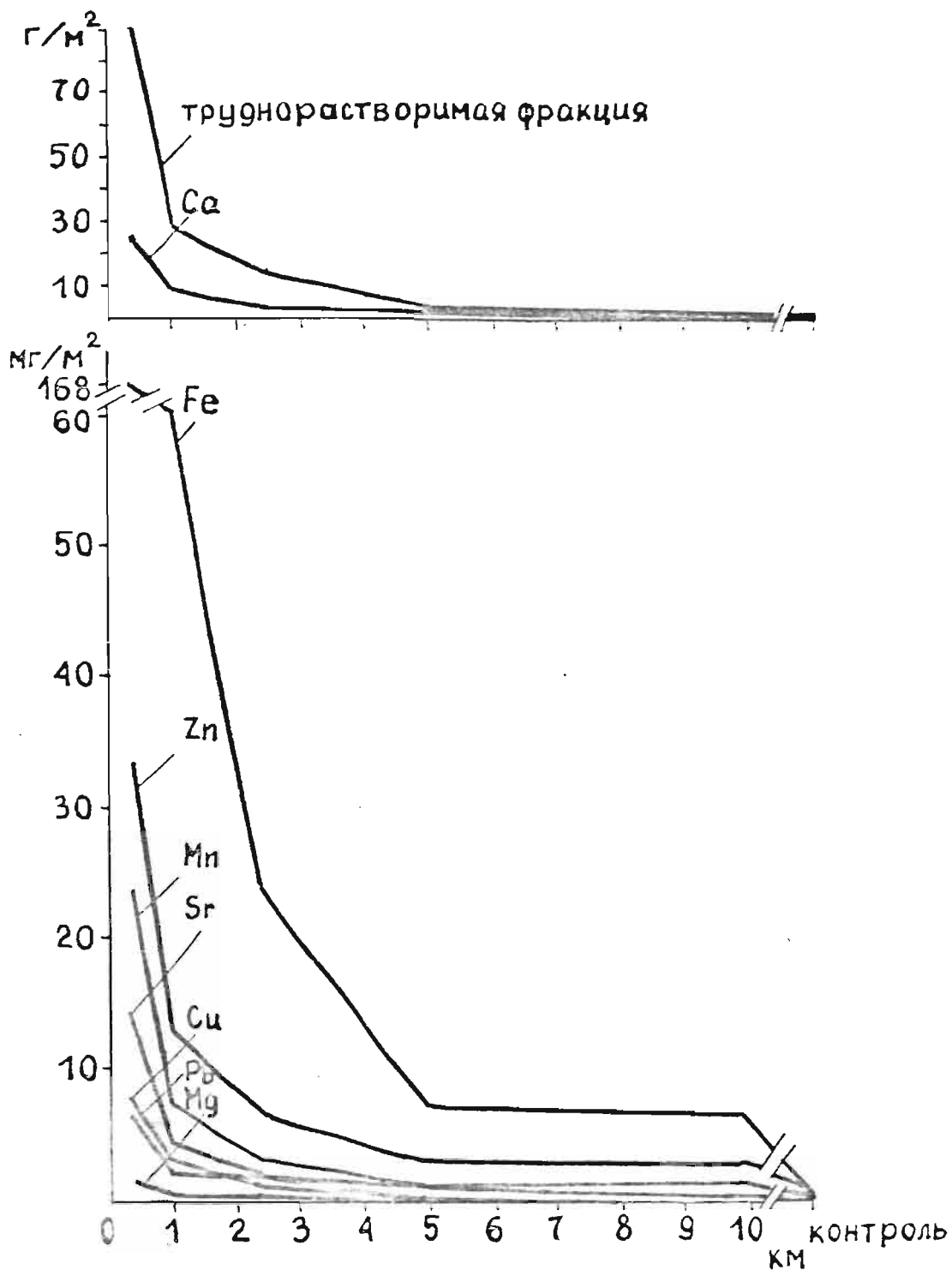


Рис. 19. Распределение содержания некоторых химических элементов **труднорастворимой** фракции выбросов, выпадающих за двухмесячный период на различном расстоянии от цементного комбината в направлении господствующих ветров (по данным анализов снежного покрова).

водорастворимых и труднорастворимых фракциях, а также ряда других металлов (Sr, Pb, Cu, Mn) в труднорастворимой фракции коррелирует с количеством соответствующих фракций пыли (рис. 18, 19). Изменения содержания других элементов водорастворимой фракции (Mg, Fe, Zn) не коррелируют с количеством этой фракции (рис. 18). Следовательно, химический состав продуктов выпадений на различных расстояниях от комбината является неоднородным.

3.2. Принципы выбора пробных площадей, их число и схемы расположения

Методологические вопросы, касающиеся области планирования эксперимента в почвенно-зоологических исследованиях загрязнения, до сих пор практически не рассматривались, методики и схемы исследователями составлялись чисто интуитивно. Как показывает анализ этих исследований, их методика основана на принципе изучения однотипных биологических объектов (популяций, сообществ), подверженных воздействию антропогенного фактора различной интенсивности (гл. I). При этом на различном расстоянии от источника эмиссии, обычно с учетом условно выделенных зон загрязнения, выбирается от двух (загрязненная и контроль) до нескольких десятков пробных площадей.

Явление индустриального загрязнения можно характеризовать как крупномасштабный неорганизованный эксперимент в природе, для правильного изучения "результатов" которого исследователь должен разработать схему размещения пробных площадей с учетом местных условий и принципов выборочного исследования. В данном случае, очевидно, нельзя применять элементы методики полевого опыта - рандомизированные повторности в пределах варианта - дозы воздействия, ибо последняя определяется не исследователем, а особенностями сложных процессов эмиссии загрязнителей и поэтому подвержена

качественной и пространственной изменчивости. В этих условиях практически единственной альтернативой является организация схемы исследований на основе регрессионной модели (см., например, Захаров и др., 1986). Описанные во многих работах схемы расположения пробных площадей соответствуют этой модели: пробные площади расположены вдоль градиента загрязнения. Это указывает на правильность интуиции исследователей. К сожалению, хорошо проведенные исследования не подкрепляются соответствующей обработкой данных.

С точки зрения планирования опыта, особенно если получение данных ограничено трудоемкостью методов, исследователь заинтересован в максимальной однородности фона, на котором изучается воздействие фактора. Одним из наиболее неблагоприятных явлений, с которыми приходится сталкиваться на практике при планировании размещения пробных площадей, является биогеоценотическая мозаичность ландшафта. Для редко встречающихся на данном ландшафте типов биогеоценозов обычно нельзя подобрать ряд различающихся по степени загрязнения пробных площадей. Поэтому приходится ограничиваться только наиболее широко распространенным типом, выбирая его в качестве модельного биогеоценоза, в котором и закладывается серия пробных площадей. При выборе биогеоценотически сходных пробных площадей обычно учитываются такие элементы как рельеф, почва и растительность. Поскольку биоиндикационные исследования обычно проводятся после того, как природная среда уже претерпела определенные изменения, могут возникнуть трудности при идентификации типологического статуса того или иного участка. Наиболее стабильными во времени компонентами биогеоценоза следует считать почву и древесную растительность, которые могут быть идентифицированы даже некоторое время после нарушения их функций или отмирания. Поэтому лесные биогеоценозы, по крайней мере в лесной зоне, надо рассматривать как наиболее подходящие в качестве модельных при

проведении почвенно-зоологических биоиндикационных исследований. Не случайно, что подавляющее большинство таких исследований проводилось именно в лесных биогеоценозах.

Важной проблемой является установление числа пробных площадей на градиенте загрязнения. Выбор только двух вариантов - загрязненной и контрольной площади недопустим, ибо в таком случае все наблюдаемые различия между выбранными участками автоматически приписываются воздействию загрязнения. Чтобы получить статистически достоверные кривые, отражающие изменения количественных синэкологических характеристик вдоль градиента загрязнения, а также уменьшить вероятность случайного совпадения градиента загрязнения с какими-либо природными экологическими факторами, число пробных площадей должно быть больше трех.

Как было показано в предыдущих разделах, для повышения эффективности извлечения коллембол и повышения статистической надежности ряда синэкологических показателей требуются большие выборки проб. Это обстоятельство, наряду с трудоемкостью почвенно-зоологических анализов, является препятствием для сколь угодно увеличения числа пробных площадей. В наших исследованиях было выбрано пять пробных площадей, которые были заложены в одном из наиболее распространенных в районе загрязнения типов условий произрастания леса - березняке-кисличнике на дерново-подзолистой суглинистой почве. Пробные площади размером 50х50 м были заложены в направлении господствующих ветров на расстояниях 2,0; 2,5; 3,5; 6,7 и 13,0 км от цементного комбината. В дальнейшем в тексте пробные площади обозначены цифрами 1 - 5. Площадь 1 рассматривается как сильно загрязненная, площади 2 и 3 - как умеренно загрязненные, площадь 4 - как слабо загрязненная, а площадь 5 - как практически незагрязненная (контроль).

3.3. Характеристика пробных площадей и экологических изменений, вызванных загрязнением

Пробные площади расположены на пологоволнистой равнине. Почвы пробных площадей образовались на кислой лимногляциальной глине (pH 4,5–5,7). Опад, состоящий главным образом из листьев, быстро разлагается, вследствие чего маломощный горизонт неживой подстилки не превышает 1–2 см. Горизонт A_1 хорошо оструктуренный, однородный, с мощностью до 20 см и pH от нейтрального до слабощелочного на площадях 1–4 и слабокислого на площади 5 (контроль). Под этим горизонтом между 18 и 25 см расположен горизонт оглеения светло-серого цвета, образование которого обусловлено подстилкой почва глиной, что препятствует инфильтрации вод в периоды избыточного увлажнения. На глубине ниже 25–35 см размещается красно-бурая глина с низким содержанием кальция (Бернина и др., 1985).

Все пробные площади заложены на почвах одинакового типа и на одной и той же материнской породе, но имеют некоторые различия в форме рельефа, вследствие чего влажность почв отдельных пробных площадей немного различается (приложение I).

С приближением пробных площадей к источнику загрязнения увеличивается pH поверхностного слоя почвы (Малецис, 1978; Бернина и др., 1985), одновременно происходит обогащение поверхностного слоя почвы карбонатами и соединениями металлов (приложение I). Увеличивается содержание ацетатно-растворимых форм кальция, стронция, марганца, цинка и свинца. Содержание ацетатно-растворимых форм железа, наоборот, увеличивается по мере удаления от завода, что объясняется уменьшением растворимости соединений этого элемента в карбонатной среде, образующейся благодаря загрязнению

(Бериня и др., 1985).

Довольно большие различия наблюдаются в содержании органического вещества в поверхностном горизонте почвы (приложение I), что объясняется (Бериня и др., 1985) особенностями рельефа и, следовательно, различными условиями увлажнения.

Лесотаксационные характеристики для различных пробных площадей изменяются весьма мало. Возраст древостоя колеблется в пределах 28–35 лет. Первый ярус образует береза с примесью ели, осины и ивы козьей. В составе второго яруса значительное участие принимают ель, ива козья, осина и ольха. Запасы древесины на пробных площадях колеблется в пределах 135–180 м³/га и заметного уменьшения этих запасов под долготлетним воздействием эмиссии не наблюдается. Подлесок сложен 10 видами кустарников, но доминантами являются ольха, рябина, ива и крушина (Шарковскис, Эрглис, 1985).

В травянисто-кустарничковом ярусе насчитывается 68 видов (Шарковскис, Эрглис, 1985), но часто встречающимися являются 11 (*Oxalis acetosella*, *Fragaria vesca*, *Aegopodium podagraria*, *Festuca ovina*, *Melica nutans*, *Geum rivale*, *Majanthemum bifolium*, *Veronica chamaedris*, *Luzula pilosa*, *Anemone nemorosa*, *Hepatica nobilis*). Наблюдается слабая тенденция уменьшения числа видов вблизи цементной фабрики.

Под воздействием загрязнения изменился видовой состав лишайников и мхов (Расиньш и др., 1985). Вблизи источника эмиссии увеличивается высота мохового покрова на основаниях стволов осины, но число видов при этом немного снижается за счет настоящих эпифитов родов *Orthotrichum* и *Radula*, встречающихся только в контроле. С приближением к источнику загрязнения увеличивается покрытие и встречаемость водорослей *Trentepohlia umbrina*. Лишениофлора стволов осины вблизи завода крайне бедна (*Lecidea glomerulosa*,

Phlyctis argena, *Lesanora subrugosa*, *L. distans*) и становится богаче только в контроле, где обнаружено 9 видов. Видовой состав напочвенных мхов вблизи источника эмиссии очень беден и с удалением от него наблюдается увеличение числа видов. Тем не менее, на проективное покрытие мхов (приложение I) и их видовой состав помимо загрязнения, очевидно, большое влияние оказывают и другие экологические факторы.

Встречаемость микромицет достигает максимума на умеренно и слабозагрязненных пробных площадях (приложение I), видовой состав которых, к сожалению, полностью не изучен. Микробиологические исследования почв 2-й, 4-й и 5-й пробных площадей (Вулфа, 1985) показали, что вблизи источника эмиссии в почве увеличивается численность сапрофитных бактерий, но уменьшается численность микромицет. Из микромицет на сильно загрязненных почвах обнаружены в основном *Trichoderma lignorum* и *Cladosporium lignicola*, а на слабо загрязненной почве - виды рода *Mortierella* и *Penicillium glaucoclanosum*.

Установлено, что загрязнение оказывает влияние на содержание минеральных элементов в растениях (хвоя ели, мхи, листья земляники) (Берзина, 1985) и в плодовых телах шляпочных грибов (Карелина, 1985).

Помимо коллембол на рассматриваемых пробных площадях проводилось изучение ряда других групп почвенных беспозвоночных (дождевые черви, подстилочные пауки, улитки) (Мелецис и др., 1981; Штернбергс, 1985 а, б). Отмечается увеличение плотности улиток *Succinea hortensis* по мере приближения к источнику загрязнения (Мелецис и др., 1981). Общая численность дождевых червей, наоборот, снижается (Штернбергс, 1985 а). Под влиянием загрязнения отчетливо снижается плотность вида *Nicodrilus roseus*. Плотность видов *Lumbricus rubellus* и *Nicodrilus caliginosus* обнаруживает максимумы на площадях 2, 3 и 5. Анализ структуры доминирования пока-

заг., что эти виды имеют наибольшую относительную численность среди дождевых червей именно на загрязненных площадях 1, 2 и 3.

Для подстилочных пауков также наблюдается отчетливая тенденция к снижению общей плотности по мере приближения к источнику загрязнения (Штернбергс, 1985 б). При этом для некоторых видов (*Minutiolus pusillus*, *Microneta viaria*, *Oxyptila trux*) наблюдается уменьшение, а у вида *Tarinoeyba insecta* - увеличение ее по мере увеличения загрязнения.

3.4. Методика изучения коллембол и экологических факторов на пробных площадях

За весь период исследований было собрано и обработано 4900 почвенных проб разных размеров (включая серии проб, использованные при методических исследованиях), из которых извлечено 56 846 коллембол. Примерно четверть этого числа включены в микроскопические препараты. Для определения видов использовались определители Я. Стаха (Stach, 1947, 1949 а, б, 1954, 1956, 1957, 1960), Н. Гизини (Gizin, 1960), Е. Д. Мартыновой (1964) и А. Фьелберга (Fjellberg, 1980).

Биоиндикационные исследования проводились с мая по октябрь 1976 г. Отбор проб для извлечения коллембол осуществлялся в конце каждого месяца в течение двухдневного визита в район загрязнения. Ежемесячно¹⁾ на каждой пробной площадке по разработанной нами методике (см. гл. 2) отбиралось по 100 проб величиной 5 см² x 10 см. Параллельно отбирали 10 проб для определения влажности и pH почвы. Эти пробы отбирали в стандартные алюминиевые боксы

¹⁾ По техническим причинам для пробной площадки 1 имеются данные только с июля по октябрь.

(50x40 мм). Полевая и гигроскопическая влажность определялась гравиметрически, $pH_{КСІ}$ определяли электрометрически. Масса опада определялась в апреле 1977 г. На каждой пробной площади опад собирали с участка $1 м^2$ (повторность пятикратная).

Для изучения активности разложения использовался метод Е.Н. Мишустина (1972). Куски льняной ткани выдерживались под слоем подстилки 6 месяцев (апрель - октябрь). Повторность пятикратная.

На пробных площадях проводилось изучение также лесотаксационных характеристик (состав древостоя, бонитет, полнота, средний диаметр, средняя высота, возраст, сумма площадей сечения, запас древесины) и флористического состава кустарникового и травяного ярусов (Шарковские, Эрглис, 1985), процентного покрытия мхов (Расиньш и др., 1985). Встречаемость почвенных микромицет на пробных площадях изучалась научным сотрудником Ботанического сада АН Латвийской ССР М.Радиной. Описания почвенных профилей и почвенно-химические исследования проводились группой почвоведов Института биологии АН Латвийской ССР под руководством кандидата сельскохозяйств. наук Д.Ж.Берини и материалы этих исследований частично опубликованы (Бериня и др., 1985).

Глава 4. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

4.1. Методы, применяемые при одномерном подходе в биоиндикационных исследованиях

Для выявления биоиндикации на популяционном уровне могут рассматриваться различные характеристики популяции: плотность, встречаемость, пространственное размещение особей, плодовитость, интенсивность размножения, смертность, возрастная и половая структура, различные трофо-энергетические показатели. Некоторые из перечисленных характеристик (плотность, встречаемость, пространственное размещение, ряд трофо-энергетических показателей) могут быть вычислены также для разного ранга совокупностей популяций (роды, семейства, экологические группы и пр.).

Подробное изучение всех вышеуказанных характеристик возможно при рассмотрении нескольких заранее выбранных популяций. Обычно же, когда изучению подлежит большое число видов или групп, приходится ограничиваться рассмотрением лишь самых простых характеристик изучаемых популяций. Такими характеристиками являются плотность и встречаемость.

При изучении изменения этих показателей вдоль градиента загрязнения перспективным методом следует считать градиентный анализ (Мелецис, 1985). Нами применялся метод, предложенный в геоботанических исследованиях (Миркин, Розенберг, 1978). Вычисления проводятся на базе статистического комплекса однофакторного дисперсионного анализа. Классы этого комплекса представляют градации изучаемого фактора, поставленные в порядке увеличения (или уменьшения) его интенсивности. Посредством постепенного объединения соседних классов (по принципу скользящего среднего) ищется такая кривая распределения средних арифметических классов, которая имеет только один достоверный максимум. На каждом шаге вырав-

нивания кривой проверяется статистическая достоверность влияния фактора по F -критерию и вычисляется показатель силы влияния η^2 по методу Н.А.Плохинского (1970). Характерно, что показатель силы влияния η^2 уменьшается на каждом шаге выравнивания кривой. Биологически это можно объяснить как постепенное "очищение" влияния изучаемого фактора от "шума" неконтролируемых факторов. Недостатком градиентного анализа следует считать зависимость его результатов от структуры статистического комплекса и от таких сильно действующих неконтролируемых факторов, изменения которых сильно коррелируют с изучаемым фактором. Поэтому градиентный анализ наиболее целесообразен в случае исследования распределения характеристик популяций вдоль явно выраженных градиентов факторов, каким следует считать также индустриальное загрязнение. Тесные корреляции со степенью загрязнения при достаточно большом числе пробных площадей ($k \geq 5$) могут иметь лишь зависящие от него экологические факторы.

Мы проводили градиентный анализ данных как о плотности, так и о встречаемости коллембол. Вычисления проводились на ЭВМ WANG-2220B. Для градиентного анализа встречаемости использовался алгоритм дисперсионного анализа процентных данных (Плохинский, 1970). Данные о численности коллембол подвергались преобразованию по формуле $x' = \lg(x + 1)$. В качестве косвенного показателя интенсивности загрязнения было принято расстояние пробной площади от источника загрязнения.

При выявлении биоиндикации на зооценотическом уровне также могут быть использованы самые различные характеристики. Ю.И.Чернов (1975) выделяет три группы таких характеристик: 1) качественные, 2) количественные, 3) трофо-энергетические. Качественной характеристикой является систематический состав или экологическая (трофическая, морфологическая) структура. Количественные харак-

теристики можно разделить на следующие группы: 1) характеристики видовой (групповой) структуры сообщества, 2) характеристики структуры доминирования, 3) характеристики межвидовой сопряженности.

При одномерном подходе обычно рассматриваются некоторые качественные и количественные синэкологические характеристики: видовой состав, видовая структура и структура доминирования,

Основной характеристикой видового состава является список найденных видов.

Для изучения видовой структуры сообщества имеется несколько характеристик, раскрывающих различные ее аспекты (Мелецис, 1985): 1) видовое богатство, определяемое как количество найденных видов; 2) среднее число видов на единицу площади (пробу); 3) распределение видов по классам встречаемости; 4) распределение проб с различным числом видов. Общим для упомянутых характеристик является построение их исключительно на основе данных о встречаемости видов. Следует подчеркнуть, что три последние характеристики имеют смысл только в том случае, если проба достаточно мала для того, чтобы встречаемость даже наиболее многочисленных видов была бы меньше 100%, а объем выборки был достаточно большим ($n \geq 100$). Наши данные как раз соответствуют этому условию.

Видовое богатство является простой, но в то же время очень важной характеристикой сообщества, и, по существу, косвенно указывает на степень разнообразия экологических условий в биотопе. Уменьшение видового богатства под воздействием антропогенного фактора рассматривается (Vanéek, 1971 a) как наиболее серьезное повреждение структуры сообщества.

Среднее число видов на единицу площади указывает на среднюю степень населенности видами единицы пространства биотопа (равной размеру пробы) и дает представление о средней экологической ем-

кости местообитания.

Встречаемость показывает, какую относительную площадь обследуемого биотопа (в пробах) данный вид занимает. Распределение видов по классам встречаемости - суть распределение значений относительных долей площади, занимаемой разными видами, и характеризует представительность разных микростаций в биотопе. Если по встречаемости доминирует относительно мало видов и большинство имеет низкую встречаемость, или же все виды имеют низкую встречаемость, следует говорить о неравномерном распределении микростаций. Если все виды имеют высокие и почти одинаковые значения встречаемости, распределение микростаций можно считать равномерным. Чаще всего распределение видов по классам встречаемости неравномерно, при этом имеет место более или менее выраженная двувершинность - явление, которое в экологии известно под названием распределения Раункиера (Чернов, 1975).

Распределение проб с различным числом видов характеризует представительность микростаций с различной экологической емкостью, равномерность насыщенности единицы пространства биотопа видами. Следует подчеркнуть, что эта характеристика не имеет отношения к оценке представительности различных микростаций в биотопе, так как не рассматривает конкретные виды.

Вышеописанные характеристики видовой структуры образуют целостную систему показателей (Мелецис, 1985). Видовое богатство S , среднее число видов на единицу площади \bar{s}_1 и распределение видов по классам встречаемости связывает кривая собирателя (Мелецис, 1984а). Эта кривая описывает зависимость кумулятивного накопления новых видов по мере возрастания объема выборки m проб равной величины. При $m = 1$ ($m = 1, 2, \dots, n$) значение ординаты кривой равно среднему числу видов на единицу площади \bar{s}_1 , при $m = n$

значение ординаты кривой равно видовому богатству S . Крутизна подъема кривой собирателя характеризует распределение видов по классам встречаемости: чем больше крутизна подъема, тем больше значения встречаемостей видов и тем более равномерно распределение этих значений. Справедливы следующие закономерности:

$$\bar{S}_1 = \sum_{i=1}^S p_i \quad ; \quad \frac{S}{n} \leq \bar{S}_1 \leq S.$$

Рассмотрим предельный случай, когда $\bar{S}_1 = S/n$ и $\bar{S}_1 = S$. Если $\bar{S}_1 = S/n$, все виды имеют минимально возможные равные встречаемости: $p_1 = p_2 = \dots = p_S(\min) = \frac{1}{n}$. Кривая собирателя в этом случае характеризуется минимальной крутизной подъема, а именно, в отрезке между точками с координатами $(1; \bar{S}_1)$ и $(n; S)$ совпадает с прямой (рис. 20).

Если $\bar{S}_1 = S$, все виды имеют максимально возможные равные встречаемости $p_1 = p_2 = \dots = p_S(\max) = 1$. Кривая собирателя в этом случае характеризуется наибольшей крутизной подъема. В отрезке между точками с координатами $(1; \bar{S}_1)$ и $(n; S)$ она совпадает с прямой, параллельной оси абсцисс.

При $\bar{S}_1 = const$, $S = const$ наибольшую крутизну нарастания будет иметь та кривая собирателя, которой соответствует наиболее выравненное по своим значениям распределение встречаемости видов. Степень выравненности определяется по модифицированному показателю E (Мелецко, 1984 а).

Среднее число видов в пробе \bar{S}_1 одновременно является средним арифметическим распределения проб с различным числом видов. Модальным значением (M_0) этого распределения является число (или относительное число) проб, содержащих k видов. Чем больше значение k и M_0 , при $\bar{S}_1 = const$, тем выше относительная степень насыщенности пространства биотопа видами. Размах

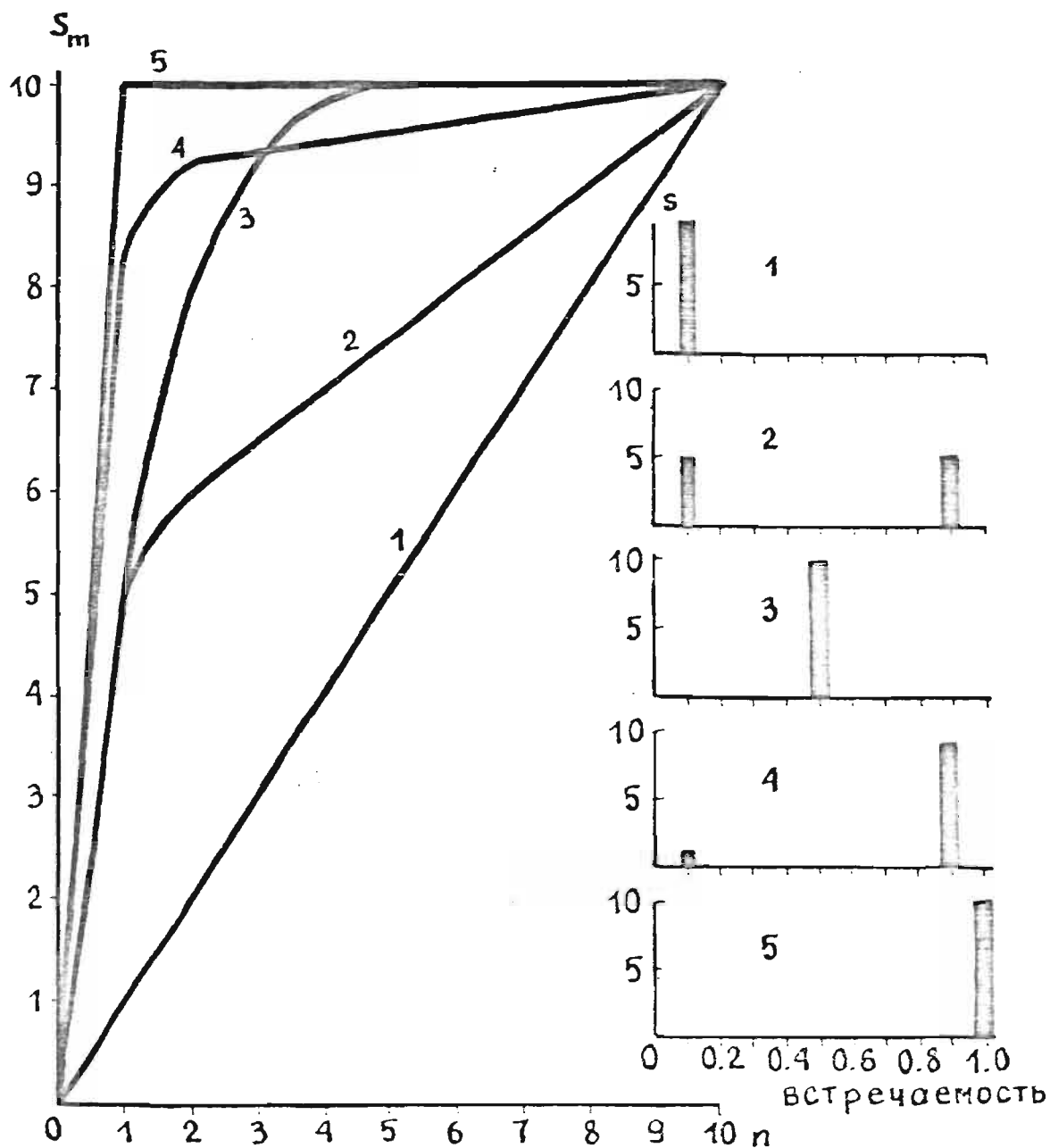


Рис. 20. Кривые собирателя при различных значениях встречаемости и различной выровненности их распределения ($S = 10$, $n = 10$):

- 1 - $p_1 = p_2 = \dots = p_{10} = 0.1$ ($\bar{s}_1 = 1.0$);
- 2 - $p_1 = p_2 = p_3 = p_4 = p_5 = 0.1$, $p_6 = p_7 = p_8 = p_9 = p_{10} = 0.9$ ($\bar{s}_1 = 5.0$);
- 3 - $p_1 = p_2 = \dots = p_{10} = 0.5$ ($\bar{s}_1 = 5.0$);
- 4 - $p_1 = 0.1$, $p_2 = p_3 = \dots = p_{10} = 0.9$ ($\bar{s}_1 = 8.2$);
- 5 - $p_1 = p_2 = \dots = p_{10} = 1.0$ ($\bar{s}_1 = 10.0$).

варьирования $|x_{max} - x_{min}|$ характеризует разность между минимальным и максимальным числом видов в пробе. Чем больше данный размах, тем более неравномерной следует считать представительность микростаций с различной емкостью.

Если вышеупомянутое распределение соответствует теоретическому биномиальному распределению, то виды распределены на обследуемой территории случайно (Захаров и др., 1987). Соответствующая нуль-гипотеза проверяется по критерию χ^2 . Сравнение эмпирических распределений между разными пробными площадями можно проводить по методу Плохинского (1970).

Для изучения структуры доминирования используются диаграммы структуры относительного обилия видов, индексы видового разнообразия и классификация по доминированию видов.

Изменения в соотношениях численности наиболее многочисленных видов можно выявить при анализе диаграмм относительного обилия видов, которые часто используются в экологии.

Для общей характеристики структуры доминирования в экологии разработано множество показателей, из которых наиболее часто используются показатели видового разнообразия H' и выравнинности E . Значение H' является наибольшим для сообществ, в которых все виды представлены одинаковым количеством особей. Но из двух или нескольких подобных сообществ значение H' больше для сообщества с наибольшим количеством видов. Показатель E имеет максимальное значение $E(max)=1$ для изодоминантных сообществ независимо от количества видов.

Определение статистической достоверности разности значений этих показателей является проблематичным. Критерий должен отражать вариацию численности видов по пробам. Единственной известной попыткой разработать метод для вычисления стандартной ошибки H' с учетом этих требований, является метод Пелу (Pielou,

1977). Однако данный метод сложен и в некоторых случаях (недостаточное число проб, высокое разнообразие распределения численности видов по пробам) не работает. Поэтому мы не проводили статистическое сравнение значений показателей видового разнообразия.

Вышеупомянутые показатели отражают общие свойства структуры доминирования. Для раскрытия конкретных причин, лежащих в основе этих показателей, необходимо знать, какую роль в этих изменениях играют отдельные виды или группы. Показатель видового разнообразия H' обладает свойством аддитивности, что делает его очень удобным для изучения структуры сообщества (Pielou, 1977). На основе этого свойства была построена модель структуры доминирования (Stöcker, 1977; Stöcker, Bergmann, 1977). Данная модель описывает эмпирическую зависимость значений кумулятивного видового разнообразия h от числа видов S , которые расположены на оси абсцисс в порядке уменьшения соответствующих им парциальных компонент разнообразия h_i :

$$h = H'_{\text{теор.}} - be^{-cS},$$

где $H'_{\text{теор.}}$ - теоретическое значение видового разнообразия; b, c - коэффициенты регрессии; e - основание натурального логарифма. Модель дает возможность одновременно характеризовать три параметра сообщества: число видов S , видовое разнообразие H' и выравненность E . Прослеживается аналогия между этой моделью и кривой собирателя. Ордината максимума кривой модели равна теоретическому значению видового разнообразия $H'_{\text{теор.}}$, максимальное значение абсциссы - количеству выявленных видов S . При одном и том же значении $H'_{\text{теор.}}$ крутизна подъема зависит от выравненности E сообщества. Чем больше выравненность, тем больше крутизна подъема кривой.

Основываясь на модели структуры доминирования, была разре-

ботана также оригинальная классификация по доминированию видов (Stöcker, Bergmann, 1977). Главным достоинством этой классификации является ее непосредственная связь с видовым разнообразием. Выделяются пять классов доминирования: 1) эудоминантные - виды, разнообразие которых находится в пределах 0,000-0,683 от H' ; 2) доминанты - 0,684-0,899 от H' ; 3) субдоминанты - 0,900-0,967 от H' ; 4) рецеденты - 0,968-0,989 от H' ; 5) субрецеденты - 0,990-1,000 от H' .

Данная модель с успехом применялась при исследованиях воздействия гербицидов на почвенные микроартроподы (Prasse, 1980). Вычисления модели Штокера-Бергмана нами проводились на ЭВМ WANG-2220B с использованием метода итераций Гаусса-Ньютона (Adem et al., 1977).

4.2. Методы, применяемые при многомерном подходе в биоиндикационных исследованиях

Модель, предложенная Штокером (Stöcker, 1980 b; Stöcker et al., 1981) для осуществления многомерного подхода в биоиндикационных исследованиях (см. гл. I.I.), ограничена тем, что для ее использования необходимы данные об исходном состоянии экосистемы, что на практике, однако, бывает крайне редко. Биоиндикационные исследования, как правило, приходится проводить не по схеме, предусматривающей сравнительный анализ изменения признаков у одного и того же биологического объекта под влиянием различной интенсивности антропогенного фактора, а по другой схеме, предусматривающей сравнение ряда условно однотипных биологических объектов, подвергавшихся антропогенному воздействию различной интенсивности. В последнем случае вместо пространства состояний P -мерной модели экосистемы приходится рассматривать пространство объектов - пробных площадей, представляющих некоторое число (k)

пространственно разграниченных экосистем.

Мы предлагаем исходить из k -мерной модели, где на осях представляющих k пространственно разграниченные экосистемы (пробные площади) натянуто пространство P признаков (рис. 21) (Мелецис, 1988). Признакам соответствуют переменные, характеризующие различные элементы или процессы экосистемы. Предполагается включение в модель также внешних по отношению к экосистеме факторов, в том числе переменных, характеризующих антропогенное загрязнение. Рассматриваемая модель характеризует топологическую структуру связей между элементами экосистемы. Значения переменных представляют средние величины, полученные в процессе измерения исследуемых параметров в течение определенного периода времени.

На основе только что рассмотренной модели можно выделить ряд частных моделей, включающих те или иные группы признаков, которые характеризуют определенные компоненты экосистемы или комплекс внешних факторов.

В рамках многомерного подхода одна из наиболее важных задач - определение относительного влияния загрязнения на фоне других экологических факторов. Для этого необходимо, в первую очередь, количественно определить этот фактор. Как уже указывалось (см. гл. I), загрязнение - это многокомпонентный поток химических веществ, воздействие которых на биологические объекты должно рассматриваться комплексно и с учетом других внешних факторов среды. Распределения многих компонентов загрязнения коррелируют. Коррелируют также различные факторы среды. Корреляции между переменными в определенной степени отражают связи между элементами экосистемы и различными внешними факторами. Тесные положительные корреляции в k -мерном пространстве пробных площадей проявляются как скопления точек, соответствующих переменным, а сильные отрицательные корреляции - как растянutosть этих скоплений. Предпо-

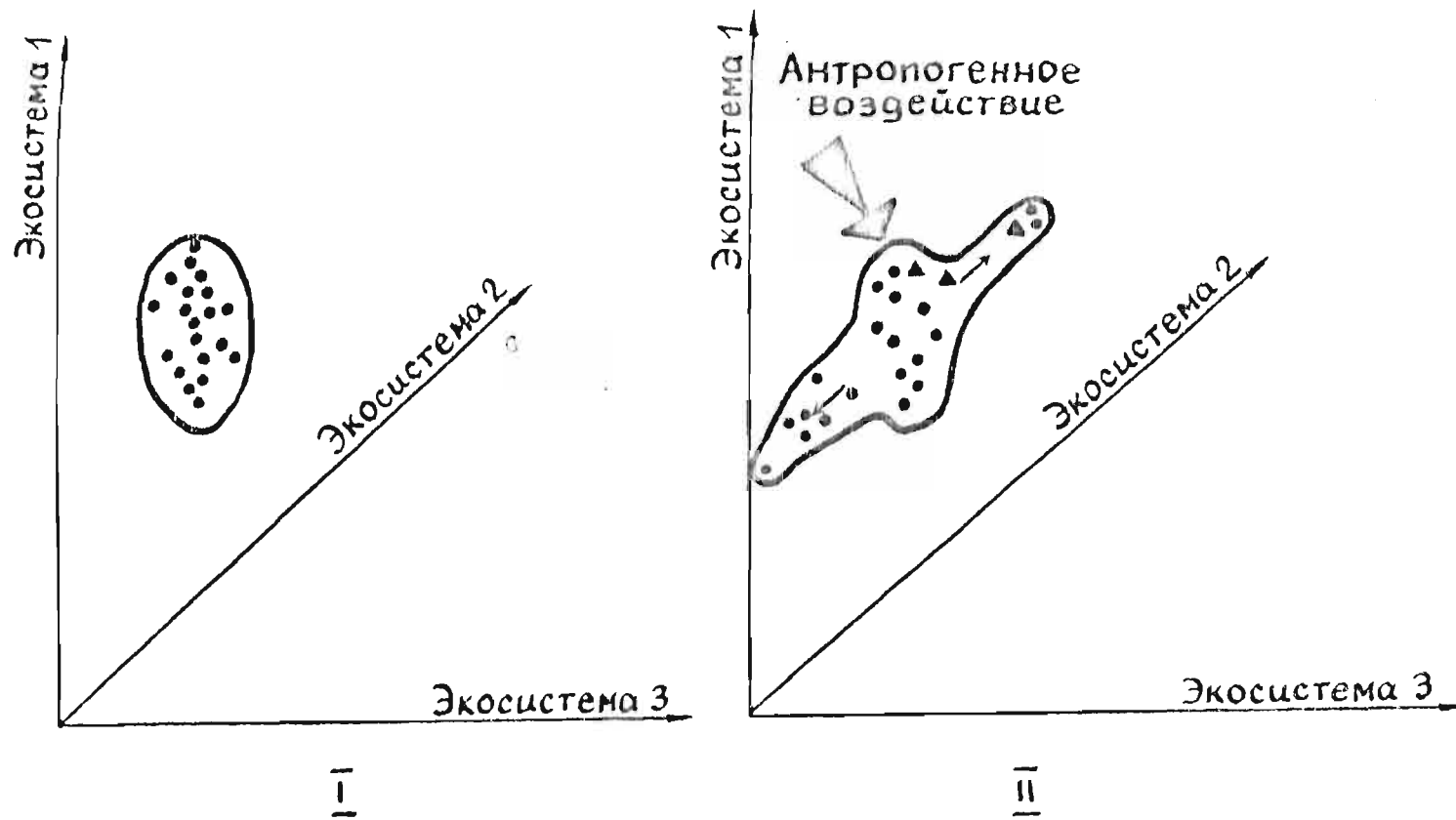


Рис. 21. Общая схема модели, положенной в основе многомерного подхода в биоиндикационных исследованиях. I - скопление положительно коррелирующих признаков, измеренных для k однотипных пространственно разграниченных экосистем ($k=3$); II - изменение структуры связей между признаками при антропогенном воздействии, в том числе факторов не свойственных экосистемам (обозначены как \blacktriangle).

лагается, что в основе образования подобных структур лежат скрытые факторы, называемые общими факторами. Для выявления таких интегральных факторов в совокупностях экологических данных широко используются методы факторного анализа или метод главных компонент (Pielou, 1977; Джефферс, 1981).

Мы использовали метод главных компонент для выделения общего интегрального фактора, характеризующего степень загрязнения (Мелецис, 1984 б). В последнее время уже появилось немало работ (Сергиенко, Хлебопрос, 1985; Kluzman, 1985; Wolff et al., 1986; Samhan et al., 1987 и др.), в которых вышеупомянутые методы и их модификации применяются для анализа многокомпонентного загрязнения.

Согласно вычислительной процедуре метода главных компонент оси - главные компоненты выделяются в порядке снижения объясняемой дисперсии переменных в пространстве объектов. При стандартизованных данных ($\bar{x}_i = 0, s_i^2 = 1, i = 1, 2, \dots, p$) общая дисперсия переменных равна их числу. Метод в принципе позволяет выделить столько главных компонент, сколько имеется переменных. Чем больше гетерогенность и растянутость скопления точек, т.е. чем более отчетливо проявляется влияние на их распределение сравнительно небольшого числа общих факторов, тем выше относительная доля дисперсии, исчерпываемой уже при выделении первых 1-4 компонент. Если эта доля достаточно велика ($\eta > 80\%$), последующие компоненты могут не приниматься во внимание (Андрухович, 1973). Таким образом, методом главных компонент может быть достигнуто снижение размерности исходного пространства объектов. В результате мы получаем возможность изучения распределения точек, соответствующих переменным - экологическим факторам, в новом пространстве меньшей размерности, оси координат которой - главные компоненты. Проекция вектора отдельной переменной на ось, соответ-

вущую главной компоненте, равна коэффициенту корреляции этой переменной с данной компонентой и называется факторной нагрузкой (Иберла, 1980). Интерпретация главных компонент, представляющих общие факторы, проводится на основе структуры факторных нагрузок соответствующей компоненты.

Посредством вычисления матрицы значений главных компонент для каждого объекта - пробной площади (матрица факторных значений P) (Иберла, 1980) можно провести обратный анализ - изучить распределение пробных площадей в пространстве общих факторов. При рассмотрении значений проекций векторов, соответствующих пробным площадям, на ось, соответствующую общему фактору "воздействие загрязнения", получаем возможность количественного определения относительной силы влияния этого фактора для каждой конкретной пробной площади (Мелецис, 1984 б). Таким образом, эти значения P_{ij} ($i = 1, 2, \dots, q$; q - число выделенных факторов; $j = 1, 2, \dots, n$) суть интегральные показатели, характеризующие степень загрязнения пробной площади и степень трансформации этим загрязнением комплекса рассматриваемых экологических факторов.

Соответствующие факторные значения P_{ij} могут быть вычислены для любого общего фактора. В результате мы получаем возможность анализа структуры соотношений различных общих факторов для одних и тех же пробных площадей. Анализ этой структуры значительно облегчается при использовании пространственной схемы распределения положительного влияния факторов (рис. 43). Соответствующие значения P_{ij}^+ вычисляются по формуле $P_{ij}^+ = [P_{ij} + |\min(P_{ij})|] \cdot 10$ отдельно для каждого фактора. В квадрате, начерченном на миллиметровой бумаге, закрашивается столько клеток, сколько целых имеет значение P_{ij}^+ . Площадь квадрата должна быть примерно равна $P_{ij}^+(max)$.

После определения численных значений фактора "воздействие загрязнения" и других выделенных общих факторов можно провести анализ относительного влияния этих факторов на изучаемые синэкологические признаки и определить удельный вес каждого из общих факторов в дисперсии значений этих переменных. Для этого рекомендуем использовать метод регрессии на главные компоненты (Андрукович, 1973; Демиденко, 1981). Регрессионная модель этого метода следующая:

$$\hat{y}_k = \sum_{r=1}^p \gamma_r^* v_{rk} + e_k,$$

где \hat{y}_k - значение оценки зависимой переменной в k -ой точке наблюдения ($k = 1, 2, \dots, n$); p - число регрессоров - главных компонент, вычисленных для совокупности p признаков; γ_r^* - коэффициент регрессии зависимой переменной по r -ой главной компоненте; v_{rk} - значение r -ой главной компоненты в k -ой точке наблюдения; e_k - ошибка наблюдения.

Если условиться включать в уравнение регрессии только выделенные при анализе главных компонент q общих факторов, то

$$\hat{y}_k = \sum_{r=1}^q \gamma_r^* v_{rk} + e'_k.$$

Следовательно, вся вариация зависимой переменной за счет не включенных в уравнение главных компонент относится к случайной, и ошибка, таким образом, становится равной e'_k .

В матричной форме это можно записать как

$$\hat{z}'_0 = \gamma' P,$$

где \hat{z}'_0 - вектор $1 \times n$ оценок зависимой переменной; P - матрица $q \times n$ стандартизованных значений главных компонент;

β - вектор $1 \times q$ коэффициентов регрессии зависимой переменной по q главным компонентам, определяемый методом наименьших квадратов.

$$\beta = v' R^{-1}$$

где R^{-1} - обратная матрица коэффициентов корреляции размерностью $q \times q$ между регрессорами; v - вектор $1 \times q$ коэффициентов корреляции между регрессорами и зависимой переменной.

Так как в нашем случае регрессорами являются главные компоненты, которые между собой не коррелируют,

$$R^{-1} = I^{-1} = I.$$

Следовательно,

$$\beta' = v' I = v', \quad \hat{z}'_0 = v' P.$$

Таким образом, при регрессии на главные компоненты, если исходные данные стандартизованы, коэффициенты регрессии равны соответствующим коэффициентам корреляции. Это в значительной мере упрощает процедуру вычисления и оценку регрессии.

Множественный коэффициент детерминации $R^2_{y.12\dots q}$, определяющий долю дисперсии зависимой переменной, объясняемую влиянием включенных в уравнение q регрессоров

$$R^2_{y.12\dots q} = \sum_{i=1}^q b_i r_{yx_i},$$

где b_i - коэффициент регрессии зависимой переменной y по x_i ; r_{yx_i} - коэффициент корреляции между зависимой переменной и x_i (Ферстер, Ренц, 1963). Так как в данном случае эти

коэффициенты равны

$$R_{z_0.12\dots q}^2 = \sum_{i=1}^q v_{z_0i}^2,$$

т.е. множественный коэффициент детерминации равен сумме коэффициентов детерминации $v_{z_0i}^2$, показывающих удельный вес влияния i -того общего фактора - $\eta_{z_0i}^2$ на дисперсию зависимой переменной. Показатель удельного веса неконтролируемых факторов

$$\eta_{\epsilon}^2 = 1 - R_{z_0.12\dots q}^2 = 1 - \sum_{i=1}^q \eta_{z_0i}^2.$$

Этот показатель обычно выражается в процентах.

При использовании регрессионного анализа зависимости синэкологических переменных от общих факторов рассматривались раздельно. Между тем, при выявлении биоиндикации на зооценотическом уровне значительный интерес представляют также общие факторы, определяющие связи внутри комплекса синэкологических переменных и зависимость между общими факторами обоих комплексов переменных - "экологические факторы" и "виды".

Очевидно, комплекс "виды" может быть условно рассмотрен как зависимый от комплекса "экологические факторы". Если общие факторы комплексов совпадают, структура условно зависимого комплекса переменных "виды" полностью определяется комплексом "экологические факторы". Степень этого соответствия может быть проверена при анализе корреляций между общими факторами указанных комплексов (Джефферс, 1981).

Для определения степени совпадения общих факторов рекомендуем следующий метод. Ввиду ортогональности общих факторов внутри отдельных комплексов каждый из факторов теоретически может иметь

только одно максимальное значение коэффициента детерминации ($r^2 = 1.0$) с фактором другого комплекса. Остальные коэффициенты детерминации тогда равны нулю. Из этого следует, что максимально возможная сумма значений тех элементов матрицы коэффициентов детерминации размерности $f_1 \times f_2$ (f_1, f_2 - число выделенных общих факторов для каждого из комплексов соответственно), которые являются максимальными одновременно для i -й строки и j -ого столбца ($i = 1, 2, \dots, f_1; j = 1, 2, \dots, f_2$) равна $\min(f_1, f_2)$. Поэтому показатель

$$\eta_F^2 = \frac{\sum_{ij} \max(r_{ij}^2)}{\min(f_1, f_2)}$$

можно рассматривать в качестве характеристики степени соответствия структуры общих факторов рассматриваемых комплексов переменных. Значение η_F^2 может изменяться в пределах от нуля, при полном отсутствии корреляции между общими факторами, до единицы, когда имеет место полное соответствие факторных структур. Можно вычислить также показатель, характеризующий долю дисперсии каждого из факторов частного комплекса "виды", объясняемую факторами комплекса "экологические факторы":

$$\eta_i^2 = \sum_{j=1}^{f_2} r_{ij}^2.$$

Если степень соответствия между факторами разных комплексов переменных слабая, т. е. когда один и тот же фактор частного комплекса "виды" зависит почти в одинаковой мере от двух или нескольких факторов комплекса "экологические факторы", корреляционный анализ общих факторов следует дополнить анализом главных компонент объединенного комплекса переменных, который позволяет выявить главные факторы внутри всего комплекса рассматриваемых переменных и, тем самым, выяснить в чем заключаются главные экологические

различия между пробными площадями.

Но общие факторы еще не исчерпывают все многообразие структуры взаимосвязей между анализируемыми переменными. Внутри многомерного скопления точек могут быть структурные образования, конфигурация которых такова, что из-за ограниченности математической модели метода главных компонент, предполагающей ортогональность главных осей, они не проявляются в виде общих факторов. Подобные структуры, в принципе, могут быть выявлены при графическом анализе распределения точек в пространстве первых главных осей.

Если первые 1-3 выделенные главные компоненты объясняют 80-90% дисперсии переменных, выделение скоплений точек графическим способом дает хорошие результаты. Но чем больше число рассматриваемых общих факторов и чем равномернее между ними распределена дисперсия, тем более вероятны ошибки при выделении пятен переменных графическим способом, так как трудно представить реальные расстояния между точками в многомерном пространстве по расстояниям между их проекциями на плоскости. В подобных случаях можно использовать кластерный анализ матрицы евклидовых дистанций между переменными в пространстве главных компонент. Однако подобный анализ ориентирован на выявление скоплений положительно сопряженных переменных, а отрицательные связи между ними фактически не учитываются.

Наиболее прогрессивным в данном случае следует считать разновидность кластерного анализа, сочетающего в себе метод главных компонент и множественный групповой факторный анализ - анализ кластеров косоугольных главных компонент (Hartman, 1976). Данный метод предназначен для разделения набора переменных на неперекрывающиеся между собой одномерные кластеры. Для каждого кластера вычисляется главная компонента, объясняющая максимум дисперсии переменных, входящих в данный кластер. Ниже дается краткое описа-

ние алгоритма (SAS Institute Inc. SAS User's Guide: Statistics, 1982). Метод реализован в процедуре системы статистического анализа SAS.

1. Выбирается кластер для разделения. В начале вычислений это может быть комплекс всех вовлеченных в анализ переменных. На последующих шагах это кластер, имеющий наибольшие собственные значения второй главной компоненты.

2. Выбранный кластер разделяется на два кластера следующим образом: находятся первые две главные компоненты, осуществляется их вращение методом прямого обдлинна и присоединение к повернутой компоненте тех переменных, которые имеют с ней наибольшие значения коэффициента детерминации (квадрата коэффициента корреляции).

3. Проводятся итерационные вычисления в двух этапах. На первом этапе итераций вычисляются кластерные компоненты, и каждая переменная присваивается к той компоненте, с которой она имеет наибольший коэффициент детерминации. На втором этапе каждая переменная поочередно присваивается к другому кластеру и при этом проверяется, не приводит ли это к увеличению объясняемой дисперсии. Если это так, и переменная присоединяется к другому кластеру, то перед тем, как проверяется следующая переменная, компоненты обоих кластеров вычисляются заново.

Процедура заканчивается, когда каждый из выделенных кластеров имеет только одно собственное значение большее, чем единица.

Кластеры, выделяемые по вышеописанного методу, могут содержать как положительно, так и отрицательно коррелированные переменные, что позволяет лучше раскрыть связи между ними. Геометрически подобный кластер может быть представлен как два удаленных друг от друга скопления точек в многомерном пространстве объектов.

Важнейшие результаты процедуры VARCLUS выводятся на распе-

чатку в виде четырех таблиц. Первая из них (приложение 7) содержит общие характеристики выделенных кластеров: 1) номер кластера; 2) число переменных в кластере m_ℓ ($\ell = 1, 2, \dots, q$; q - число выделенных кластеров); 3) общую дисперсию включенных в кластер переменных S_ℓ^2 (в случае стандартизованных переменных $S_\ell^2 = m_\ell$); 4) собственное значение первой кластерной компоненты $\lambda_{1\ell}$ (объясняемая дисперсия данной кластерной компоненты $\lambda_{1\ell} = \sum_{i=1}^{m_\ell} a_{i\ell}^2$, где $a_{i\ell}$ - факторная нагрузка i -той кластерной переменной на первую кластерную компоненту ℓ -того кластера); 5) относительную долю объясняемой дисперсии первой компоненты ℓ -того кластера $S_\ell^2/\lambda_{1\ell}$; 6) собственное значение второй главной компоненты ℓ -того кластера $\lambda_{2\ell}$; 7) значение общей дисперсии переменных, объясняемой q выделенными кластерами $\sum_{\ell=1}^q \lambda_{1\ell}$; 8) относительную долю объясняемой дисперсии q выделенными кластерами $\sum_{\ell=1}^q \lambda_{1\ell} / \sum_{\ell=1}^q S_\ell^2$ (в случае стандартизованных переменных - $\sum_{\ell=1}^q \lambda_{1\ell} / p$, где p - общее число переменных).

Вторая таблица (приложение 8) содержит характеристики кластерной структуры: 1) номер кластера; 2) список переменных, включенных в кластер; 3) коэффициент детерминации, показывающий долю дисперсии переменной, объясняемую данной кластерной компонентой $a_{i\ell}^2$; 4) значение следующего по величине коэффициента детерминации переменной с кластерной компонентой какого-либо другого из кластеров, выделенных на данном шаге $a_{i\alpha}^2$; 5) отношение $a_{i\alpha}^2 / a_{i\ell}^2$.

Результаты процедуры VARCLUS во многом аналогичны результатам факторного анализа или метода главных компонент. Дисперсия первой кластерной компоненты $\lambda_{1\ell}$ трактуется аналогично объяс-

няемой дисперсии в анализе главных компонент, с той лишь разницей, что в последнем случае учитывается весь комплекс переменных, а в первом - только включенные в кластер переменные. Квадратный корень из коэффициента детерминации $\sqrt{a_{i\ell}^2}$ равен абсолютному значению факторной нагрузки i -той переменной на первую компоненту ℓ -того кластера.

Третья таблица (приложение 9) содержит значения факторных нагрузок переменных и используется для характеристики структуры кластеров. В таблице представлены значения факторных нагрузок на компоненты для всех переменных, не только тех, которые включены в данный кластер, поэтому при необходимости легко найти номер кластера, с которым данная переменная имеет второй по величине коэффициент детерминации. Переменные, имеющие факторные нагрузки с противоположными знаками в пределах кластера, надо рассматривать как отрицательно коррелированные внутри кластера. Чем выше значение отношения $a_{ix}^2/a_{i\ell}^2$ для ℓ -того кластера, тем лучше проведена кластеризация.

Четвертая таблица (приложение 10) - матрица коэффициентов корреляции между первыми кластерными компонентами различных кластеров. Она аналогична матрице корреляций между общими факторами в косоугольном факторном анализе.

4.3. Применение имитационного моделирования при многомерном анализе матриц данных с числом переменных, превышающим число наблюдений

Осуществление многомерного подхода в биоиндикационных исследованиях связано с проблемой структуры данных.

Невозможность сколь угодно увеличения числа пробных площадей приводит к тому, что число определяемых для них экологических характеристик ρ значительно превышает число площадей n , иными словами, в матрице данных число переменных оказывается больше числа наблюдений. Вследствие этого корреляционная матрица, вычисляемая между переменными, становится вырожденной, тогда как большинство многомерных методов работают только с невырожденными корреляционными матрицами.

Для решения проблемы структуры данных необходимо каким-то образом увеличить число наблюдений, чтобы n становилось значительно больше ρ . Одним из возможных путей является выбор в качестве объектов для измерения признаков не пробных площадей, а проб (или их объединений). Но так как для одной и той же пробы технически невозможно определить значения всех интересующих экологических признаков, этот путь вряд ли окажется перспективным в практических исследованиях.

Мы предлагаем другой путь для решения проблемы структуры данных. Рассмотрим матрицу данных A размерностью $n \times \rho$, с учетом, что $n < \rho$:

$$\begin{array}{cccccc} X_{11} & X_{12} & \dots & X_{1j} & \dots & X_{1\rho} \\ X_{21} & X_{22} & \dots & X_{2j} & \dots & X_{2\rho} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ X_{i1} & X_{i2} & \dots & X_{ij} & \dots & X_{i\rho} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ X_{n1} & X_{n2} & \dots & X_{nj} & \dots & X_{n\rho} \end{array} \quad \begin{array}{l} i = 1, 2, \dots, \rho \\ j = 1, 2, \dots, n \end{array}$$

Значения x_{ij} большинства переменных (плотности беспозвоночных, химических характеристик) для j -той площади определяются только по выборочным данным. Следовательно, эти значения необходимо рассматривать не как фиксированные значения экологических переменных, а как статистические оценки последних. Для них вычисляются дисперсия и стандартная ошибка. Статистическая точность оценки характеризуется величиной ее выборочной ошибки. Таким образом, каждый элемент x_{ij} матрицы A является выборочной оценкой некоторого генерального параметра - значения экологического признака для j -той пробной площади - и может задаваться только с определенной выборочной ошибкой.

Величина выборочной ошибки в значительной мере зависит от объема выборки. Так как объемы выборок n_{ij} , на основе которых вычислялись соответствующие оценки экологических признаков, могут быть различными, то разные элементы в матрице A оцениваются с различной статистической точностью.

Чем больше статистические ошибки значений x_{1j} и x_{2j} ($j = 1, 2, \dots, n$) двух произвольно выбранных переменных X_1 и X_2 , тем менее надежной, очевидно, следует считать оценку коэффициента корреляции $r_{X_1 X_2}^2$ между этими переменными. Пока отсутствует критерий для определения подобной надежности, поэтому с данным понятием мы связываем только величину размаха выборочной вариации $r_{X_1 X_2}'$, зависящую от выборочной вариации x_{1j} и x_{2j} в каждой точке j .

При обычном подходе многомерного анализа, когда x_{ij} рассматриваются как значения случайных наблюдений, информация о статистической точности элементов матрицы A не учитывается, и проблема надежности коэффициентов корреляции не рассматривается. Между тем, интуитивно ясно, что при анализе совокупности переменных, значения которых имеют различную статистическую точность в

разных точках наблюдений, это какими-то образом должно найти отражение на результатах многомерного анализа и на их интерпретацию.

В условиях отсутствия строго обоснованных аналитических методов мы предлагаем использовать для этой цели имитационное моделирование. Для каждого элемента матрицы A , представляемого выборочным значением статистики, с учетом соответствующего данной статистике выборочного распределения, параметров этого распределения и объема выборки n_{ij} , методами Монте-Карло генерируются k значений статистик. Таким образом, для каждой переменной в точке j вместо одного значения x_{ij} получаем k случайных значений. Если установить k равным во всех $j=1,2,\dots,n$ точках, то число наблюдений в матрице данных увеличивается в k раз и будет $n'=nk$. При этом нет никаких ограничений для сколько угодно увеличения k , за исключением затрат машинного времени.

В точке j среднее значение коэффициента корреляции между произвольно выбранными переменными X_1 и X_2 при увеличении k стремится к нулю (при $k \rightarrow \infty, \bar{r}_{X_1 X_2}^j \rightarrow 0$), так как пары генерируемых статистик в точке j формируются случайно. При $n_{ij} \rightarrow \infty$ стандартная ошибка, характеризующая статистическую точность определения M_{ij} по \bar{x}_{ij} , стремится к бесконечно малой величине ($S_{\bar{x}_{ij}} \rightarrow \varepsilon$), что приводит к снижению степени варьирования значений \bar{x}_{ij} и в соответствующему увеличению значения коэффициента корреляции $r'_{X_1 X_2}$ (рис. 22).

При $n_{ij} \rightarrow \infty, \bar{r}'_{X_1 X_2} \rightarrow r_{X_1 X_2}$, иными словами, чем больше статистическая точность, с которой определены исходные значения статистик x_{ij} , тем ближе среднее значение коэффициента корреляции $\bar{r}'_{X_1 X_2}$, вычисляемое по k генерированным значениям статистик, значению коэффициента корреляции $r_{X_1 X_2}$, вычисляемому обычным способом по n наблюдениям (рис. 23). Увеличение k

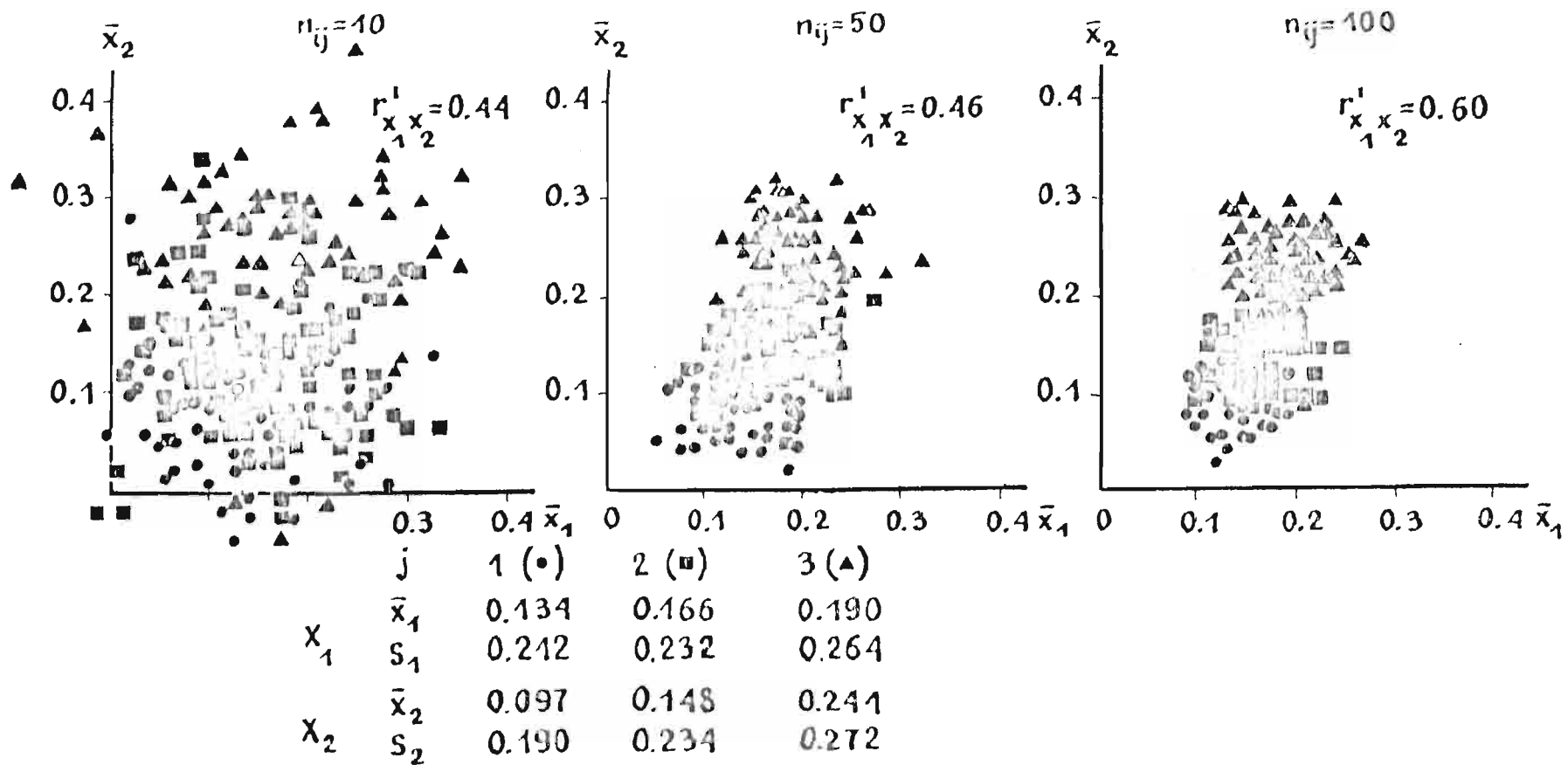


Рис. 22. Корреляционные диаграммы, показывающие рассеяние полученных в процессе имитационного моделирования значений статистик \bar{X}_{ij} при разных заданных значениях n_{ij} ($n_{ij} = n_{2j}$). Моделирование проводилось на основе переменных X_1 и X_2 , представленных тремя парами значений исходных статистик - средних арифметических \bar{x}_{1j} и \bar{x}_{2j} (на диаграмме обозначены специальными фигурами) и соответствующих им стандартных отклонениях s_1 и s_2 .

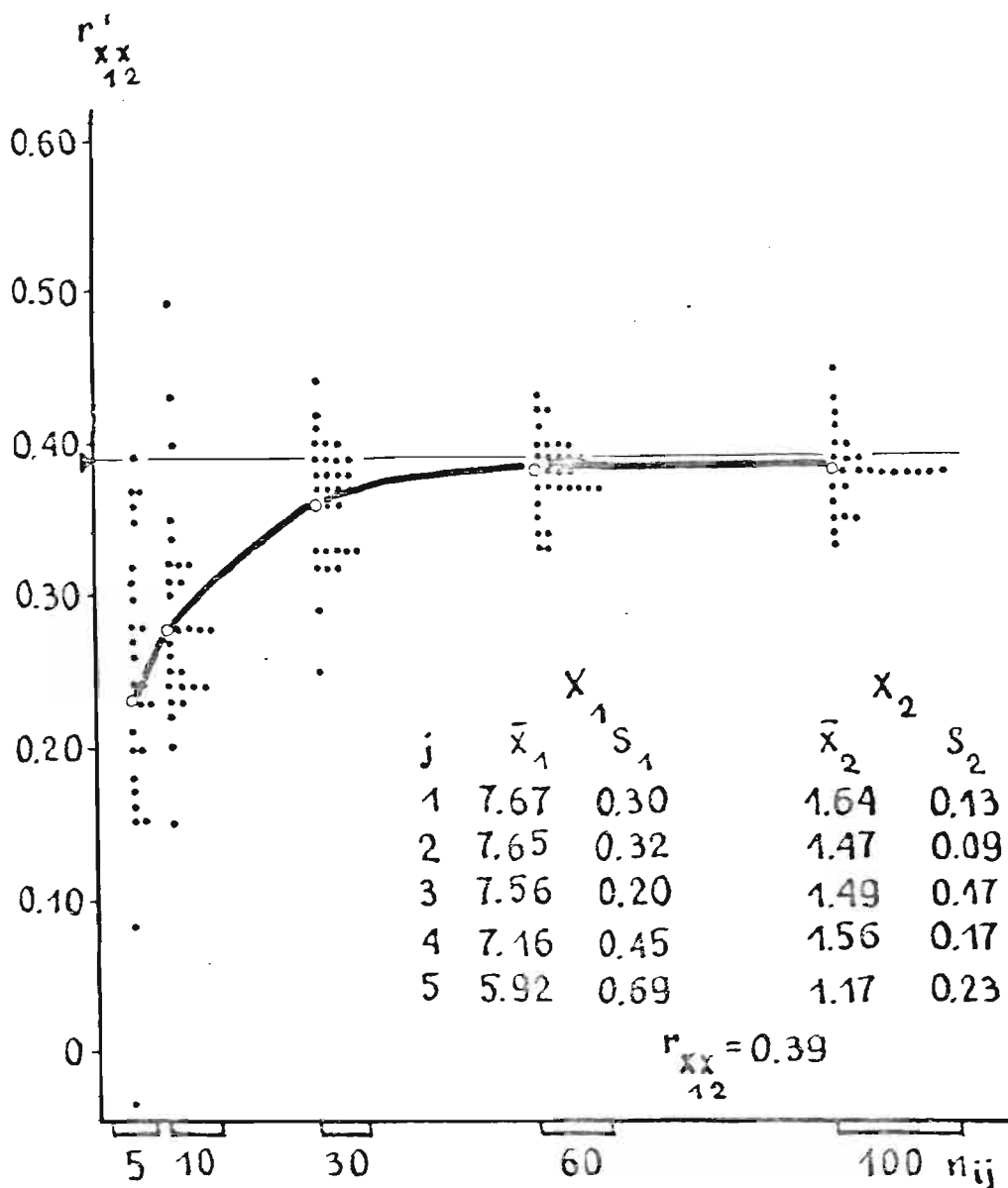


Рис. 23. Зависимость размаха варьирования $r'_{X_1X_2}$ (черные точки) и среднего значения $\bar{r}'_{X_1X_2}$ (светлые кружки) от объема выборки n_{ij} ($n_{ij} = n_{2j}$). Результаты полученные при тридцатикратном повторении процесса моделирования корреляции между переменными X_1 и X_2 с соответствующими стандартными отклонениями s_1 и s_2 при $k=20$. Горизонтальная линия показывает уровень $r'_{X_1X_2}$.

приводит к снижению размаха варьирования получаемых в процессе моделирования значений $r'_{X_1X_2}$ (рис. 24), поэтому, насколько это позволяют ресурсы машинного времени, значение k следует выбирать по возможности большее.

Вышеупомянутые закономерности в целом играют положительную роль в предлагаемом нами методе. Вычисление корреляций между переменными, определяемыми с низкой статистической точностью, соответственно будет давать как более низкие значения коэффициентов $r'_{X_1X_2}$, так и больший размах их варьирования, что облегчает интерпретацию результатов многомерного анализа данных.

Предлагаемый нами метод можно рассматривать как зводный этап цикла вычислений, на котором можно проводить подготовку входных данных для большого класса процедур многомерного анализа, работающих с корреляционными матрицами, вычисляемыми между переменными. Весь цикл вычислений делится на следующие шаги:

1. Вводный этап - подготовка входной матрицы методом Монте-Карло на основе исходных статистических данных.
2. Процедура многомерного анализа.
3. Накопление результатов. Возврат к шагу 1, если накопление результатов желательно продолжить. В противном случае - переход к заключительному этапу - шагу 4.
4. Анализ совокупности накопленных результатов и их интерпретация.

Вычисления удобно выполнять на основе системы статистического анализа SAS.

Для подготовки входной матрицы нами использовались данные о средних плотностях коллембол¹⁾, о среднем числе видов на пробу,

¹⁾ В анализ включены только те виды, плотность которых по крайней мере на трех пробных площадях из пяти не равна нулю.

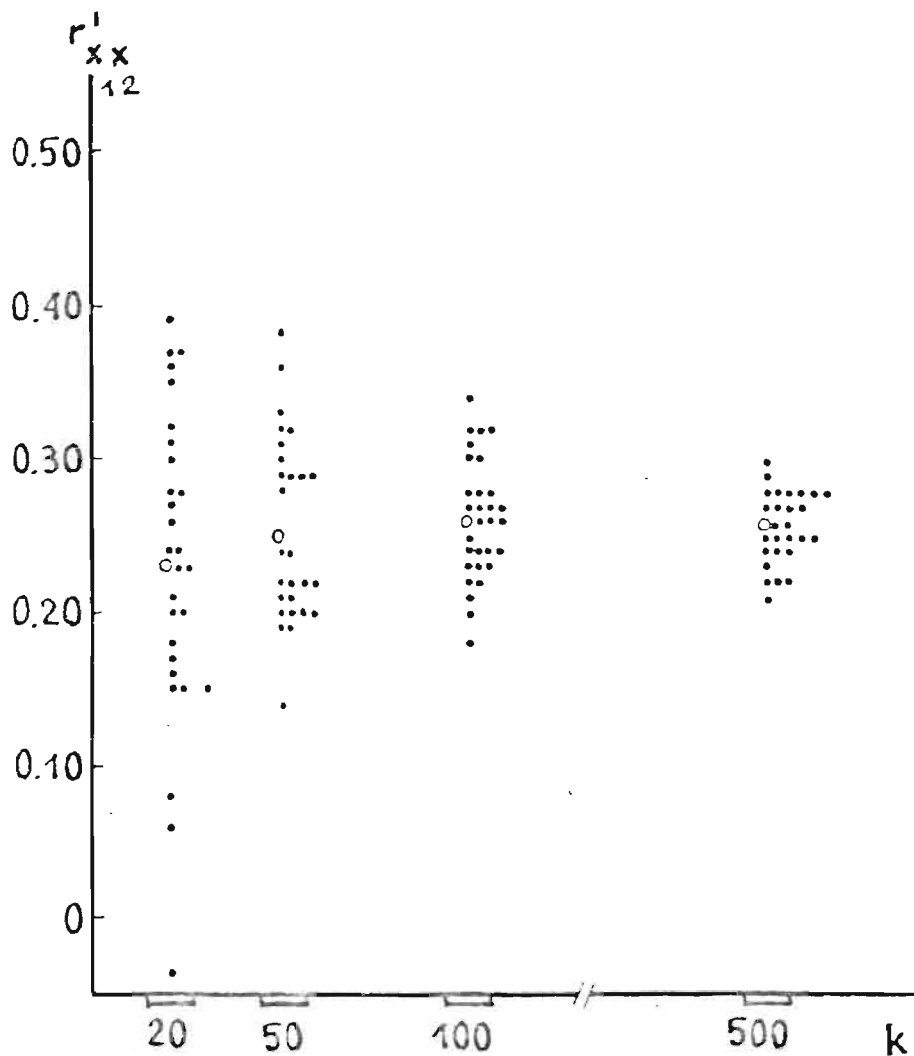


Рис. 24. Зависимость размаха варьирования $r'_{X_1 X_2}$ от величины k ($n_{1j} = n_{2j} = 5$). Результаты, полученные при тридцатикратном повторении процесса моделирования корреляции между переменными X_1 и X_2 (см. рис. 23).

видовом разнообразии, а также средние показатели ряда экологических признаков, в том числе содержания химических элементов, всего 63 переменных (приложение I). Перед вычислением соответствующих статистик исходные данные подвергались нормализующим преобразованиям. Это дало возможность при статистическом моделировании использовать исключительно функцию SAS NORMAL(0). С помощью данной функции для каждой пробной площади генерировались $k = 20$ выборок случайных данных, имеющие заданный объем n_{ij} , на основе которых вычислялись средние - элементы входной матрицы, содержащей $n' = 5 \times 20 = 100$ реализаций для 63 переменных. Для четырех переменных, представленных показателями видового разнообразия H' эу-, геми- и эпигейческих коллембол и для коллембол в целом, в каждой точке j генерировалось 20 значений, равных значению исходного показателя H' . Включение в анализ большого числа подобных переменных приводило к вырожденным корреляционным матрицам, поэтому пришлось отказаться от включения в матрицу данных таких переменных, как видовое богатство S и выравненность E , сильно коррелирующих между собой и с видовым разнообразием.

С целью экономии машинного времени, затрачиваемого на статистическое моделирование, при формировании входной матрицы был создан SAS набор данных, включающий 2500 заранее вычисленных значений статистик - 500 для каждой пробной площади. Формирование входных матриц тогда осуществлялось как случайная выборка уже готовых значений из этого SAS набора данных. Ожидаемое выборочное смещение при таком объеме исходной выборки следует считать незначительным.

Перед проведением процедуры многомерного анализа проводилась стандартизация данных входной матрицы.

Цикл генерирования входной матрицы и последовательное применение процедуры многомерного анализа повторялся тридцатикратно.

Данное число повторностей мы считаем минимально необходимым для того, чтобы содержащиеся в структуре исходных данных статистические ошибки проявились на вариации результатов многомерного анализа.

Для анализа главных компонент использовались SAS процедуры FACTOR и SCORE, для вычисления корреляций между общими факторами^М определения коэффициентов в анализе регрессии на главные компоненты использовалась процедура CORR, а для кластерного анализа переменных - VARCLUS.

При выполнении анализа главных компонент проводилось накопление собственных значений, факторных нагрузок переменных, усредненных факторных значений. Проводилось также накопление значений коэффициентов корреляции между общими факторами и коэффициентов регрессии по главным компонентам. Накопление этих результатов проводилось в SAS наборах данных.

Применяемые методы анализа накопленных результатов на заключительном этапе цикла вычислений зависят от процедуры многомерного анализа. При методе главных компонент проводится графический анализ структуры распределения переменных в пространстве общих факторов (рис. 44). Переменные в многомерном пространстве "размазаны", т.е. представлены скоплениями точек, в различной степени перекрывающимися друг с другом, что является отражением статистических ошибок, с которыми определялись исходные значения переменных.

Аналогичная картина получается при анализе распределения в факторном пространстве пробных площадей, каждое из которых представлено скоплением точек (рис. 42). При этом возможно определить статистическую достоверность разности между средними факторными значениями пробных площадей, например, определить, достоверно ли различаются пробные площади по общему фактору "воздействию".

ние загрязнения". Для определения достоверности разности этих средних можно использовать однофакторный дисперсионный анализ и критерии множественного сравнения (Клейнен, 1978). Эти вычисления проводились с помощью процедуры SAS ANOVA.

При анализе накопленных результатов корреляционного анализа общих факторов, а также регрессии на главные компоненты вычислялись средние значения коэффициентов (\bar{r}, \bar{b}), стандартные отклонения этих средних ($S_{\bar{r}}, S_{\bar{b}}$) и проверялась статистическая гипотеза $H_0: \bar{r} = 0$ по t -критерию:

$$t = \frac{\bar{r}}{S_{\bar{r}}}.$$

Так как выборочное распределение r не соответствует нормальному, перед статистическими процедурами сравнения средних \bar{r} исходные значения $r_{X_i X_j}$ подвергались z -трансформации (Урбах, 1964).

При использовании кластерной процедуры SAS VARCLUS в SAS наборах данных накапливаются: 1) значения общей объясняемой дисперсии переменных ($\sum_{\ell=1}^q \lambda_{\ell}$); 2) матрица частот совместной встречаемости переменных в кластерах, характеризующая качественную внутрикластерную вариацию.

Для накопления и анализа набора количественных внутрикластерных характеристик (приложение 8) значительным препятствием является вариабельность числа и состава переменных внутри кластеров - качественная внутрикластерная вариация. Но так как последняя является отражением количественной внутрикластерной вариации, ее можно исследовать вместо количественной без значительных потерь информации.

На четвертом шаге цикла вычислений вычисляется среднее значение общей объясненной дисперсии переменных $\bar{\lambda}_q$, его стандартная ошибка $S_{\bar{\lambda}_q}$ и проводится выделение вторичных кластеров

на основе матрицы частот.

Кластеры формируются согласно правилу: частота совместной встречаемости любой кластерной переменной с другими переменными данного кластера $f_{ij} \geq f(\min)$, где $f(\min)$ - наименьшее из ряда максимальных значений частот $f_{ij}(\max)$ для каждой переменной ($i = 1, 2, \dots, p$) с другими $p-1$ переменными матрицы частот. Те переменные, для которых хотя бы одно из значений f_{ij} с другими переменными кластера не соответствует этому условию, в данный кластер не включается, а выделяется в качестве так называемых присоединенных переменных к кластеру. При этом кластерная переменная одного кластера может одновременно быть присоединенной переменной к другим кластерам. При кластеризации учитываются только те значения частот, которые больше или равны $f(\min)$. Это, с одной стороны, уменьшает возможность образования крайне "рыхлых" кластеров с широким интервалом изменчивости внутрикластерных значений f_{ij} и, с другой стороны, все же позволяет включить в анализ все p переменные из матрицы частот. Кластеризация допускает крайние случаи, когда все переменные объединяются в один кластер, и когда переменные остаются вообще не связанными в кластеры, а лишь присоединены друг к другу в виде цепочки.

При кластеризации применяется следующий алгоритм:

1. Для каждой переменной определяется максимальное значение частоты - $f_{ij}(\max)$ в матрице частот.
2. Выбирается наименьшее из значений $f_{ij}(\max) - f(\min)$.
3. Составляется основной список тех пар переменных, для которых $f_{ij} \geq f(\min)$. Пары записываются в порядке снижения соответствующих значений f_{ij} .
4. Из основного списка вычеркивается i -тая пара переменных ($i = 1, 2, \dots, m$; m - объем списка). Если список пустой, переход к 10. Если $i = 1$, пара переменных становится пер-

вой парой в I -м списке (вместе с соответствующим значением f_{ij}). Если $i > 1$, названия i -той пары переменных сравниваются с названиями переменных во всех уже созданных списках:

а) название (-ия) из i -той пары переменных встречается в одном (переход к 6) или в нескольких списках (переход к 7);

б) название (-ия) из i -той пары переменных в списках отсутствует (переход к 5).

5. i -тая пара переменных (вместе с соответствующим значением f_{ij}) становится первой в новом списке переменных. Переход к 4.

6. i -тая пара переменных присоединяется к данному списку. Переход к 4.

7. Название (-ия) i -той пары переменных встречается в нескольких парах одного и того же списка. Переход к 9.

8. i -тая пара переменных присоединяется к тому списку, содержащейся в котором пара переменных (имеющей общее название с i -той парой) соответствует наибольшее значение частоты f_{ij} . Если все рассматриваемые значения частот равны, переход к 5, иначе переход к 4.

9. i -тая пара переменных присоединяется к тому списку, для которого сумма равного числа первых (ранжированных в порядке снижения) значений f_{ij} (соответствующих парам, где содержатся названия, общие с i -той парой переменных) наибольшая (например: $30 + 29 + 28 > 30 + 28 + 28$). В случае равенства сумм переход к 5, иначе к 4.

10. Рассматривается набор списков пар переменных, выделенных на предыдущих шагах. Из данного списка выбирается первая пара переменных. Их названия записываются в качестве первого и второго диагональных элементов квадратной матрицы размерностью m' (m' - число названий переменных в списке).

11. Из рассматриваемого списка по порядку выбираются следующие пары переменных и в качестве следующих диагональных элементов записываются названия тех переменных, которые еще не встречались в предыдущих парах. Когда список переменных исчерпан, переход к 12.

12. Выбираются по порядку диагональные элементы - названия переменных ($r = 1, 2, \dots, m'$) и каждый из них по порядку сравнивается с названиями всех пар переменных данного списка. Если название - диагональный элемент совпадает с названием одной из переменных пары, то в качестве элемента x_{rq} квадратной матрицы записывается значение f_{ij} , соответствующее данной паре (q - номер столбца, содержащего название другой переменной пары). Когда все диагональные элементы исчерпаны, переход к 13.

13. Из полученной квадратной матрицы отщепляются квадратные подматрицы увеличивающейся размерности, т.е. содержащей $r = 1, 2, \dots, m'$ диагональных элементов (начиная с верхнего элемента исходной матрицы). Отщепленная подматрица проверяется на наличие в ней нулевых элементов. Если в подматрице выявляется хотя бы один нулевой элемент, дальнейшее выделение подматриц прекращается и все названия переменных - диагональных элементов (кроме последнего), содержащиеся в подматрице, включаются в кластер как кластерные переменные. После обработки всех списков переход к 14.

14. Вычисляется средняя относительная частота связи i -той переменной ($i = 1, 2, \dots, m_\ell$; m_ℓ - число кластерные переменных в ℓ -том кластере $\ell = 1, 2, \dots, q$; q - число выделенных кластеров) с другими $m_\ell - 1$ кластерными переменными:

$$\bar{p}_{i\ell} = \frac{\sum_{j=1}^{m_\ell-1} p_{ij}}{m_\ell - 1},$$

где $P_{ij} = f_{ij}/k$ - относительная частота совместной встречаемости i -той и j -той кластерных переменных (k - число повторностей цикла: генерирование входной матрицы - применение процедуры SAS VARCLUS). \bar{P}_{ije} может рассматриваться как вклад конкретной переменной в образование кластера или ее "значимость" в кластере. Значение \bar{P}_{ije} всегда меньше или равно 1.

15. Вычисление средней относительной частоты совместной встречаемости кластерных переменных:

$$\bar{P}_e = \frac{\sum_{i=1}^{m_e} \bar{P}_{ije}}{m_e}.$$

\bar{P}_e можно рассматривать как показатель "компактности" или "рыхлости" кластера, и он также может принимать значения меньше или равные 1.

16. Вычисление относительной частоты совместной встречаемости присоединенных переменных с кластерными переменными (P_{ije}). Для каждой переменной в матрице частот (за исключением переменных рассматриваемого кластера) выбираются значения частот $f_{ij} \leq f(\min)$ с кластерными переменными и вычисляются соответствующие относительные частоты, представляющие значения P_{ije} . Ряд значений P_{ije} для конкретной переменной отражает статистическую вариабельность связи переменной в многомерном пространстве объектов с другими переменными, как включенными, так и не включенными в кластеры.

17. Определение направления связи между кластерными переменными. Для этого можно использовать любую из случайных матриц кластерной структуры, полученную в процессе имитационного моделирования (приложение 9). Из рассматриваемого кластера выбирается название переменной с максимальным значением \bar{P}_{ije} . Для этой

переменной в случайной матрице кластерной структуры находится кластер с максимальным абсолютным значением факторной нагрузки $|a_{ik}(\max)|$. Кластерные переменные, имеющие противоположные знаки для соответствующих факторных нагрузок в найденном кластере, определяются как отрицательно связанные переменные, имеющие одинаковые знаки — как положительно связанные в кластере.

18. Определение знака связи присоединенной переменной к данной кластерной переменной. Так же как в 17, для рассматриваемой кластерной переменной в случайной матрице кластерной структуры находится кластер с $|a_{ik}(\max)|$. Если присоединенная переменная в найденном кластере имеет одинаковый знак факторной нагрузки с рассматриваемой кластерной переменной, то определяется знак присоединения "+", если знаки различны, то знак "-".

В итоге составляется таблица структуры вторичных кластеров, выделенных по матрице частот (приложение II), в которой кластера приводятся в порядке снижения степени "компактности", т.е. значений \bar{p}_e . Список кластерных переменных делится на две группы горизонтальной чертой, если кластер содержит отрицательно связанные переменные. Названия кластерных переменных в группах следуют в порядке снижения их "значимости" в кластере \bar{p}_{ije} . Для каждой кластерной переменной дается список присоединенных переменных (если таковые имеются) в порядке снижения степени их присоединения к данной переменной — величины значений p_{ije} , знак связи и номер кластера, в котором данная присоединенная переменная является кластерной переменной.

После выделения кластеров матрица частот преобразуется так, чтобы последовательность переменных соответствовала составу кластеров (рис. 45—47).

Для большей наглядности структуру вторичных кластеров можно изобразить графически (рис. 48). Кластеры изображаются в виде

пронумерованных прямоугольников, включающих список кластерных переменных. Присоединенные переменные соединяются непрерывными (в случае положительной связи) или прерывистыми (в случае отрицательной связи) линиями.

Поскольку получаемые в итоге процедуры VARGLUS кластерные компоненты не являются ортогональными, а коррелируют между собой, это должно получить отражение при процедуре вторичной кластеризации. Корреляции между кластерными компонентами здесь проявляются в неявном виде через структуру взаимосвязей между кластерными переменными разных кластеров (в том числе присоединенными), другими словами, как степень перекрывания кластеров. В качестве численного показателя можно использовать относительную частоту перекрывания вторичных кластеров:

$$p_{\ell t} = \frac{\sum_{i=1}^{m_{\ell}} \sum_{j=1}^{m_t} p_{ij}}{m_{\ell} m_t},$$

где m_{ℓ}, m_t - число переменных в рассматриваемых ℓ -том и t -том вторичных кластерах ($\ell, t = 1, 2, \dots, q, \ell \neq t$; q - число выделенных кластеров).

В случае вычисления $p_{\ell t}$ между кластером и не включенной в кластеры переменной вышеприведенная формула упрощается, так как $m_t = 1$:

$$p_{\ell t} = \frac{\sum_{i=1}^{m_{\ell}} p_{ij}}{m_{\ell}},$$

где j - индекс переменной в матрице частот.

После вычисления матрицы относительных частот перекрывания вторичных кластеров рекомендуется провести ее диагонализацию с использованием вышеописанного алгоритма, что позволит выделить группы кластеров более высокого порядка (рис. 49). Подобные груп-

пы кластеров можно рассматривать как аналоги факторов второго порядка в косоугольном факторном анализе. Эти группы весьма отчетливо выявляются также при графическом изображении структуры вторичных кластеров (рис. 48), как группы кластеров, соединенных между собой через систему присоединенных переменных.

Исходя из матрицы частот совместной встречаемости переменных в кластерах, можно составить таблицу, отражающую зависимость одних переменных, например синэкологических или популяционных характеристик, от ряда факториальных переменных (экологические факторы среды) (приложение 12). Для каждой зависимой переменной выписываются соответствующие значения относительных частот p_{ij} совместной ее встречаемости с факториальными переменными (в том числе и такими, для которых $f_{ij} < f(\min)$) и соответствующие знаки связи. Подобное представление результатов позволяет отразить всю имеющуюся в матрице частот информацию, касающуюся зависимости одних переменных от набора других, включая информацию, которая при анализе структуры кластеров, во избежание нестроты представления, просто опускается (условие: $f_{ij} \geq f(\min)$). Зависимые переменные, имеющие наиболее сходный комплект факториальных переменных, для наглядности следует объединить в группы, состав которых в той или иной степени отражает структуру кластеров.

Глава 5. ОДНОМЕРНЫЙ ПОДХОД В БИОИНДИКАЦИОННЫХ
ИССЛЕДОВАНИЯХ ВЛИЯНИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ
ЦЕМЕНТНОГО ЗАВОДА НА КОЛЛЕМБОЛ

5.1. Выявление биоиндикаторов на популяционном
уровне

5.1.1. Изменение плотности и встречаемости
коллембол в зависимости
от степени загрязнения

При градиентном анализе плотности и встречаемости коллембол в качестве косвенного показателя степени загрязнения было выбрано расстояние пробной площади от цементного комбината. Градиентный анализ плотности и встречаемости дает почти одинаковые кривые (рис. 25-31), что указывает на весьма тесную корреляцию между этими показателями (Мелецис, 1985). Значение показателя силы влияния η^2 в большинстве случаев очень малое. Воздействием загрязнения можно объяснить менее 10 процентов от общего варьирования учетных данных. Столь низкие значения показателя силы влияния объясняются тем, что общая вариация данных включает вариацию, вызванную неравномерность пространственного размещения коллембол на пробных площадях, а также сезонную вариацию данных. Мы были вынуждены включить эту вариацию, чтобы увеличить число степеней свободы.

Ясно выделяются три основных типа распределения плотностей (встречаемостей) коллембол: 1) увеличение плотности (встречаемости) при повышении загрязнения (*Megalothorax minimus*, *Tullbergia krauszbauegii*); 2) снижение плотности (встречаемости) при увеличении загрязнения (коллемболы в целом, в том числе эпигенетические и гемизадафические коллемболы, представители семейств *Isoetomidae*, *Dicyrtomidae*, *Smintthuridae*, *Lepidocyrtidae*, эпигенетические виды

Isotoma spp., *Sminthurus fuscus*, *Dicyrtomina minuta*, *Dicyrtoma fusca*, *Sphaeridia pumilis*, *Sminthurinus aureus*, *Pogonognathellus flavescens*, *Lepidocyrtus lignorum*, **гемиэдафический вид** *Isotoma notabilis*, **эуэдафические виды** *Willemia anophalma*, *Onychiurus absoloni*, *Isotomiella minor*); 3) **увеличение плотности (встречаемости) при умеренном или слабом загрязнении (эуэдафические коллемболы, представители семейств Onychiuridae, Brachystomellidae, Hypogastruridae, а также эпигенетические виды Pseudochortetes spp., Friesea mirabilis, гемиэдафические виды Arrhopalites spp., Folsomia quadrioculata, эуэдафические виды Willemia aspinata, Onychiurus armatus). Распределение общей плотности коллембол, а также распределение отдельных морфоэкологических групп и семейств в целом, зависит от распределения плотности принадлежащих к этим группам доминирующих видов.**

Характерно, что большинство эпигенетических видов имеют тенденцию к уменьшению плотности (встречаемости) вблизи источника эмиссии. Положительный эффект при умеренном загрязнении имеют только такие эпигенетические формы, которые по многим морфологическим признакам (редукция пригательной вилки, короткие антенны) ближе к гемиэдафическим формам. Таким образом, среди эпигенетических видов наблюдается в основном отрицательная реакция на загрязнение, среди гемиэдафических видов - как отрицательная, так и положительная реакция на умеренное загрязнение, и только у эуэдафических видов можно проследить все три выделенные нами типы реакции на загрязнение, включая положительную реакцию.

У ряда видов (*T. krausbaueri*, *O. absoloni*, *Isotoma* spp., *F. quadrioculata*, *S. pumilis*, *F. mirabilis*) наблюдается очень большой разброс значений средних плотностей (встречаемостей), проявляющийся в отклонениях точек от кривых, либо крайне большие колебания плотности в узком интервале расстояний (*O. armatus*). Это ука-

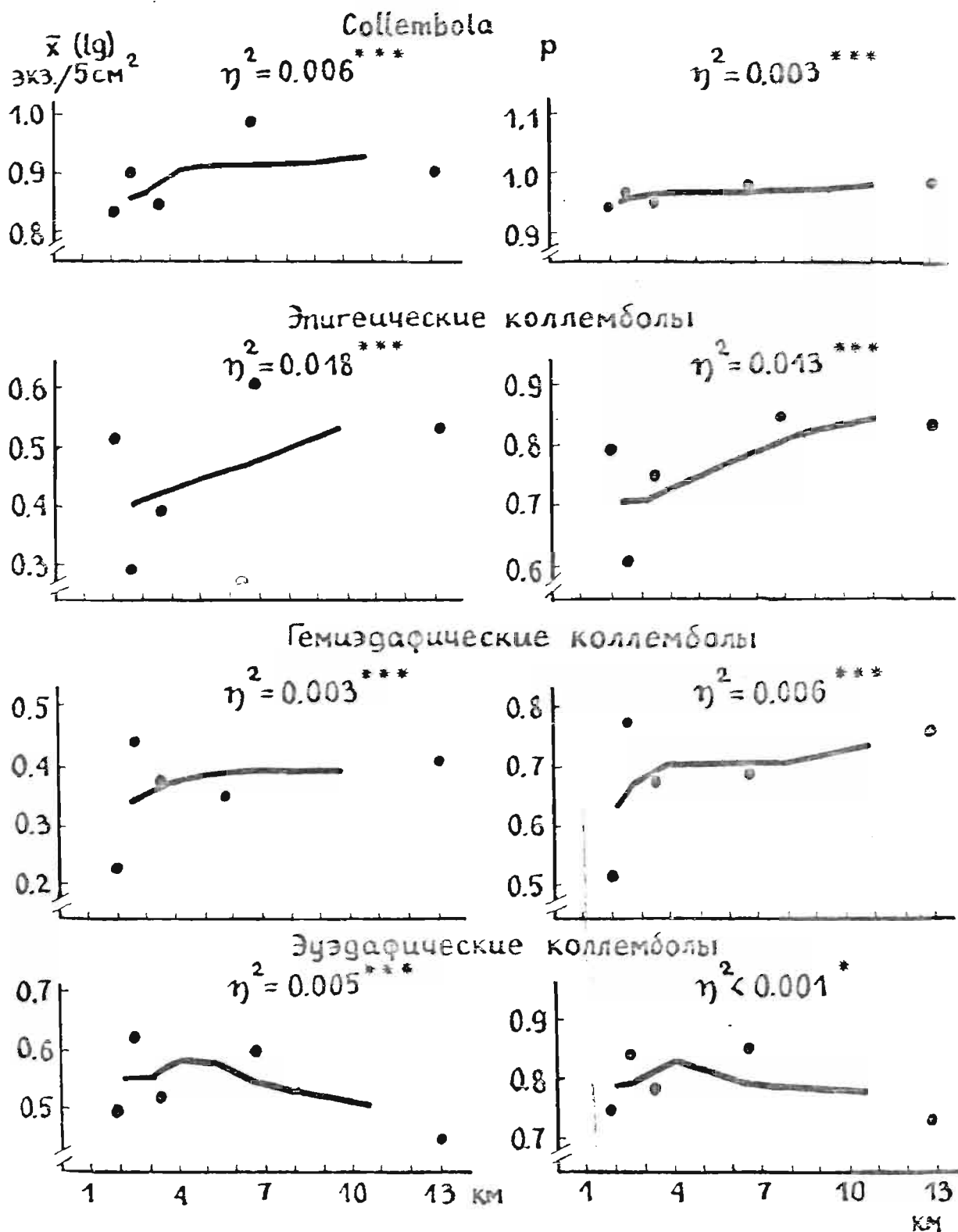


Рис. 25. Распределение плотности (\bar{x}) и встречаемости (ρ) коллембол в зависимости от расстояния пробной площади от центра эмиссии, полученное при градиентном анализе. η^2 - показатель силы влияния. Звездочками обозначены уровни существенности: $*** - \alpha < 0.001$; $** - 0.001 < \alpha < 0.01$; $* - 0.01 < \alpha < 0.05$.

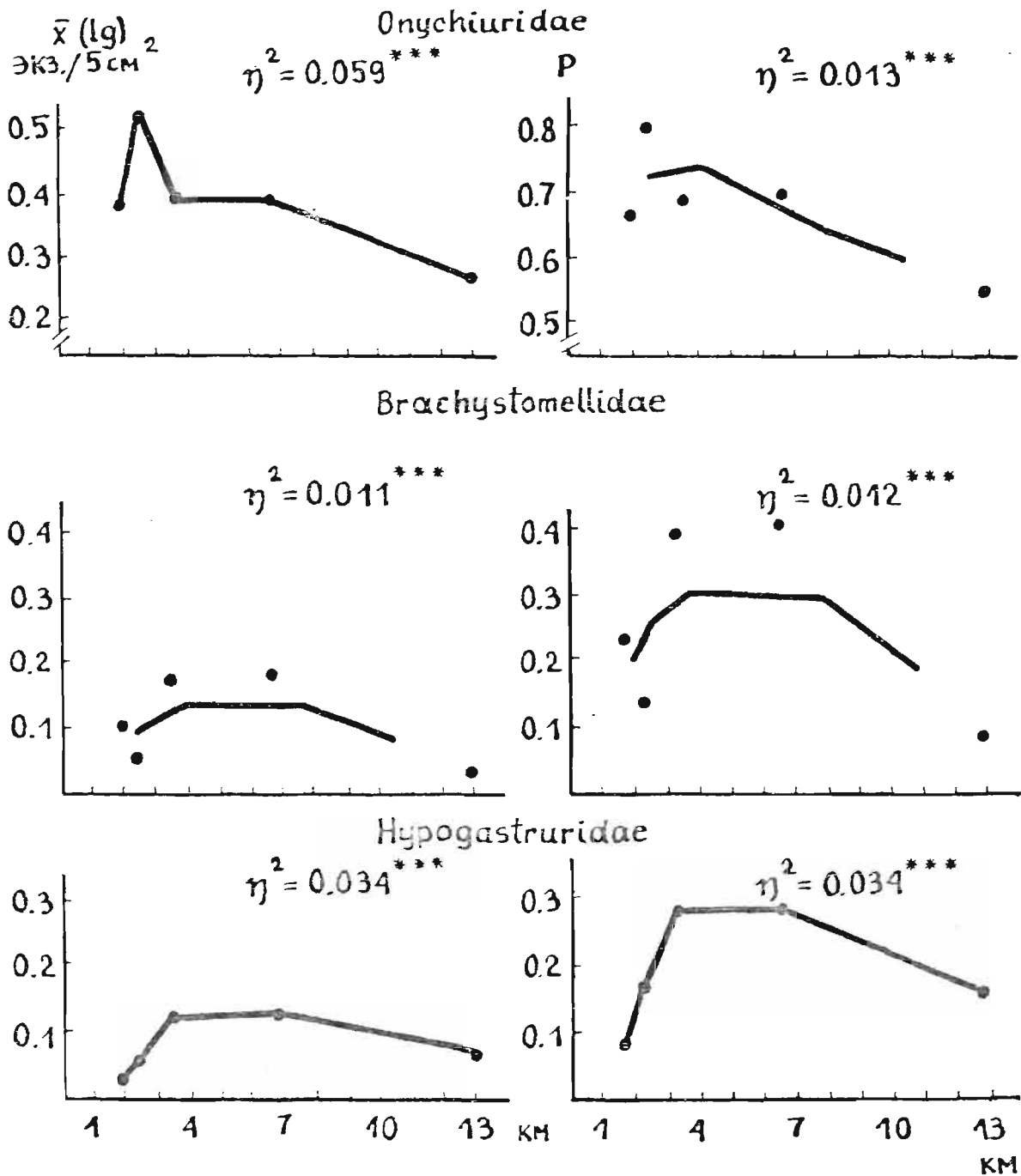


Рис. 26. Распределение плотности (\bar{x}) и встречаемости (P) коллембол в зависимости от расстояния пробной площади от центра эмиссии, полученное при градиентном анализе. Пояснения см. к рис. 25.

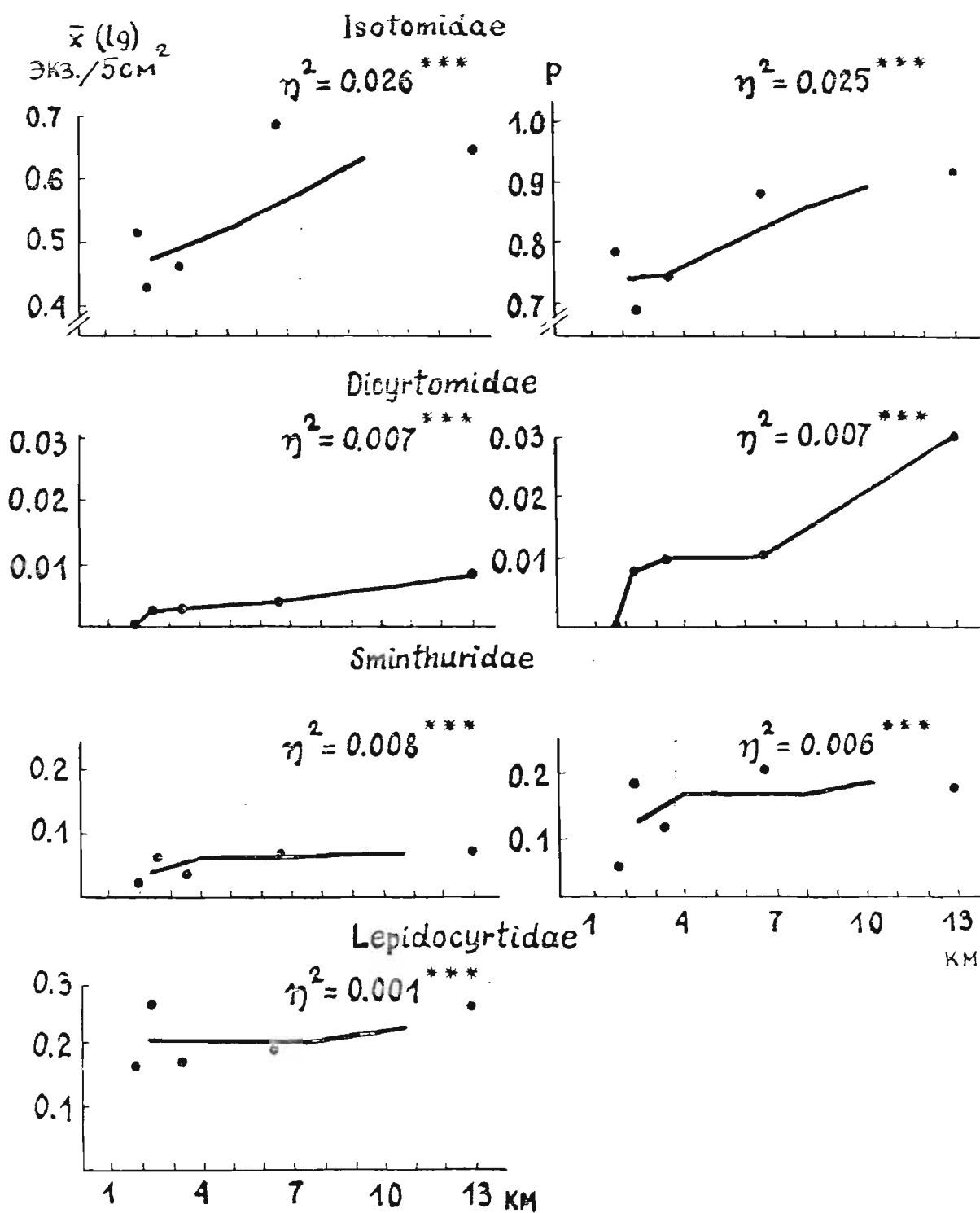


Рис. 27. Распределение плотности (\bar{x}) и встречаемости (P) коллемболов в зависимости от расстояния пробной площади от центра эмиссии, полученное при градиентном анализе. Пояснения см. к рис. 25.

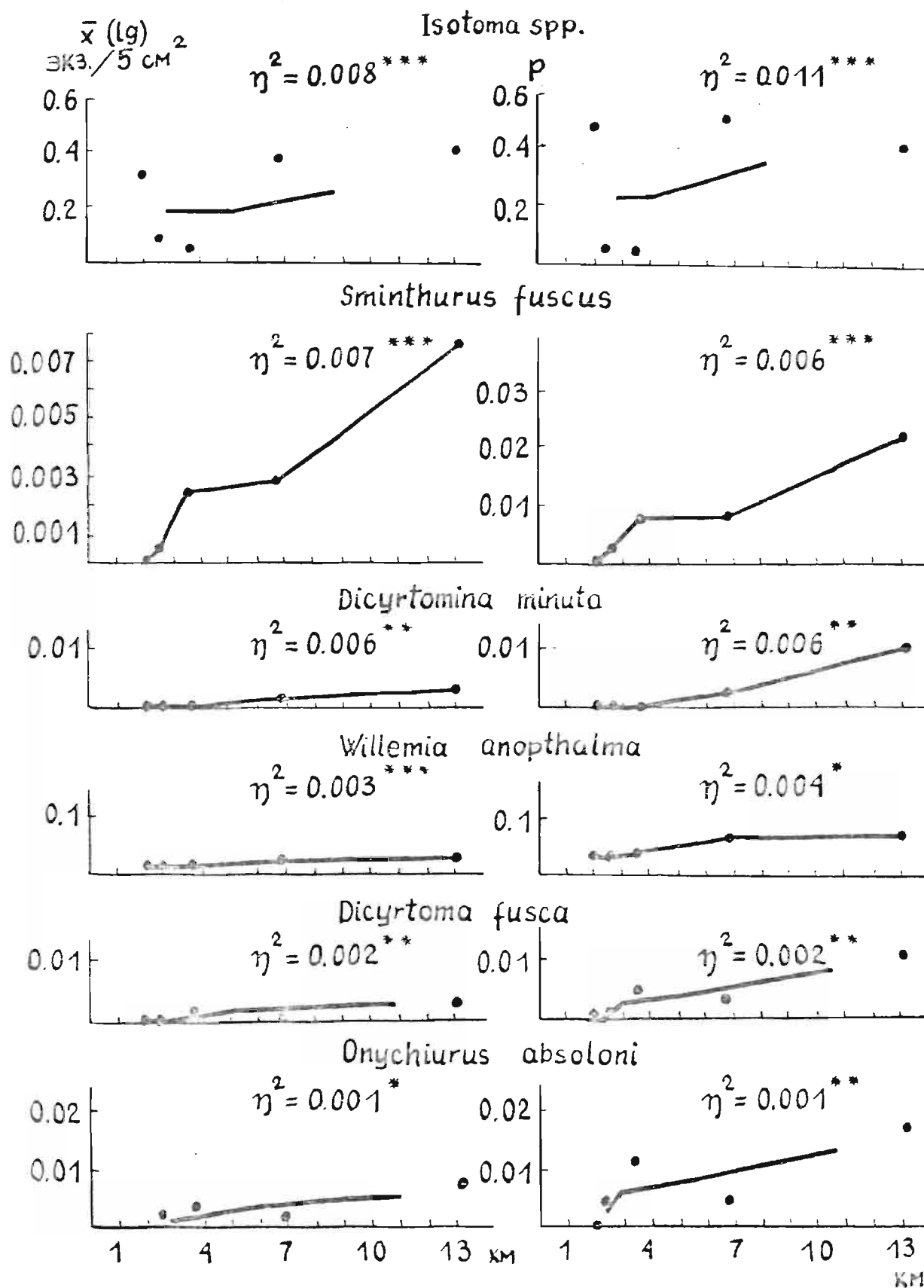


Рис. 26. Распределение плотности (\bar{x}) и встречаемости (ρ) коллембел в зависимости от расстояния пробной площади от центра эмиссии, полученное при градиентном анализе. Пояснения см. к рис. 25.

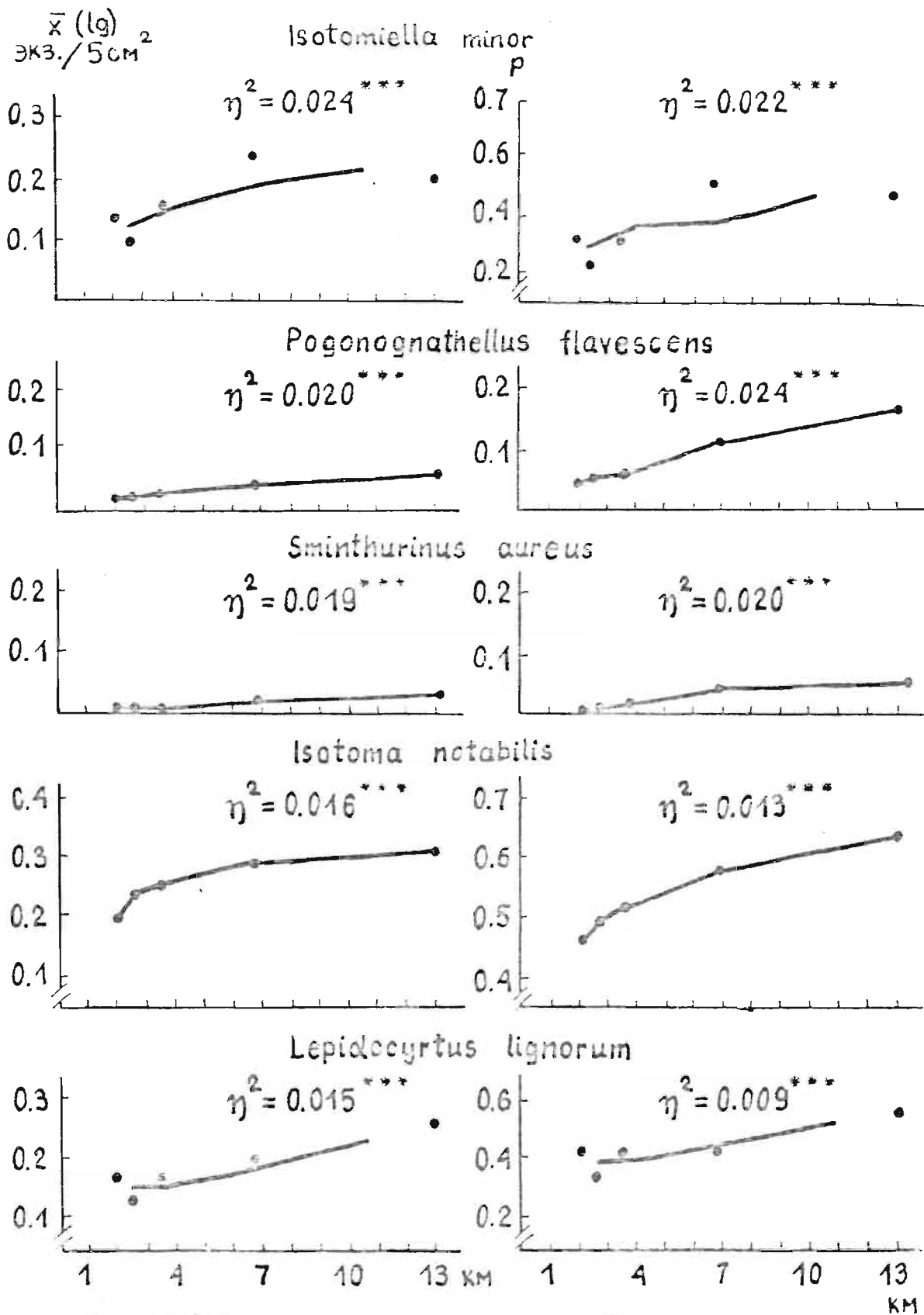


Рис. 29. Распределение плотности (\bar{x}) и встречаемости (P) коллемболов в зависимости от расстояния пробной площадки от центра эмиссии, полученное при градиентном анализе. Пояснения см. к рис. 28.

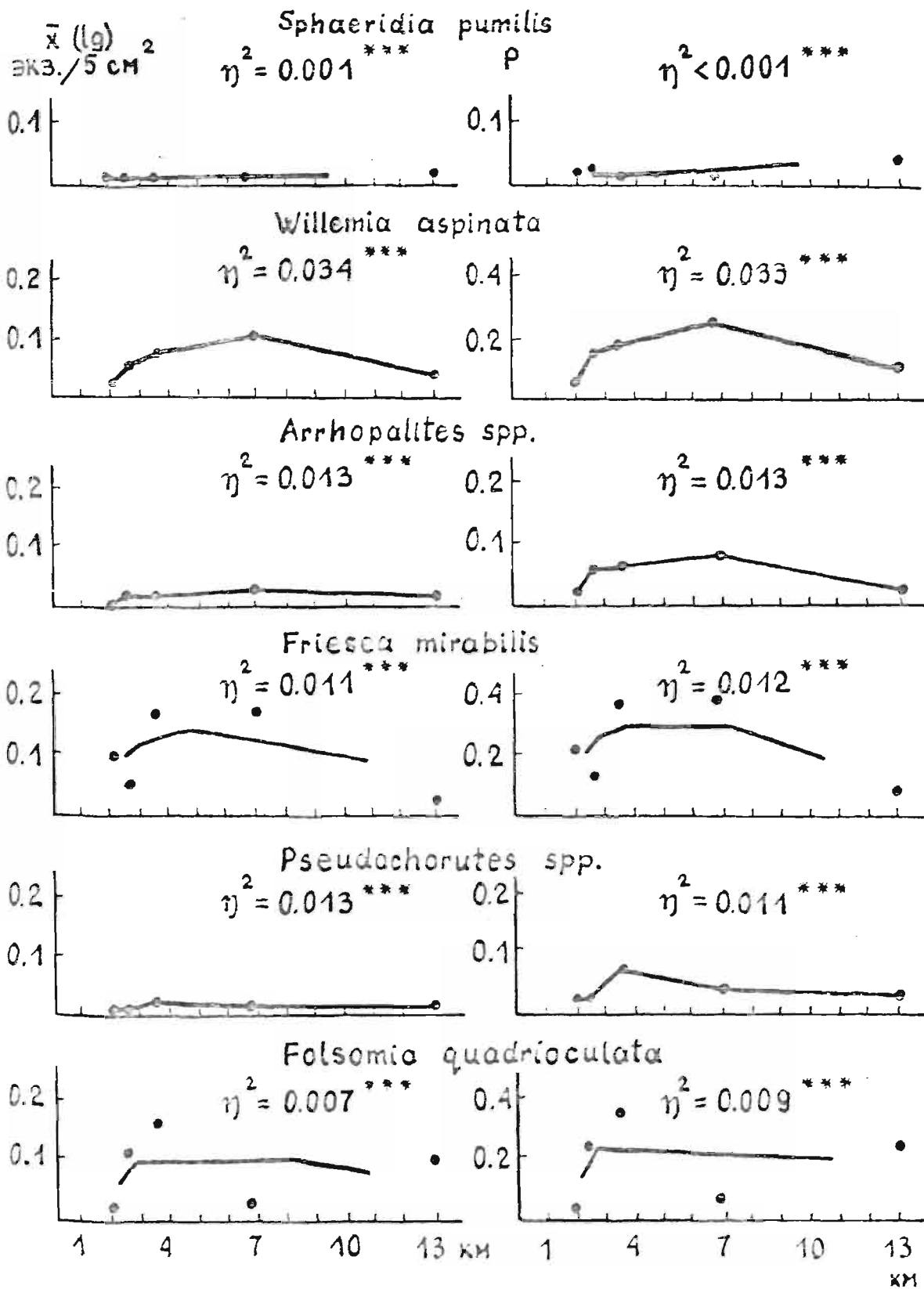


Рис. 30. Распределение плотности (\bar{x}) и встречаемости (ρ) колемболов в зависимости от расстояния пробной площадки от центра эмиссии, полученное при градиентном анализе. Пояснения см. к рис. 25.

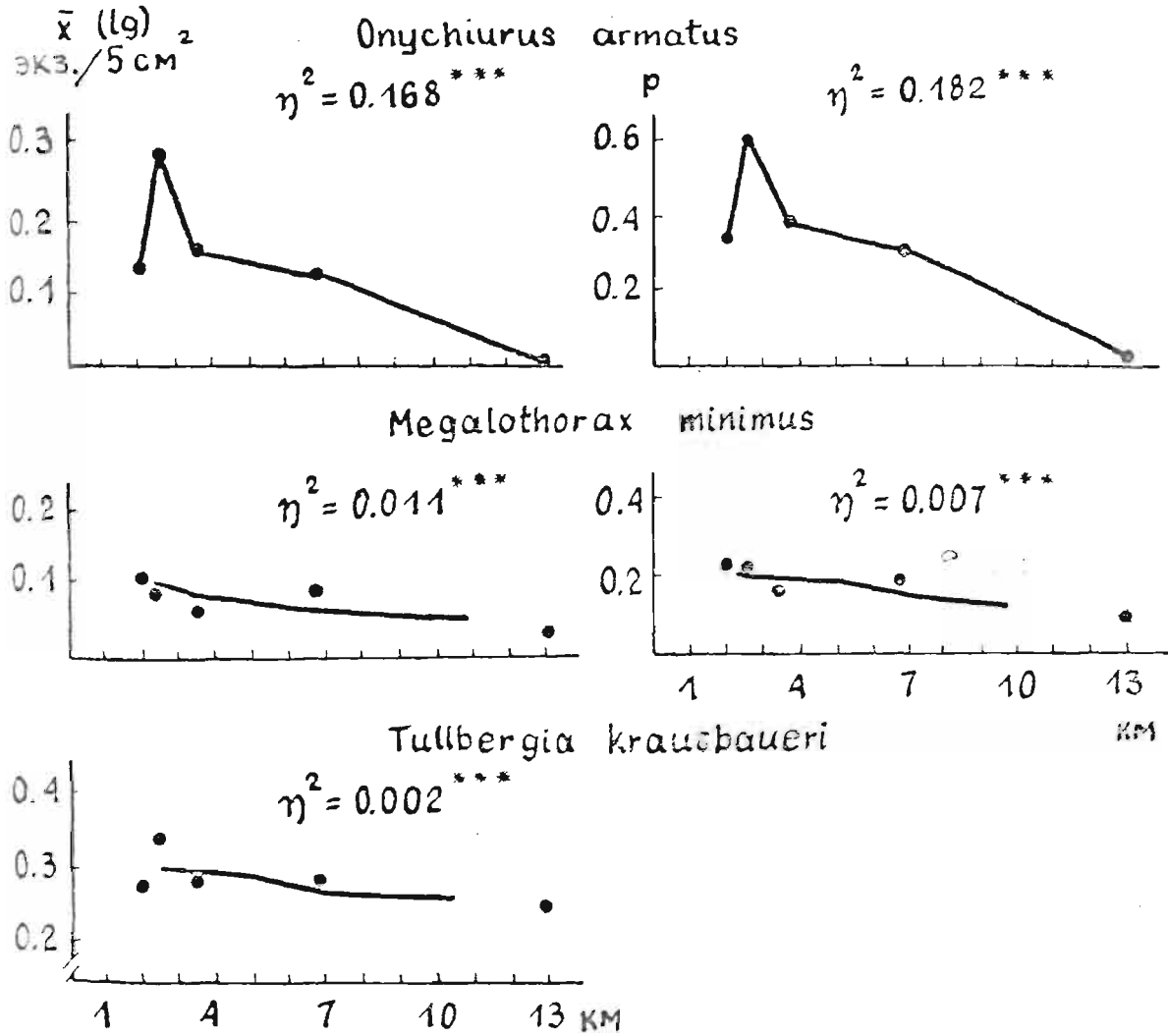


Рис. 3I. Распределение плотности (\bar{x}) и встречаемости (P) коллембол в зависимости от расстояния пробной площади от центра эмиссии, полученное при градиентном анализе. Пояснения см. к рис. 25.

зывает на сильное влияние на них других экологических факторов.

5.1.2. Изменение характера сезонной динамики плотности

Хотя к настоящему времени в литературе накопилось уже много данных о динамике численности коллембол, тем не менее, при попытке их сравнения, как правило, обнаруживаются явные несогласия, даже противоречия между результатами отдельных исследователей. Сезонная динамика различается не только у разных видов, но и одних и тех же видов в пределах различных биотопов и в разные годы (Christiansen, 1964). Факторами, оказывающими сильное влияние на динамику коллембол, считают погодные условия (температура, количество осадков) (Борисов, 1967; Nijima, 1971), процесс разложения и поступления растительных остатков (Kaszmarek, 1973). Наличие сильной зависимости сезонной динамики коллембол от факторов среды порождает вопрос о том, какое влияние на нее оказывает загрязнение почвы.

Наши исследования (Мелецис, 1985) показали, что у некоторых видов можно наблюдать весьма четкие различия в характере сезонной динамики на разных пробных площадях.

У эуэдафических видов *Onychiurus armatus* и *Tullbergia krausbauei* в конце лета на загрязненных площадях наблюдается тенденция увеличения плотности, а в контроле - снижение ее (рис. 32, 33). У эуэдафических коллембол *Isotomiella minor* и *Megalothorax minimus*, у которых также в конце лета на слабо загрязненной и контрольной площадях плотность понижается, на загрязненных площадях, однако, наблюдаются периодические колебания плотности (рис. 34). При этом у *M. minimus* амплитуда этих колебаний явно больше на сильно и умеренно загрязненных площадях.

У геммедафического вида *Isotoma notabilis* наблюдается посте-

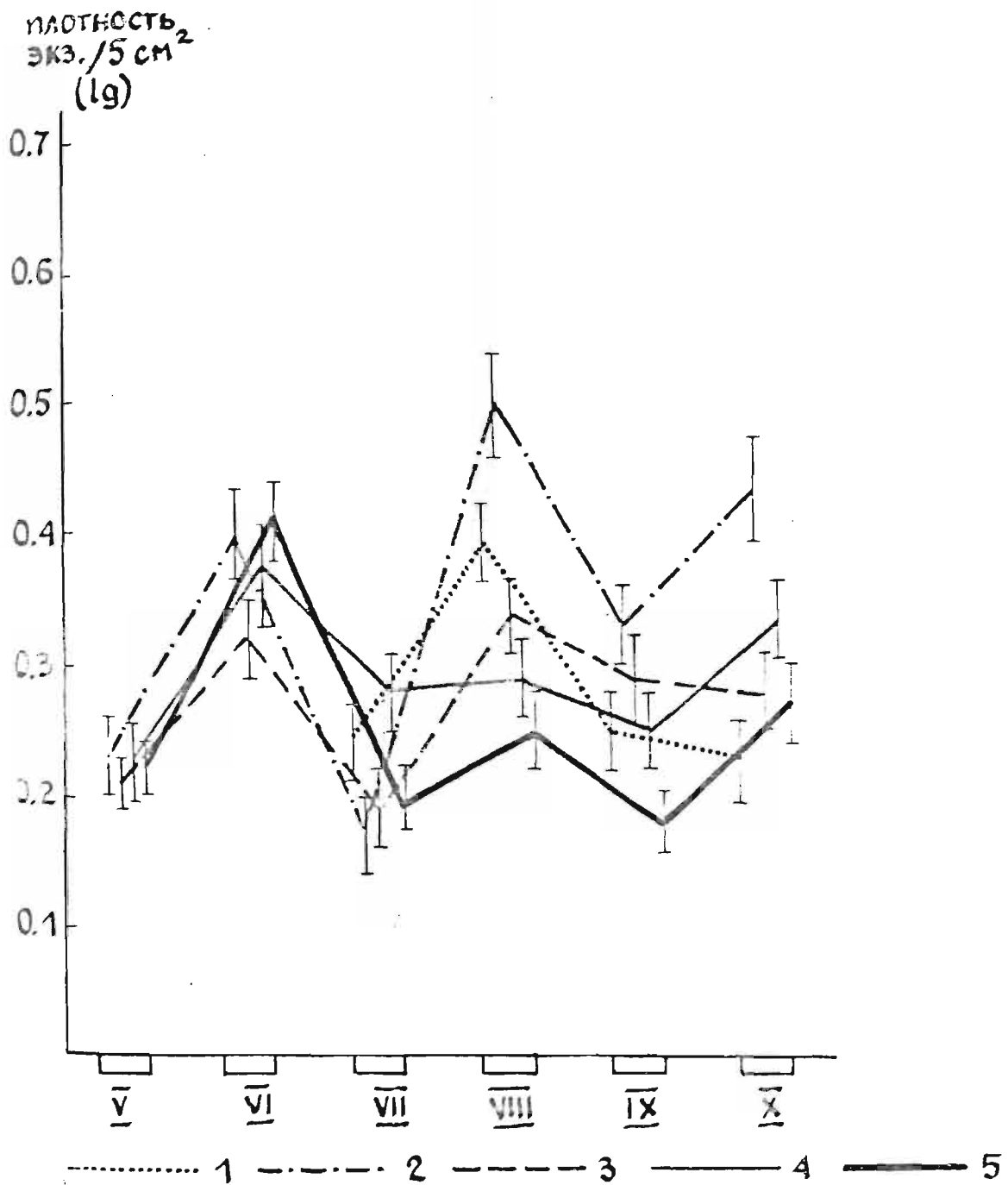


Рис. 32. Динамика плотности коллембел *Collembola kraus-*
baeueri на пяти пробных площадях березняка-кисличника. номе-
рами I - 5 обозначены пробные площади. Вертикальными отрезка-
ми показаны доверительные интервалы плотности $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$.

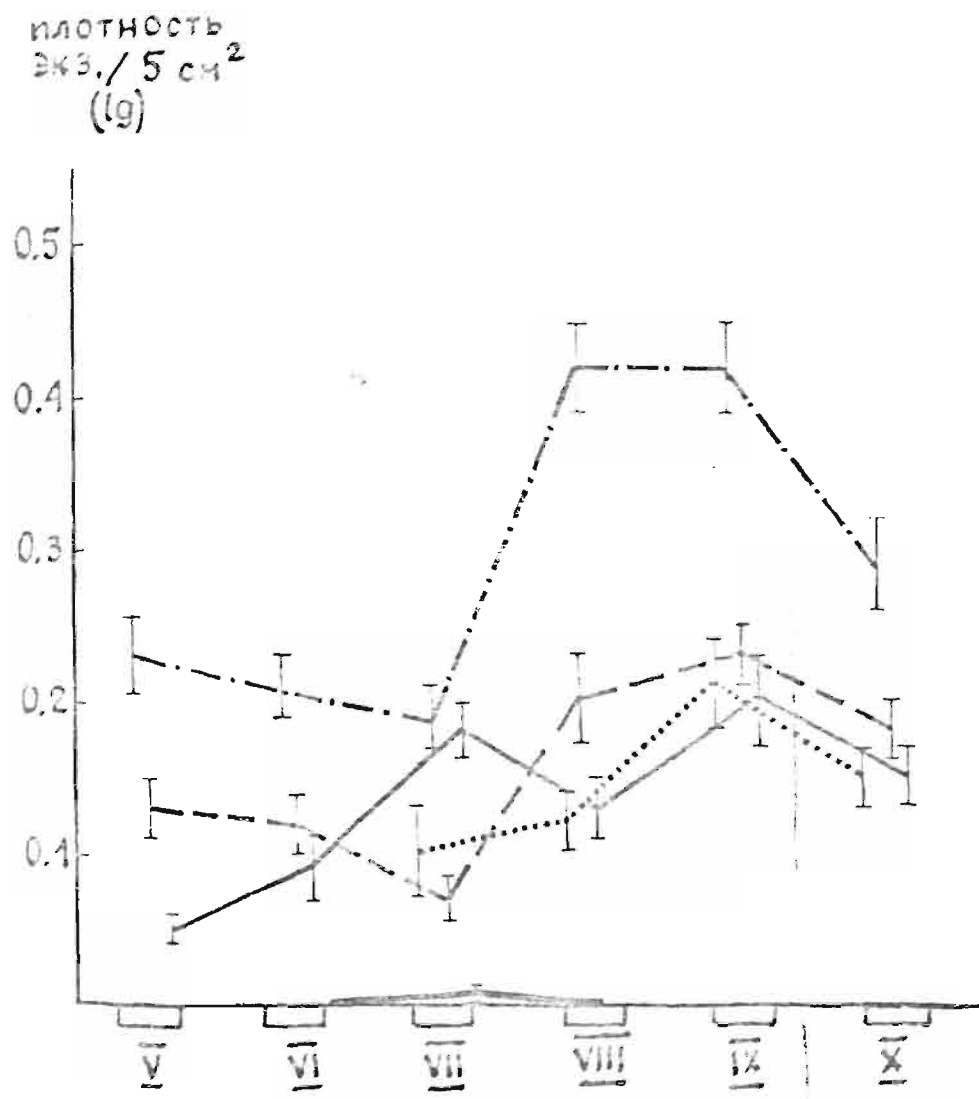


Рис. 33. Динамика плотности коллембол *Sminthurus vitreus* на пяти пробных площадях березняка-кисличника. Сбозначения те же, что на рис. 32.

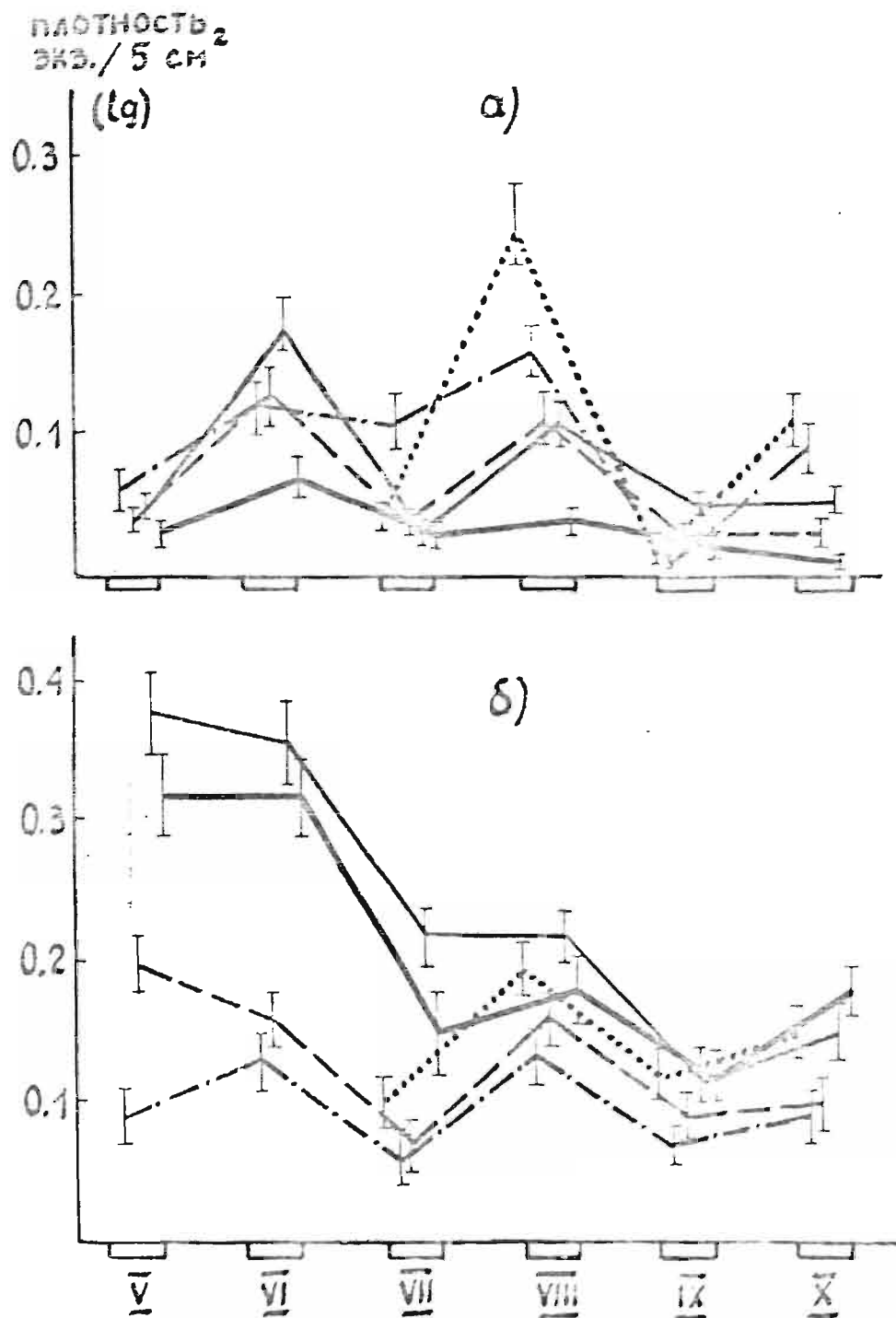


Рис. 34. Динамика плотности коллембол *Megalothorax minimus* (а) и *Isotomiella minor* (б) на пяти пробных площадях березняка-кисличника. Обозначения те же, что на рис. 32.

пленное снижение плотности в течение всего периода исследований на всех пробных площадях (рис. 35 а).

У эпигейческих видов *Lepidocyrtus lignorum* и *Pogonognathellus flavescens* имеет место явно выраженный максимум в середине лета на всех пробных площадях (рис. 35 б, 36). У видов *O. armatus*, *L. lignorum* и *P. flavescens* в разные месяцы сохраняются почти одинаковые тенденции изменения плотностей в зависимости от степени загрязнения. У *I. notabilis*, *I. minor* и *T. krausbaueri* эта закономерность выражена гораздо слабее, а у *M. minimus* различия наблюдаются только между максимумами плотности, в то время как минимумы плотности в большинстве случаев статистически не различаются.

Можно предположить, что у видов с малыми амплитудами колебания плотности на загрязненных пробных площадях (*P. flavescens*, *L. lignorum*, *I. notabilis*, *I. minor*) нарушен процесс размножения, но смертность не увеличивается. Наоборот, у видов с большими амплитудами колебания плотности на этих пробных площадях загрязнение стимулирует процесс размножения, но в то же время повышается смертность (*M. minimus*, в меньшей степени *O. armatus*, *T. krausbaueri*).

Наблюдаемые различия в сезонной динамике плотности у некоторых других видов (*Pezomia quadriculata*, *Friesea mirabilis*, *Isotoma* spp.) трудно объяснить воздействием загрязнения (Мелецис, 1985). По-видимому, на эти виды сильное влияние оказывают другие экологические факторы.

Нами проводилось сравнение динамики плотности коллембол с сезонными изменениями некоторых экологических факторов (влажность, рН) и метеорологических данных (средняя температура, количество осадков, температура почвы, относительная влажность воздуха) (Мелецис, 1985). Было выявлено, что изменения влажности почвы имеют сходный характер с изменениями общей плотности коллембол и плотности вида *I. minor* на слабо загрязненной и контрольной площа-

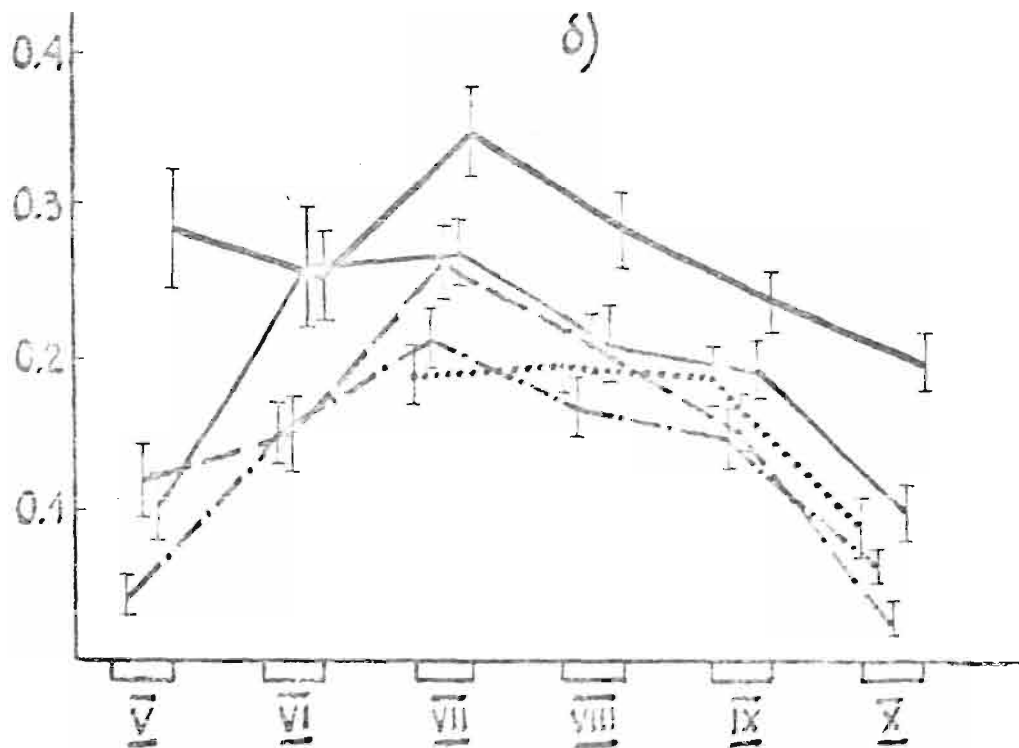
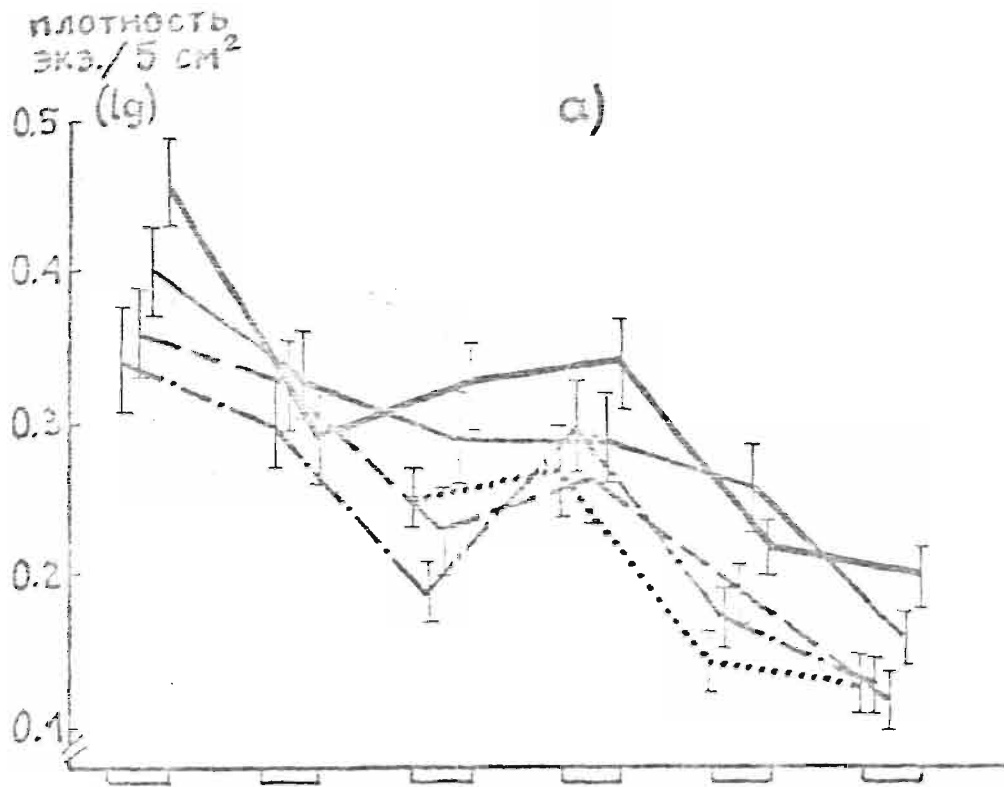


Рис. 35. Динамика плотности коллембол *Isetoma robustilis* (а) и *Terribescurtus robustus* (б) на пяти пробных площадях березняка-кисличника. Обозначения те же, что на рис. 32.

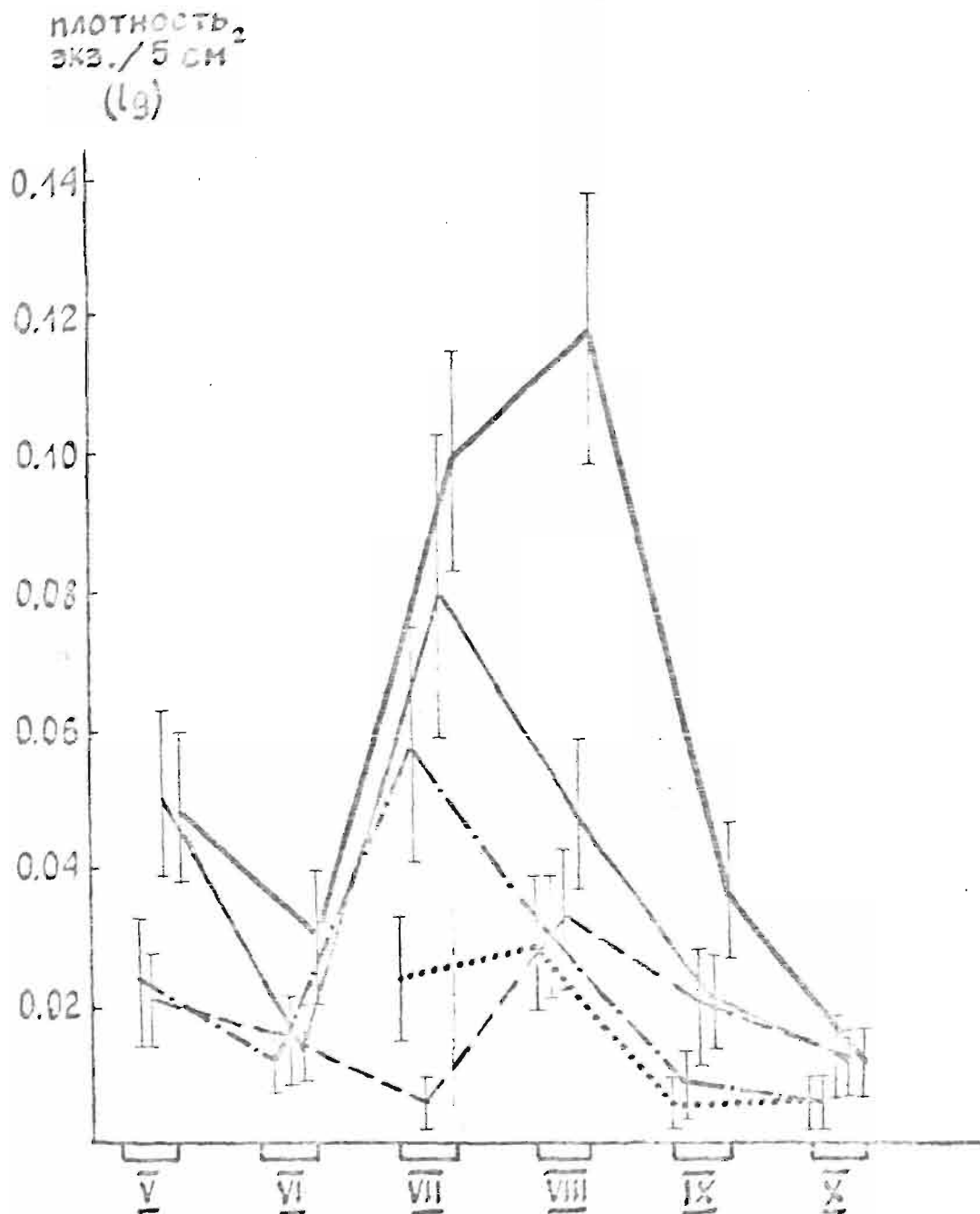


Рис. 36. Динамика плотности коллембол *Fagocnathellus flavescens* на пяти пробных площадях Березняка-кисличника. Обозначения те же, что на рис. 32.

дях. Упомянутая закономерность снижения плотности у ряда эуэдафических видов в конце лета также совпадает с уменьшением влажности почвы на этих площадях. Вместе с тем было выявлено, что максимум плотности таких эуэдафических видов, как *T.krausbaueri*, *M.minimum* и *I.minor* на загрязненных площадях совпадают с увеличением месячной суммы осадков.

Изменение плотности вида *I.notabilis* коррелирует с изменением влажности на всех пробных площадях.

У эпигенетических видов *L.lignorum* и *P.flavescens* кривые динамики обнаруживают сходный характер с кривыми, отражающими изменения среднемесячной температуры и относительной влажности воздуха, т.е. эти виды имеют максимум плотности в наиболее теплый период сезона.

Повышение плотности вида *O.aximatus* на загрязненных площадях в конце лета совпадает с тенденцией повышения здесь pH почвы.

Из перечисленных наблюдений наибольший интерес представляет связь между изменениями плотности коллембол и влажностью почвы. Следует заметить, что 1976 г. характеризовался прохладным, сухим летом (Мелецис, 1985). Средняя влажность почвы на слабо загрязненной и контрольной площадях в конце лета оказалась ниже, чем на загрязненных площадях 2 и 3. В этих условиях влажность действительно могла бы стать лимитирующим фактором для развития коллембол.

Подводя итоги наших исследований о сезонной динамике коллембол, можно сделать некоторые обобщения. Для типичных эуэдафических видов на загрязненных площадях имеет место тенденция увеличения плотности в конце лета, а на контрольной площади - в начале лета. Определенное значение в этих изменениях играет влажность почвы. У гемизэдафических коллембол *I.notabilis* и эпигенетических видов *L.lignorum* и *P.flavescens* сохраняются почти одинако-

вые тенденции изменения плотности по пробным площадям в течение всего периода исследований. Из этих видов только у *I. notabilis* наблюдается определенная зависимость динамики плотности от влажности почвы.

5.2. Выявление биоиндикации на зооценоотическом уровне

5.2.1. Видовая структура

В собранном материале определено 56 видов коллембол (приложение 2). Третья часть видов являются общими для всех пробных площадей. Это, главным образом, широко распространенные виды, такие как *Onychiurus asmatius*, *Friesea mirabilis*, *Polsomia quadriculata*, *Isotomiella minor*, *Isotoma notabilis*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Megalothorax minimus*. Некоторые виды явно приурочены к менее загрязненным пробным площадям (*Micranurida pygmaea*, *Willowsia platani*, *Dicyrtomina minuta*, *Dicyrtoma fusca*). Характерно также, что ряд видов (*Onychiurus absoloni*, *Neanura muscorum*, *Pseudachorutes subcrassus*, *Sminthurus fuscus*, *Ptehotrix* sp.) найдены на всех пробных площадях, кроме сильно загрязненной, в то время как многие редкие виды (*Friesea claviseta*, *Odontella lamellifera*, *Anurophorus laticis*, *Isotomina* sp.) обнаруживались только в контроле. Этим и объясняется то, что на сильно загрязненной площади как для коллембол в целом, так и для группировок гемнедафических и эпигенических видов наблюдаются наименьшие значения видового богатства (табл. 5). Для вышеупомянутых группировок, а также для коллембол в целом наблюдается тенденция увеличения видового богатства при слабом загрязнении, а у эуэдафических коллембол - при умеренном загрязнении.

Изменения среднего числа видов \bar{s}_1 на пробу скачкообразны и не коррелируют со средним видовым богатством (табл. 5). На

Таблица 5

Видовое богатство (S) и среднее число видов на пробу (5 см^2) (\bar{S}_1) для отдельных морфоэкологических групп и коллембол в целом на пяти пробных площадях березняка-кисличника (средние данные по сезону).

	Пробная площадь	S	\bar{S}_1
Эуэдафические коллемболы	1	7.0	1.6
	2	8.0	1.9
	3	9.2	1.7
	4	7.8	2.0
	5	6.8	1.3
Гемизафические коллемболы	1	4.0	0.5
	2	4.5	1.2
	3	5.0	1.0
	4	6.7	0.8
	5	5.0	0.9
Эпигейческие коллемболы	1	8.5	1.2
	2	11.2	0.9
	3	11.0	1.3
	4	12.0	1.7
	5	11.7	1.5
Коллемболы в целом	1	19.5	3.5
	2	23.7	4.1
	3	25.2	3.9
	4	26.5	4.5
	5	23.5	3.8

сильно загрязненной пробной площади гемизафические и эпигенетические группировки, а также коллемболы в целом имеют наиболее низкие значения \bar{S}_1 , а у эузафических коллембол минимальное \bar{S}_1 наблюдается в контроле.

Исследования распределения проб с различным числом видов показали, что эмпирические распределения существенно отличаются от биномиального (рис. 37), следовательно, территории биотопов неоднородны в отношении представительности микростаций с различной экологической емкостью. Имеются микростанции, где условия среды более благоприятны для совместного обитания сразу нескольких видов, а также микростанции, в которых коллемболы не встречаются. Как видно, относительное число проб, не содержащих ни одного вида, наибольшее на сильно загрязненной площади и наименьшее в контроле. На сильно загрязненной площади наблюдается также наименьший размах варьирования числа видов по пробам. Эмпирические распределения почти во всех случаях статистически достоверно различаются. Кривые для умеренно и слабо загрязненных площадей сдвинуты вправо по отношению к кривым сильно загрязненной и контрольной площади. По-видимому, слабое или умеренное загрязнение способствует увеличению относительной территории, пригодной для сосуществования большего числа видов.

Поскольку изменения среднего числа видов на пробу в целом происходят на фоне относительно малого варьирования характера эмпирического распределения, значения \bar{S}_1 в данном случае можно считать адекватными показателями экологической емкости среды в отношении коллембол (Малецис, 1985). Колебания этого показателя для различных морфоэкологических групп (табл. 5) в значительной степени определяется неравномерностью других экологических факторов.

Наиболее выраженное распределение видов по классам встре-

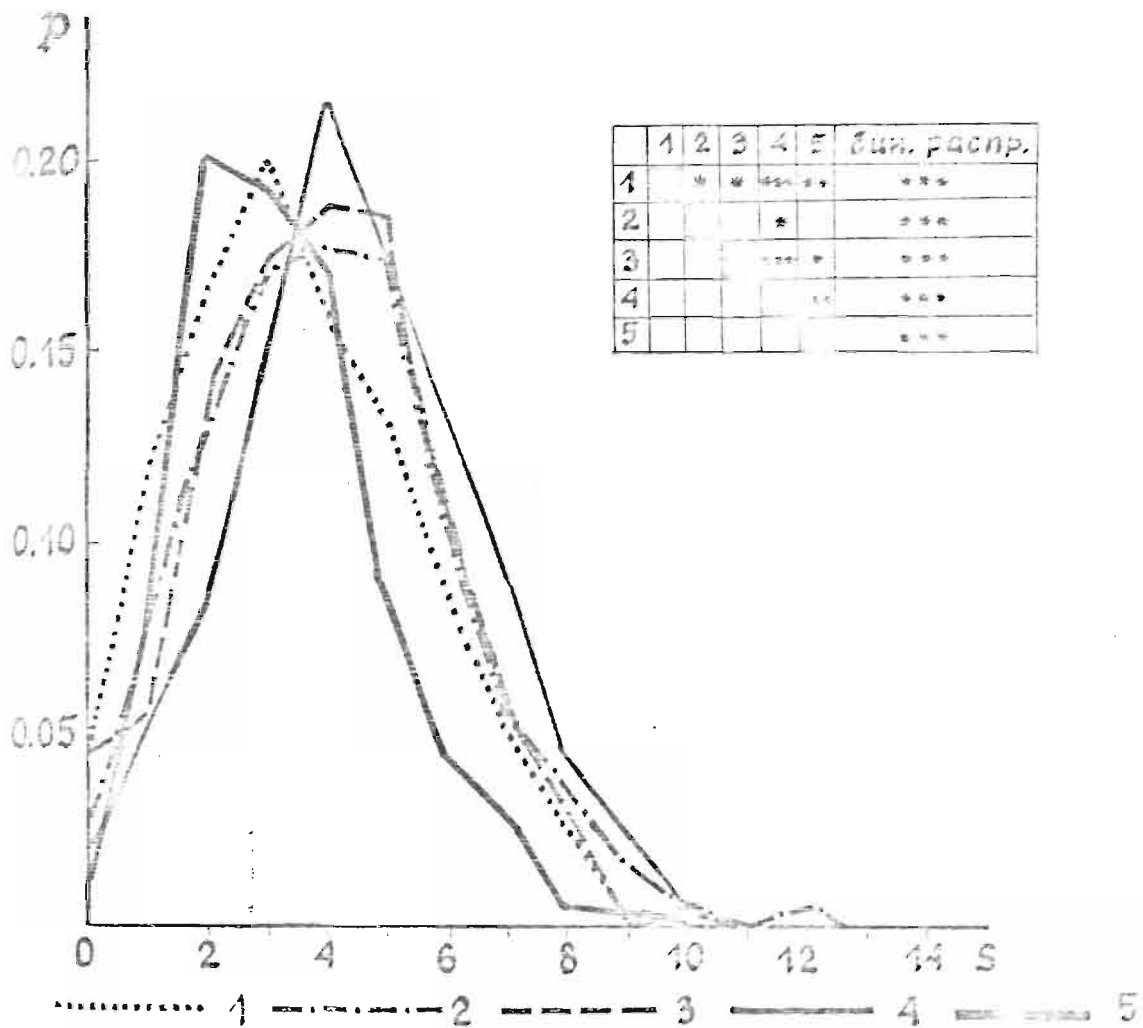


Рис. 37. Распределения числа проб содержащих S видов на пяти пробных площадях березника-кисличника. P - относительная частота проб, содержащих S видов. Номерами 1 - 5 обозначены пробные площади. В таблице приводятся символичные обозначения, показывающие уровень достоверности разности (* - $0.05 < P < 0.01$; ** - $0.001 < P < 0.01$; *** - $P < 0.001$) между эмпирическими распределениями, а также между эмпирическими и теоретическим биномиальным распределением (тест χ^2).

чаемости наблюдается на умеренно загрязненной пробной площади (рис. 38). Такая же закономерность имеет место для эпигенческих и гемнадафических коллембол (рис. 39, 40). Для эуэдафической группировки максимальная выравненность распределения встречаемостей наблюдается на сильно загрязненной пробной площади (рис. 41).

Таким образом, в изменениях видовой структуры коллембол под воздействием загрязнения наблюдается целый ряд определенных тенденций. При сильном загрязнении происходит уменьшение экологического разнообразия и емкости среды, на что указывают минимальные значения видового богатства, среднего числа видов на пробу, а также наиболее высокое относительное число проб, не содержащих видов, на загрязненной площади. При умеренном и слабом загрязнении, по сравнению с контролем, наблюдается тенденция увеличения экологического разнообразия и емкости среды, о чем свидетельствуют максимальные значения видового богатства, среднего числа видов на пробу и увеличение относительной доли территории, пригодной для сосуществования большого числа видов. Повышенная степень выравненности распределения видов по классам встречаемости на сильно и умеренно загрязненных площадях указывает на то, что вышеописанные изменения проявляются на фоне общего уменьшения спорадически встречающихся или редких видов.

У разных морфоэкологических групп указанные изменения проявляются по-разному. В целом можно сказать, что изменения видовой структуры эпигенческих и эуэдафических коллембол противоположны, а гемнадафические коллемболы в этом отношении занимают как бы промежуточное положение.

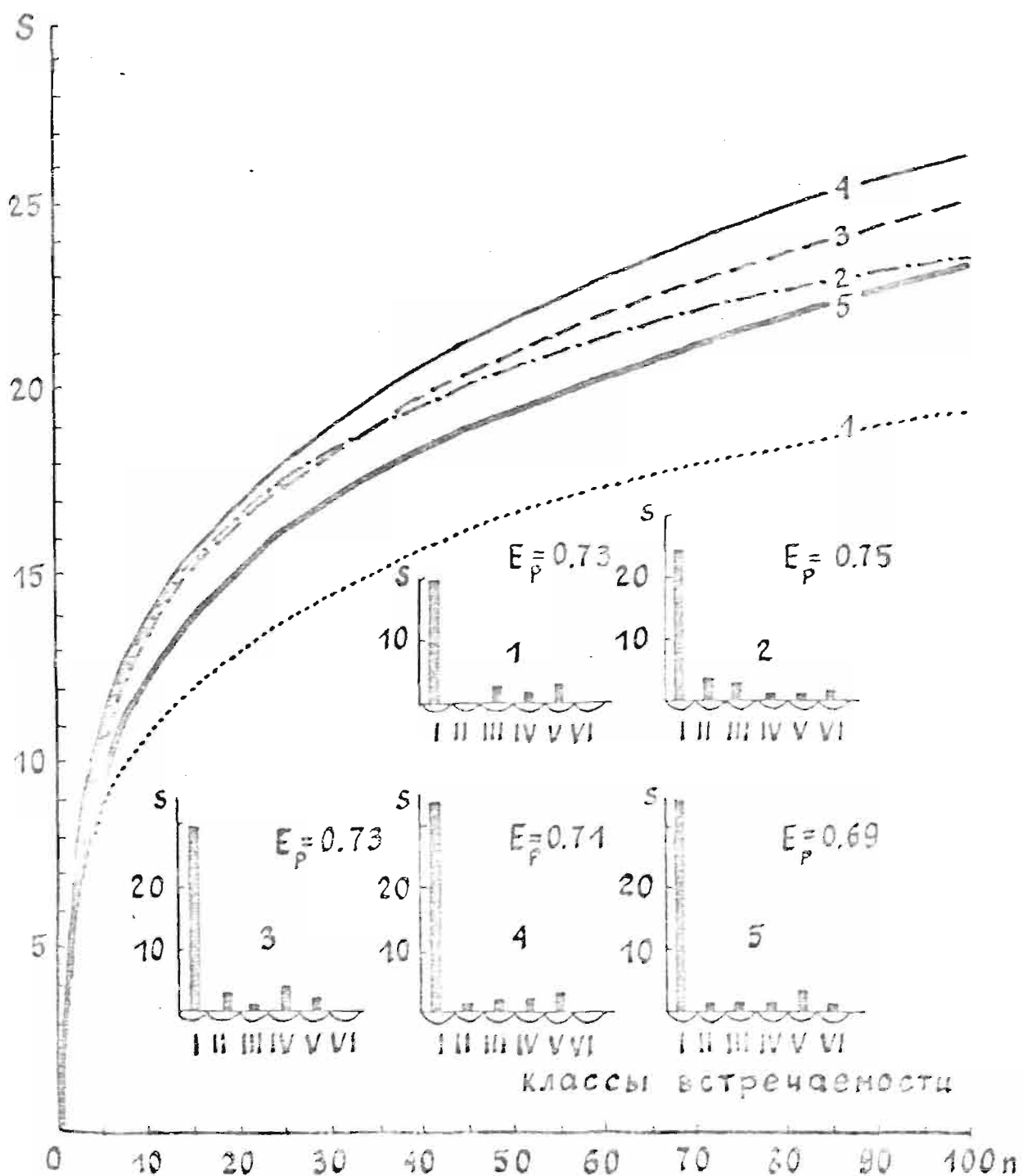


Рис. 36. Кривые собирателя и распределения встречаемостей коллембол для пробных площадей березняка-кисличника. E_p - показатель выравнимости встречаемостей видов; классы встречаемости: I - 0.001-0.111; II - 0.112-0.222; III - 0.223-0.333; IV - 0.334-0.444; V - 0.445-0.555; VI - 0.556-0.666; s - число видов. Цифрами 1 - 5 обозначены пробные площади.

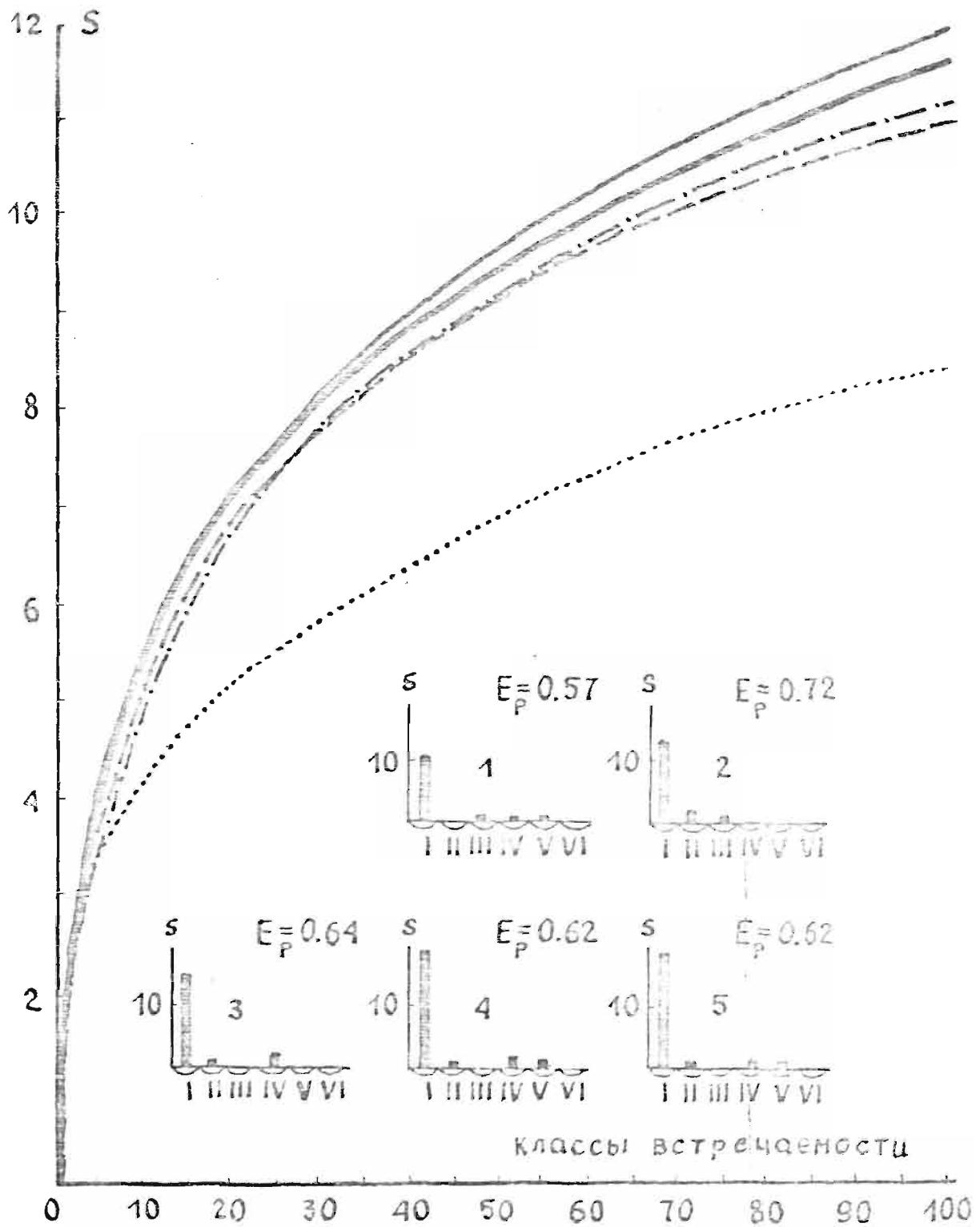


Рис. 39. Кривые собирателя и распределения встречаемости эпигейческих коллембол для пробных площадей березняка-кисличника. Обозначения те же, что на рис. 38.

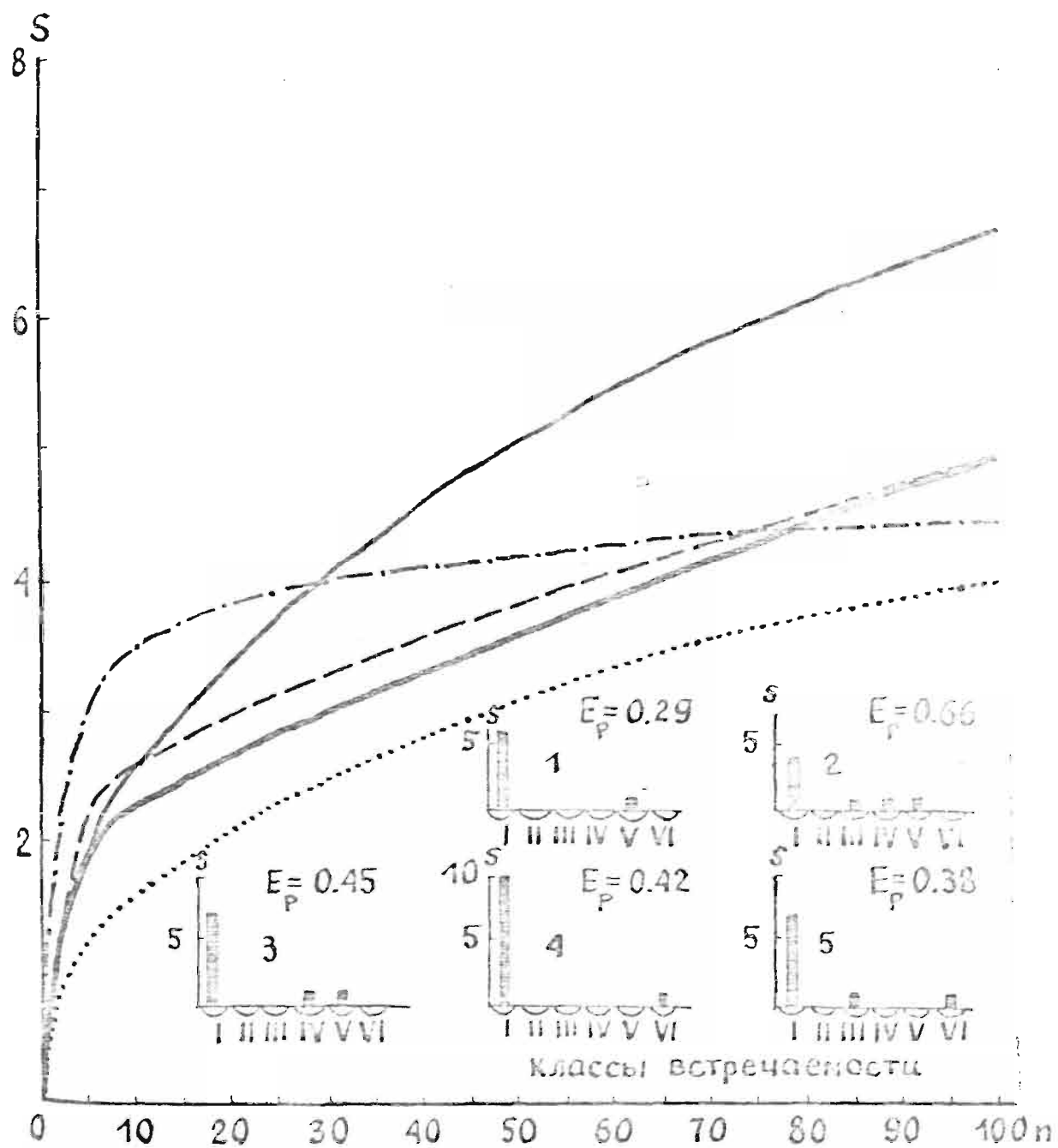


Рис. 40 . Кривые собирателя и распределения встречаемостей гемисферических коллембол для пробных площадей березня-ка-кисличника. Обозначения те же, что на рис. 38.

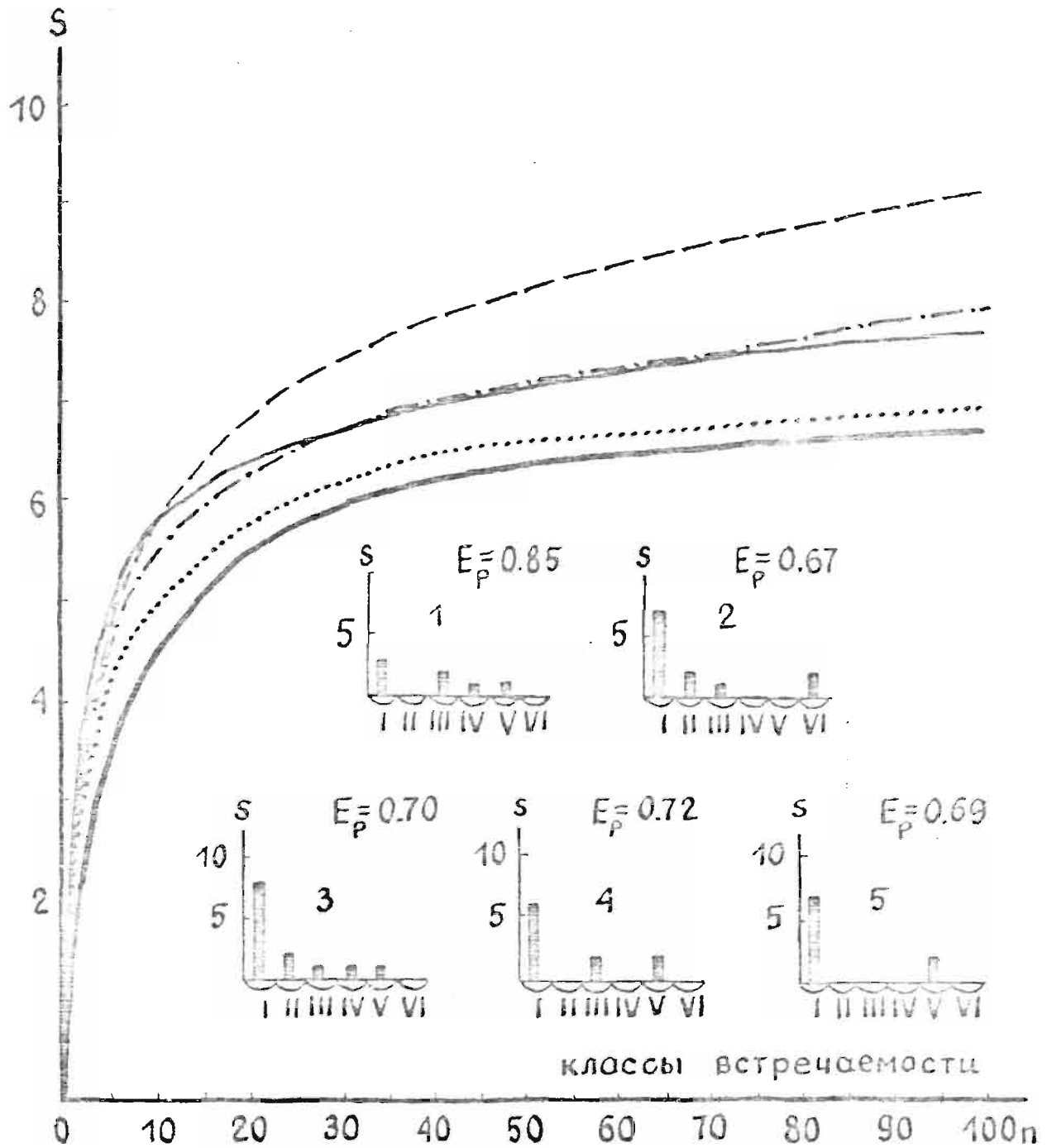


Рис. 4Г. Кривые собиратели и распределения встречаемостей взрывчатых коллембол для пробных площадей березничка-кисличника. Обозначения те же, что на рис. 3Б.

5.2.2. Структура доминирования и видовое разнообразие

Анализ изменения структуры относительного обилия более часто встречающихся видов (Мелецис, 1980) позволил установить закономерность увеличения относительного обилия эуэдафических коллембол при умеренном загрязнении. Изучение динамики относительного обилия (Мелецис, 1985) показало, что эуэдафические коллемболы к осени становятся численно преобладающими. Особенно четко эта тенденция прослеживается при сильном и умеренном загрязнении. Эти изменения в основном определяют виды *Tullbergia krauszbaueri* и *Onychiurus asmatius*.

Увеличение относительного обилия эуэдафических коллембол на загрязненных площадях в течение сезона происходит главным образом за счет "вытеснения" гемизэдафических коллембол, особенно гемизэдафических изотомид, как это показал анализ динамики относительного обилия семейств коллембол (Мелецис, 1985).

Изучение изменений некоторых индексов видового разнообразия (Мелецис, 1980), а также подробное изучение изменений индексов H' и E (Мелецис, 1985) показало, что при умеренном загрязнении наблюдается увеличение значений этих индексов. Это происходит вследствие увеличения степени выравненности относительной численности видов.

Изучение структуры компонент видового разнообразия на основе модели Штокера-Бергмана (Мелецис, 1985) показало, что у эуэдафических коллембол значения h_i максимальны при умеренном загрязнении, а минимальны в контроле. У гемизэдафических коллембол наблюдается сходная тенденция, только наименьшее значение компоненты h_i для этих коллембол наблюдается при сильном загрязнении. Эпигейческие коллемболы имеют наибольшее значение h_i при слабом загрязнении и в контроле.

Изучение распределения колембол по классам доминирования, вычисленным на основе индекса видового разнообразия H' (Мелецис, 1985), показало, что у видов *Isotomiella minor*, *Willemia anophtalma*, *Isotoma viridis*, *Micranurida pygmaea*, *Onychiurus absoloni*, *Dicyrtoma fusca*, *Orchesella* sp. и *Sminthurus fuscus* прослеживается тенденция повышения степени доминирования при уменьшении загрязнения, а обратная тенденция наблюдается только у одного вида - *Onychiurus armatus*.

Анализ распределения числа видов по классам доминирования (Мелецис, 1985) показал, что при слабом и умеренном загрязнении увеличивается число эудоминантных и рецедентных видов, а количество доминантных и субдоминантных видов увеличивается по мере снижения степени загрязнения.

Кластерный анализ матриц коэффициентов сходства пробных площадей по видовому составу классов доминирования (Мелецис, 1985) показал, что для всех классов (за исключением субрецедентных видов, состав которых подвержен случайным вариациям) имеет место однотипные диаграммы: наиболее близкие по степени загрязнения пробные площади образуют наиболее тесные кластеры. Это свидетельствует о существенной роли градиента загрязнения не только в определении изменений доминантности для отдельных видов, но и в определении смены структуры этой доминантности составляющих зооценоз видов.

Изменения видового разнообразия и выравненности, таким образом, являются результатом весьма сложных преобразований в структуре доминирования видов. Некоторое повышение этих показателей при сильном загрязнении, по сравнению с контролем, объясняется значительным уменьшением здесь количества редких (рецедентных и субрецедентных) видов при неизменном числе эудоминантных видов. Повышение H' и E в условиях умеренного загрязнения объясняет-

ся главным образом увеличением здесь количества эудоминантных видов на фоне лишь небольшого уменьшения общего количества видов. Повышение этих показателей в условиях слабого загрязнения, по сравнению с контролем, по-видимому, объясняется наличием здесь наибольшего числа видов, в том числе эудоминантных.

Таким образом, при умеренном загрязнении повышается степень изодоминантности сообщества вследствие как увеличения количества эудоминантных видов, так и уменьшения общего числа видов, но не обязательно малочисленных. В условиях сильного загрязнения степень изодоминантности, однако, снижается из-за уменьшения количества эудоминантных видов, на фоне которого даже общее снижение числа видов не дает ощутимого повышения выравниенности структуры сообщества.

Глава 6. МНОГОМЕРНЫЙ ПОДХОД В БИОИНДИКАЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ВЛИЯНИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЦЕМЕНТНОГО ЗАВОДА НА КОЛЛЕМБОЛ

6.1. Выделение общих факторов в комплексе переменных, характеризующих экологические факторы среды методом главных компонент

Анализ комплекса "экологические факторы", включающего 19 переменных, позволил для интерпретации выделить первые 3 главные компоненты, объясняющие в среднем 80,9% общей дисперсии (приложение 3).

Первая компонента объясняет 43,5% дисперсии. Сильные положительные корреляции с компонентой имеют переменные, характеризующие содержание в почве ацетатнорастворимых соединений кальция, стронция, цинка, серы, марганца, а наиболее высокую отрицательную корреляцию - встречаемость микромицетов. Изменения вышеперечисленных переменных связаны с непосредственным воздействием загрязнения, поэтому данную компоненту следует интерпретировать как "воздействие загрязнения на химический состав почвы и встречаемость микромицетов".

Нередко в структуре общих факторов наблюдаются такие переменные, которые имеют высокие факторные нагрузки, однако интерпретация связи этих переменных с данным фактором затруднительна. Подобные корреляции могут быть рассмотрены как ложные, но иногда наши экологические знания просто недостаточны для объяснения причин, лежащих в основе этих корреляций. В данном случае такой переменной является масса грубой фракции подстилки.

При интерпретации главных компонент следует обратить внимание не только на структуру факторных нагрузок рассматриваемой главной компоненты, но и на структуру нагрузок переменной на

разные компоненты. Если переменная имеет высокие значения нагрузки на несколько главных компонент, как в данном случае содержание фосфора на 1-ю и 2-ю главные компоненты, можно предположить, что она образует обособленную структуру, тесно не связанную ни с одной из этих компонент. Хотя известно, что подщелачивание почвы отрицательно влияет на растворимость фосфора (Ковда, 1985).

Вторая главная компонента объясняет 20,9% дисперсии переменных и противопоставляет массу листовой подстилки содержанию в почве элемента меди. Высокую отрицательную нагрузку на данную компоненту имеет также встречаемость мхов, однако эта переменная в значительной степени нагружает и третью главную компоненту, поэтому встречаемость мхов, по-видимому, образует обособленную структуру переменных и его связь с фактором 2 отражает лишь тривиальную зависимость: чем больше неживой подстилки, тем меньше мхов.

Под более мощным слоем подстилки интенсивнее протекают также процессы разложения, о чем свидетельствует весьма высокая положительная корреляция соответствующей переменной с данной компонентой. В то же время видно, что активность разложения в определенной мере снижается под воздействием загрязнения (отрицательная факторная нагрузка на 1-ю компоненту). Это согласуется с результатами других исследований у цементных фабрик (Singh, Rao, 1980). Но в целом можно сказать, что переменная "активность разложения" также имеет тенденцию образовывать не связанную с данными компонентами структуру факторов.

Известно, что подвижность меди больше в кислых лесных почвах, в то время как в нейтральных и слабощелочных почвах проявляется недостаток этого элемента (Mejals, 1980). Содержание меди в продуктах эмиссии, по сравнению с другими элементами, невысокое, тем не менее, отмечается явление антагонизма между соедине-

ниями кальция и меди в сезонном аспекте (Берниня и др., 1985). Очевидно, более мощный слой неживой подстилки при этом оказывается некоторым биологическим барьером, задерживающим попадание в почву приносимых загрязнением легкорастворимых соединений меди.

Переменная, характеризующая содержание калия, почти в одинаковой мере нагружает компоненты 2 и 3, и, видимо, образует обособленный фактор. Вторую главную компоненту можно интерпретировать как влияние мощности неживой подстилки на структурно-функциональное состояние педокомпонента экосистемы в условиях загрязнения.

Третья главная компонента объясняет только 16,5% дисперсии и определяет главным образом влияние распределения почвенной влажности на изменение содержания легкорастворимых форм железа при загрязнении почвы кальцийсодержащей пылью.

Все выявленные общие факторы оказываются в большей или меньшей степени связанными с воздействием загрязнения, что указывает на сложный характер взаимодействия различных компонентов загрязнения с комплексом природных экологических факторов.

Анализ распределения скоплений точек, соответствующих пробным площадям в пространстве общих факторов (рис. 42), а также анализ средних факторных значений, вычисленных для данных скоплений (табл. 6) показывает, что только фактор I, интерпретируемый нами как воздействие загрязнения на химический состав почвы и численность микромитот, совпадает с предполагаемым градиентом загрязнения. Пробная площадь I, характеризующаяся как сильно загрязненная, имеет наибольшее положительное факторное значение. Умеренно загрязненные площади 2 и 3 сравнительно мало различаются по средним значениям фактора I, при этом оказывается, что для площади 3 значение фактора достоверно больше, чем для площади 2, что дает основание рассматривать эту площадь как в большей степени

Таблица 6

Средние значения факторов (\bar{p}_{ij}) для пробных площадей, вычисленные при использовании имитационного моделирования в анализе главных компонент комплекса переменных "экологические факторы".

Пробная площадь	Общие факторы		
	1	2	3
1	1.693 a	-0.644 d	-0.749 d
2	0.025 c	-0.122 b	1.619 a
3	0.125 b	1.898 a	-0.157 c
4	-0.529 d	-0.767 c	0.441 b
5	-1.319 c	-0.367 c	-1.062 c

Примечание: Для определения достоверности разности между средними значениями в пределах каждого фактора применялся критерий множественных сравнений Шеффе. Значения \bar{p}_{ij} , имеющие однозначные буквы, в пределах фактора, достоверно не различаются при $\alpha = 0.05$.

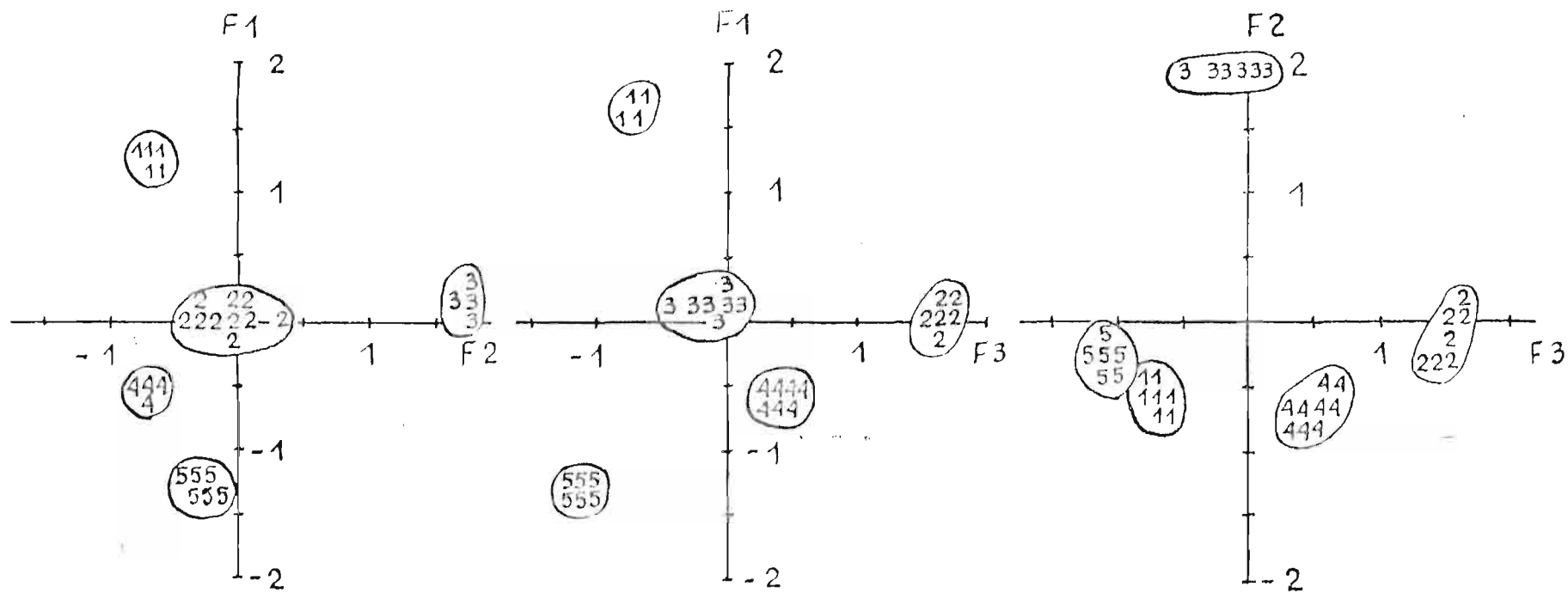


Рис. 42. Распределение пробных площадей в пространстве первых трех общих факторов, выделенных по комплексу переменных "экологические факторы" при имитационном моделировании анализа главных компонент. Каждое скопление точек, соответствующее пробной площади (обозначены цифрами 1 - 5) содержит 30 точек, частично перекрывающихся.

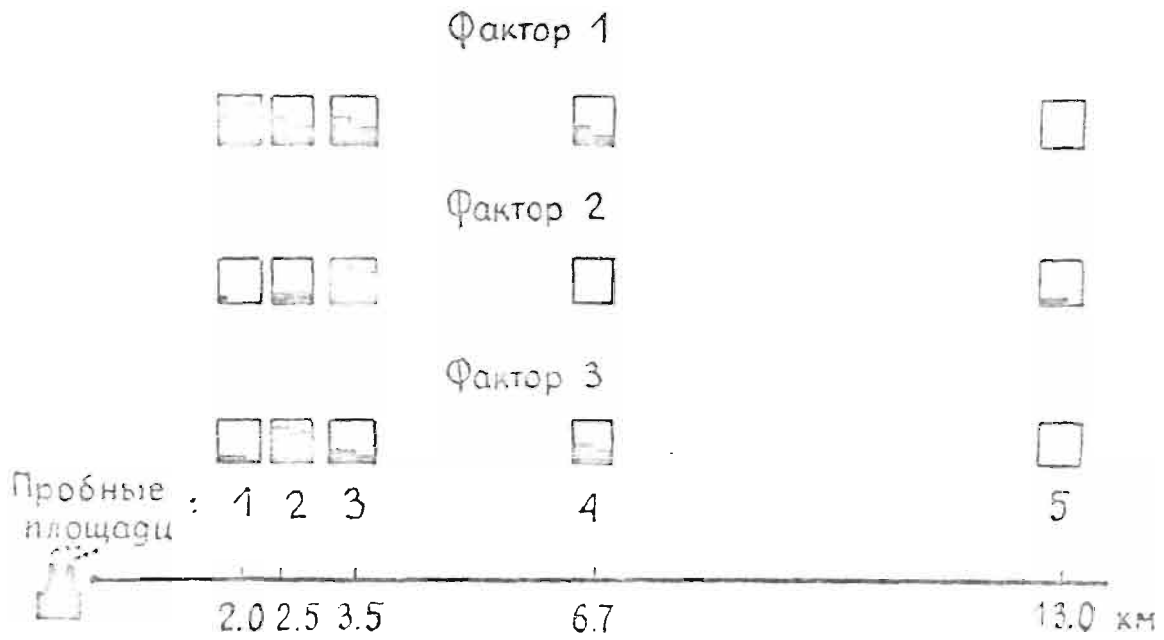


Рис. 45. Схема распределения силы положительного влияния общих факторов, вычисленных для частного исследования переменных "экологические факторы", по пробным площадям.

затронутую воздействием загрязнения.

Как следует из рассматриваемого рисунка, пробные площади различаются не только по фактору I, но также по другим факторам. Фактор 2, интерпретируемый как влияние мощности подстилки на структурно-функциональное состояние педокомпонента экосистемы в условиях загрязнения, противопоставляет площадь 3 остальным площадям, так как эта площадь характеризуется наиболее мощным слоем неживой подстилки и наименьшим содержанием меди (приложение I).

Фактор 3, интерпретируемый как влияние влажности почвы на содержание растворимых форм железа в условиях загрязнения, противопоставляет площадь 2 площадям I и 5. Площадь 2 характеризуется наименьшим содержанием железа и наивысшей влажностью почвы (приложение I).

Если обратиться к пространственной схеме распределения силы положительного влияния общих факторов (рис. 43), видно, что площадь I больше всего отличается от других площадей по фактору I, площадь 2 - по фактору 3 и площадь 3 - по фактору 2. Видно также, что положительная сила влияния фактора I проявляет тенденцию уменьшения по мере удаления от источника эмиссии.

Показатель положительной силы влияния фактора может быть использован в качестве интегральной характеристики степени трансформации структуры экосистемы или ее компонентов под воздействием загрязнения. При наличии большого числа пробных площадей он может быть использован для разработки картосхем состояния экосистем как элементов структуры ландшафта.

6.2. Оценка относительной силы влияния общих факторов на синэкологические характеристики методом регрессии на главные компоненты

Анализ регрессии на главные компоненты показал, что средние значения коэффициентов регрессии \bar{b}_i для подавляющего большинства синэкологических характеристик достоверно отличаются от нуля (приложение 4).

Для каждой из главных компонент - общего фактора можно выделить ряд зависимых переменных, свыше 50 процентов дисперсии которых ($\bar{r}_i^2 > 50\%$) объясняется этой компонентой - фактором. Для общего фактора 1 такими переменными являются плотности *Isotoma notabilis*, *Sminthurinus aureus*, *Pogonognathellus flavescens*, *Megalothorax minimus*, *Sminthurus fuscus*, гемизафидических коллембол *Orchesella* spp. juv., что указывает на сильную зависимость этих коллембол от факторов, связанных с загрязнением почвы. Следует отметить, однако, что некоторые из названных переменных (гемизафидические коллемболы, *S.fuscus*, *D.fusca*) проявляют определенную зависимость также от общего фактора 3, характеризующего влияние влажности почвы на содержание легкорастворимых форм железа в условиях загрязнения. Все перечисленные переменные, за исключением *M.minimus*, имеют отрицательную зависимость от фактора 1, на что указывает знак коэффициента \bar{b}_i .

Общий фактор 2 объясняет свыше 50 процентов дисперсии для переменных, характеризующих плотность *Pseudachorutes* spp., *Polsomia quadrioculata*, *Isotoma* spp. juv. *■* *Stenaphorura quadri-
spina*. Следовательно, для этих видов определяющее значение в комплексе исследованных нами экологических факторов имеют факторы, связанные с мощностью подстилки в условиях загрязнения почвы. При этом *P.quadrioculata* *■* *Pseudachorutes* spp. имеют положи-

тельную зависимость от этого фактора, а *Isotoma* spp. juv. и *S. quadrispina* - отрицательную зависимость от него. Видно также, что *Isotoma* spp. juv. имеет относительно большой коэффициент детерминации с фактором 3, а *F. quadriculata* - с фактором 1.

Влиянием общего фактора 3 можно объяснить свыше 50 процентов дисперсии переменных, характеризующих распределение плотности *Onychiurus armatus*, *Tullbergia krausbaueri*, \bar{S}_1 аэрационных коллембол, плотность *Pseudosinella alba* и *Sminthuridae* spp. juv., что указывает на определяющее влияние на эти переменные факторов, связанных с влажностью почвы в условиях загрязнения. Все переменные оказываются положительно связанными с фактором 3. Для *O. armatus* и *Sminthuridae* spp. juv. обнаруживаются относительно большие коэффициенты детерминации также с общим фактором 1.

Можно назвать еще и другие переменные, дисперсия которых в значительной мере объясняется влиянием общего фактора 1 (*Ptenotrix* sp., *Neanura muscorum*), фактора 2 (*Sminthurides parvulus*, коллемболы в целом), фактора 3 (*Arthropalites* spp.), однако для них характерны очень высокие значения дисперсии неучтенных факторов - косвенное указание на то, что список экологических факторов, контролируемых нами при данных исследованиях, далеко не полный. Особенно высока доля неучтенных факторов (> 80%) в дисперсии плотности видов *Friesia mirabilis*, *Sinella muscorophyla* и *Xenylla* sp. Для остальных переменных наблюдаются самые различные соотношения долей дисперсии, объясняемых общими и неучтенными факторами, но для всех этих переменных характерна более или менее одинаковая зависимость одновременно от двух или даже трех общих факторов (плотность и N' аэрационных коллембол, плотность *Proisotoma minima*).

При сравнении результатов, полученных методом регрессии на главные компоненты, с результатами, полученными при одномерном

подходе, оказывается, что большие коэффициенты детерминации с общим фактором I имеют, как правило, те виды, для которых градиентным анализом была установлена тенденция снижения (или увеличения) средней плотности по мере приближения к источнику загрязнения. Для тех видов, у которых выявлено увеличение плотности в условиях умеренного или слабого загрязнения (*Willemia aspinata*, *Arrhopalites* spp., *F. mirabilis*, *Pseudachorutes* spp., *F. quadriculata*, *O. armatus*), а также видов, у которых имеет место сильное рассеяние эмпирических значений средних плотностей (встречаемости) при градиентном анализе (коллемболы в целом, элигенческие и эузадафические коллемболы, *Isotoma* spp., *T. krauszbauegi*), наблюдаются низкие значения коэффициента детерминации с фактором I.

Если пробные площади представляли бы однородный фон экологических факторов, на котором изучается воздействие загрязнения на коллембол, то полученные при одномерном подходе выводы о стимулирующем воздействии умеренного и слабого загрязнения на определенные виды, а также общее видовое разнообразие H' были бы вполне справедливы. Но, как показал анализ главных компонент (см. 6.1), пробные площади значительно различаются по комплексу природных экологических факторов и, по-видимому, зависимость многих видов коллембол от загрязнения особым образом преломляется через неравномерное влияние этих факторов. Поэтому при интерпретации выявленных эффектов криволинейного изменения значений параметров сообщества этих беспозвоночных на градиенте загрязнения мы не должны исключать возможность, что эти эффекты являются отражением воздействия не загрязнения, а совершенно других экологических факторов. Анализ регрессии на главные компоненты позволяет сделать первое приближение к решению данной проблемы.

Действительно, видно, что из тех видов, для которых при одномерном подходе были установлены нелинейные изменения плотности,

некоторые (*Pseudachorutes* spp., *F. quadriculata*) имеют высокие коэффициенты детерминации с общим фактором 2, а другие (*O. armatus*, *Arrhopalites* spp., \bar{s}_1 эузафических коллембол) - с фактором 3. Лишь в изменении плотности видов *F. mirabilis* и *W. aspinata* общие факторы играют маловажную роль, и высокой остается доля дисперсии неучтенных факторов. Если принять, что среди неучтенных факторов нет независимых от загрязнения факторов с аналогичным криволинейным распределением значений по градиенту загрязнения, оказывающих непосредственное влияние на рассматриваемые виды (что, вообще говоря, маловероятно), то выдвинутая нами при одномерном подходе гипотеза о стимулирующем влиянии на них слабого и умеренного загрязнения остается в силе.

Подобное нельзя сказать в отношении общего видового разнообразия H' , распределение которого почти в равной степени зависит от факторов 2 и 3, а доля дисперсии неучтенных факторов при этом крайне мала.

В заключение этого раздела необходимо сделать некоторые замечания об интерпретации зависимости видов от общих факторов. Во-первых, следует предостерегаться от упрощенной трактовки этой зависимости как зависимости от каких-либо частных экологических факторов, которые лежат в основе образования общего фактора. Биологическая интерпретация общего фактора как интегральной, объективно существующей характеристики, предусматривает наличие в его структуре в неявном виде всех прямо или косвенно связанных с ним экологических факторов.

Сущность общего фактора не должна изменяться, если включить или исключить из анализа несколько второстепенных для фактора переменных (Иберла, 1980). Может измениться лишь дисперсия фактора.

Во-вторых, с осторожностью надо относиться к случаям, когда зависимая переменная оказывается относительно тесно связанной с

несколькими общими факторами одновременно. Учитывая ортогональность факторной структуры, которая, как уже указывалось (см. 4.2), не дает возможности выявления более мелких деталей в конфигурации скопления точек - переменных в этом пространстве, может оказаться, что под одновременной зависимостью переменной от двух ортогональных факторов на самом деле скрывается зависимость ее от какой-либо другой переменной или группы переменных, которые слабо связаны с обоими ортогональными общими факторами.

Как показал проведенный нами анализ, случаи, когда переменная одновременно зависит от нескольких общих факторов, весьма часты. Для раскрытия причин подобных зависимостей необходим анализ структуры взаимосвязей в объединенном комплексе переменных.

Таким образом, в заключение анализа результатов, полученных методом регрессии на главные компоненты, целесообразно выделить только наиболее отчетливо проявляющиеся тенденции.

Комплекс экологических факторов на обследованных пробных площадях является неоднородным. Прямое воздействие выбросов цементного завода приводит к накоплению в почве карбонатов кальция, приводящего к изменению кислотности почвы, а также к ее загрязнению соединениями серы, стронция, свинца, цинка и марганца. Загрязнение имеет отрицательное влияние на встречаемость микроицет. Под влиянием перечисленных факторов снижается плотность коллембол *I. notabilis*, *S. aureus*, *P. flavescens*, *S. fuscus*, *Orchesella* spp. juv. и гемизафидических коллембол в целом, а плотность *M. minimus* увеличивается. Пробные площади различаются в первую очередь по мощности листовой подстилки, что влечет за собой изменения в комплексе почвенно-экологических факторов и оказывает специфическое влияние на концентрацию в почве компонентов загрязнения (медь). На комплекс указанных факторов сильно реагируют такие виды коллембол, как *Pseudochorates* spp., *F. quadriculata*, *Isotoma*

spp. juv., *S. quadrispina*. Пробные площади различаются также по режиму увлажнения почвы, что также ведет к определенным изменениям в комплексе почвенно-экологических факторов и оказывает воздействие на концентрацию в почве приносимых загрязнением растворимых форм железа. От интегрального влияния этих факторов, по-видимому, зависят коллемболы *O. armatus*, *T. krausbauei*, *P. alba*, *Sminthuridae* spp. juv., а также среднее число видов на единицу площади (\bar{S}_1) эуэдафических коллембол. В распределении плотностей видов *P. mirabilis* и *Arthropalites* spp. неравномерность вышеуказанных экологических факторов имеет маловажное значение, но, с учетом нелинейности этого распределения, можно предположить, что слабое и умеренное загрязнение почвы способствует увеличению численности этих коллембол.

Общее видовое разнообразие H' коллембол не следует считать биоиндикатором загрязнения. Будучи интегральной характеристикой состояния сообщества, этот показатель отражает всю сложность изменений отдельных его элементов, имеющих различную чувствительность как к факторам, связанным с загрязнением, так и к природным экологическим факторам.

**6.3. Сопоставление структуры общих факторов,
выделенных по комплексам переменных,
характеризующих экологические факторы среды
и сынекологические признаки**

При анализе комплекса переменных "виды" были выделены 4 главные компоненты, объясняющие 86,2% дисперсии (приложение 5). Первая главная компонента объясняет в среднем 34,3% дисперсии и в целом может быть интерпретирована как фактор, противопоставляющий группировки эпигейческих (*Lepidocyrtus lignorum*, *Sminthurus aureus*, *Pogonognathellus flavescens*, *Sminthurus fuscus*, H' и ξ_1 эпигейческих коллембол) и эуэдафических (*Onychiurus armatus*, *Tullbergia krausbaueri*, H' эуэдафических коллембол) коллембол. Вторая главная компонента объясняет 22,5% дисперсии и интерпретируется как общий фактор, определяющий распределение гемизадафических коллембол. Третья компонента (17,5%) представляет собой общий фактор, определяющий различия в распределении плотности видов *Friezea mirabilis* и *Sphaeridia pumilis*, а четвертая компонента (11,9%) отражает факторы, определяющие различия в распределении плотности видов *Stenaphoruga quadrispina* и *Pseudochorutes* spp.

Анализ корреляций между общими факторами комплексов переменных "виды" и "экологические факторы" (табл. 7) показал невысокую степень соответствия их структуры ($\eta_F^2 = 0,60$). Общие факторы 1, 2 и 4 комплекса "виды" почти полностью объясняются общими факторами комплекса "экологические факторы", на что указывает высокие значения η_i^2 , и лишь фактор, определяющий различия в распределении плотности *F.mirabilis* и *S.pumilis* (общий фактор 3), оказывается очень слабо зависящим от факторов этого комплекса ($\eta_3^2 = 0,14$).

Таблица 7

Средние значения коэффициентов корреляции между общими факторами комплексов переменных "виды" и "экологические факторы", показатель, характеризующий долю дисперсии общих факторов частного комплекса "виды", объясняемую общими факторами комплекса "экологические факторы" (η_i^2) и показатель соответствия факторных структур частных комплексов (η_F^2). Результаты применения имитационного моделирования в анализе корреляций между общими факторами частных комплексов переменных.

		Общие факторы комплекса переменных "экологические факторы"			
		I	2	3	η_i^2
Общие факторы комплекса пере- менных "виды"	I	-0.508	-0.391	-0.641	0.82
	2	-0.798	н.	0.533	0.92
	3	0.197	-0.151	0.278	0.14
	4	0.189	-0.869	0.217	0.84

$$\eta_F^2 = 0.60$$

н. - среднее значение коэффициента корреляции статистически не отличается от нуля ($\alpha = 0.05$).

Однако структура связей между факторами оказывается весьма сложной. Лишь фактор 4 комплекса "виды" тесно отрицательно коррелирует только с одним общим фактором комплекса переменных "экологические факторы" - с фактором 2, что подтверждает уже ранее полученные выводы (см. гл. 6.2) об определяющем значении факторов, связанных с мощностью подстилки, в распределении коллембол *S. quadrispina* и *Pseudachorutes* spp. Дисперсия общих факторов 1 и 2 комплекса "виды", определяющих соответственно различия между группировками ауэдафических и эпигейческих видов и распределение группировки гемизадафических коллембол, почти в одинаковой мере объясняется воздействием двух факторов - 1 и 3 комплекса "экологические факторы". Вообще говоря, нет ничего удивительного, если различия в распределении эпигейческих и ауэдафических коллембол определяются и воздействием загрязнения и влиянием влажности на содержание растворимых форм железа. Аналогичное можно было бы сказать и в отношении группировки гемизадафических коллембол, которые одновременно зависят как от фактора загрязнения, так и от факторов, связанных с изменением влажности почвы.

Однако можно задать вопрос: если столь мощный управляющий структурой сообщества коллембол общий фактор коррелирует только "наполовину" с двумя определяющими, при том ортогональными факторами для комплекса переменных, характеризующих состояние среды, не скрывается ли под этим фактором целый комплекс других взаимосвязанных переменных - факторов среды, просто не учтенных при наших исследованиях (если не придавать большое значение межвидовым отношениям, что между эпигейческими и ауэдафическими формами маловероятно, ибо их популяции относительно независимы во времени и в пространстве (Dunger, 1975)). Если такой фактор существует, он, видимо, должен "оттягивать" к себе часть перемен-

ных от фактора 1 и часть от фактора 2, определенных для комплекса "экологические факторы" и не должен быть ортогональным по отношению к ним, а коррелировать с ними.

Следует заметить, что результаты корреляционного анализа между главными компонентами в сущности отражают результаты анализа регрессии на главные компоненты, где одновременная и почти равносильная зависимость синэкологических характеристик от общих факторов комплекса "экологические факторы" обнаруживается для подавляющего большинства видов и морфоэкологических групп. При этом также было высказано предположение о существовании некоторого общего фактора особой структуры.

Чтобы ответить на поставленный выше вопрос, необходимо было бы провести анализ канонических корреляций (Pielou, 1977; Джефферс, 1981), позволяющий раскрыть связь отдельных групп синэкологических характеристик с аналогичными группами экологических факторов, что, по-видимому, позволило бы раскрыть "расщепление" факторов частных комплексов. Но можно идти также путем анализа главных компонент объединенного комплекса переменных, что позволяет провести оценку устойчивости структуры общих факторов, если такие объективно существуют в природе. Во втором случае возможен также детальный анализ структуры связей комплекса переменных методом графического анализа плед положительно сопряженных переменных. Здесь мы ограничимся последним из упомянутых методов и дополнительно проведем изучение структуры связей между переменными с помощью кластерной процедуры SAS VARCLUS.

6.4. Анализ устойчивости структуры общих факторов

Анализ объединенного комплекса переменных позволил для интерпретации выделить 4 первых главные компоненты, объясняющие в среднем 86% дисперсии (приложение 6).

Первая главная компонента объясняет 32,8% дисперсии. Переменными, которые имеют наибольшие значения положительных факторных нагрузок только на эту компоненту, являются плотности эпигейческих коллембол *Sminthurinus aureus*, *Pogonognathellus flavescens*, *Sminthurus fuscus*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Dicyrtoma fusca*, плотность гемизадафического вида *Isotoma notabilis* и эузадафических видов *Isotomiella minor* и *Willemia anorthelma*. Переменными, имеющими наибольшие отрицательные нагрузки только на эту компоненту - содержание стронция и марганца, кислотность почвы и H' эузадафических коллембол. Первая главная компонента в целом отражает различия реакции группировок эузадафических и эпигейческих коллембол на воздействие загрязнения.

Вторая главная компонента (21,1%) интерпретируется как влияние влажности и содержания фосфора на структуру группировки гемизадафических коллембол.

Третья главная компонента (15,7%) характеризуется значительной неопределенностью, поскольку даже ведущие переменные имеют большие факторные нагрузки на другие компоненты (вес грубой фракции подстилки на фактор 1, встречаемость мхов - на фактор 4). Его появление, возможно, связано с ограничениями математической модели метода главных компонент.

Четвертая главная компонента (13,4%) противопоставляет распределение плотности видов *Pseudochorutes* spp., с одной стороны, и *Stenaphorura quadrispinata* *Xenylla* sp. - с другой. Фактором, определяющим различия в распределении плотностей упомянутых видов,

является мощность листовая подстилки, на увеличение которого *Pseudochorutes* spp. проявляет положительную, а последние два вида - отрицательную реакцию.

Как видно, объединение комплексов "виды" и "экологические факторы" в значительной степени изменило соотношения нагрузок отдельных переменных, которые при анализе частных комплексов включались в один и тот же общий фактор. Особенно это относится к переменным частного комплекса "экологические факторы". Так, например, влажность почвы и содержание железа - переменные, которые являются ведущими в образовании общего фактора 3 комплекса "экологические факторы", при анализе объединенного комплекса распределяются между факторами 1 и 2. Встречаемость микромицетов становится переменной, в одинаковой степени нагружающей одновременно 3 фактора (1, 2 и 4). Структура общих факторов комплекса "виды" при объединении комплексов изменяется в меньшей степени. Фактор 1 комплекса "виды" аналогичен фактору 1 объединенного комплекса переменных. Добавление комплекса экологических факторов привело лишь к некоторому изменению структуры ведущих переменных этого фактора. То же можно сказать в отношении общих факторов 2 и 4 комплекса "виды" и соответствующих факторов 2 и 4 объединенного комплекса переменных.

Таким образом, при объединении комплексов переменных "виды" и "экологические факторы" определенные группировки видов "оттягивают" к себе некоторые переменные, характеризующие экологические факторы. Подобный частный "распад" структуры общих факторов 1 и 3 комплекса "экологические факторы" указывает на мнимость их реального существования как интегральных экологических характеристик, от которых зависит зооценоз колембол. Как известно (Иберла, 1980), одним из важнейших доказательств объективного существования общего фактора является стабильность его структуры

в случае присоединения или удаления переменных, имеющих второе-степенное значение для данного фактора. Факторы, которые не соответствуют этому требованию, не следует интерпретировать как общие факторы. Это просто максимальные оси варьирования совокупности анализируемых переменных, и их появление обусловлено не объективными экологическими отношениями между рассматриваемыми переменными, а свойствами математической модели используемого метода анализа.

Единственным общим фактором, который в какой-то мере может быть идентифицирован при просмотре результатов анализа частных и объединенного комплексов - это фактор I, отражающий воздействие загрязнения. Но даже для этого фактора наблюдаются некоторые изменения в структуре нагружающих его переменных. Например, при анализе частного комплекса "экологические факторы" в качестве одной из ведущих переменных была выявлена встречаемость микромицетов, а при анализе объединенного комплекса переменных эта переменная полностью утратила свое положение в структуре фактора, в то время как одной из ведущих стала переменная, характеризующая кислотность почвы. Наблюдаются также некоторые различия между группой видов - переменных, наиболее нагружающих фактор I объединенного комплекса и группой видов, для которых была выявлена отчетливая зависимость от загрязнения при регрессии на первую главную компоненту комплекса "экологические факторы". Это наводит на мысль о том, что среди видов данных групп, загрязнение для которых в целом играет роль лимитирующего фактора, имеются виды, со слегка различающейся реакцией на те или иные его компоненты. Вообще, "распад" структуры общих факторов комплекса "экологические факторы" при присоединении комплекса "виды" свидетельствует о том, что для многих синэкологических переменных существенное значение имеют скорее не интегральные характеристики - общие факторы,

а частные экологические факторы. С этой точки зрения, для сравнительного изучения зависимости отдельных видов от факторов среды можно было использовать и методы множественного регрессионного анализа, позволяющие оценить удельный вес влияния отдельных экологических факторов, их попарных взаимодействий, а также возможных нелинейных эффектов зависимости путем введения в уравнение квадратичных членов (Лиена, 1971, 1980). Для устранения коллинеарности в определенных группах регрессоров вместо отдельных переменных таких групп можно было ввести в уравнение первые главные компоненты, вычисленные для этих групп. Недостатком подобного анализа, однако, была бы потеря информации о взаимосвязях в комплексе синэкологических переменных. Поэтому здесь мы ограничимся только анализом структуры связей переменных в объединенном комплексе.

6.5. Анализ взаимосвязей в объединенном комплексе переменных и их экологическая интерпретация

Распределение скоплений точек, соответствующих переменным, на плоскость первых двух главных компонент имеет сложный характер (рис. 44). Теперь видно, что интерпретация главных компонент может выявить причины общей растянутости скопления переменных, но не выявляет детали сложной его внутренней конфигурации. Для многих переменных в факторном пространстве скопления точек частично или полностью перекрываются, образуют скопления внутри скоплений, что свидетельствует о том, что в комплексе переменных существуют общие факторы различного порядка, определяющие связи между отдельными переменными или их группами. Если в скопление входят переменные из комплекса "виды" и какая-либо из переменных комплекса "экологические факторы", то связь между данными переменными первого комплекса, по-видимому, можно объяснить прямым

или косвенным воздействием данного фактора среды. Подобные структуры связей представляют наибольший интерес, так как проливают свет на экологические требования видов к различным факторам среды. Из таких плеяд положительно сопряженных переменных можно отметить H' и \bar{s}_1 эпигенетических колембол, связанных с содержанием железа, плотность *Friesea mirabilis*, коррелированную с массой листовой подстилки, плотность *Onychium alpinum* и содержание калия и др.

Однако следует учесть, что данные плеяды - суть проекции скоплений на плоскость, проходящую через две главные оси общих факторов, объясняющих всего только 60% дисперсии. Это не исключает весьма значительные искажения расстояний между скоплениями точек, ибо остается весьма большая доля - 40% дисперсии, которая не получила отражения на рисунке.

Можно было бы провести сопоставление графиков построенных для всех попарных сочетаний выделенных главных компонент. Но такой путь оказался бы гораздо неудобнее, чем использование описанной в гл. 4.2 процедуры кластерного анализа VARCLUS, которая позволяет выделить группы - кластеры не только положительно, но и отрицательно сопряженных переменных.

При применении этой процедуры доля объясняемой дисперсии в среднем оказалась равной 75% ($S_{\bar{\lambda}_q} = 47.223 \pm 0.115$), что на 10% ниже, чем суммарная доля дисперсии четырех первых главных компонент. Но при этом в структуре переменных было выделено 11 кластеров, содержащих от 2 до 9 переменных, а три переменные *Spinthuriidae* spp. juv., H' для колембол в целом, *Willenia aporthalma* остались не включенными в кластеры (приложение II). На рисунках 45-47 показаны диагональные фрагменты матрицы частот после выделения вторичных кластеров. Заметим, что $f(\min)$ в данном случае равно 13.

кластеры	Эузадафические кол. \bar{S}_4 эузадаф. коллембол <i>P. minima</i> <i>Entomobrya</i> spp.	<i>Pseudoscorpiones</i> spp. Масса листов. помет. <i>S. quadriculata</i>	Встречаемость мхов Активн. разлож. клетчатки Содержание меди <i>F. quadriculata</i>	<i>Arrhopalites</i> spp. <i>W. aspinata</i> \bar{S}_4 всех видов коллембол Встречаемость микромикстог.	Н° для коллембол в целом <i>S. parvulus</i> <i>Isotoma</i> spp. juv.
10	Эузадафические кол. 30 47 47 \bar{S}_4 эузадаф. коллембол 27 47 <i>P. minima</i> 27 <i>Entomobrya</i> spp.			42 9 5 12 9 6 43 13 19 43 43 14 47 14	5 4
1	<i>Pseudoscorpiones</i> spp. Масса листов. помет. <i>S. quadriculata</i>	27 25 44 40 40 5 27 44 40 40 5 40 40 44 5			6 4 6 4 6 6
3	Встречаемость мхов Активность разлож. клетчатки Содержание меди <i>F. quadriculata</i>		27 25 45 25 25 25		2 10 2 7 14 7 6 14 6 43 40 44
6	<i>Arrhopalites</i> spp. <i>W. aspinata</i> \bar{S}_4 всех видов коллембол Встречаемость микромикстог.			27 23 45 27 24 25	3 2
11	Н° для коллембол в целом <i>S. parvulus</i> <i>Isotoma</i> spp. juv.				7 19 27

Рис. 45. Фрагмент матрицы частот совместной встречаемости переменных в первичных кластерах, выделенных с помощью процедуры VARCLUS, с вторичными кластерами на главной диагонали. Результаты применения имитационного моделирования в анализе объединенного комплекса переменных процедур SAS VARCLUS.

кластеры	Эпигейческие колемболы										Эпигейческие кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis											
	30	25	27	27	23	23	26	25	20	27	27	26	22	24	25	26	20	26	27	23	22	28	24	18	27	25	25	24	23	22	24	23	26	22	20	21	22	19	19	20	21	7	22	18	16	4	5	5	5	3	6	29	26	27	27	16	27	28	24	17	26	23	20	24	17	15	28	22	19																																																	
2	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					
	3 ₁ эпиг. кол.										Н ¹ эпиг. кол.						Эпигейские кол.						I. minor						Колемболы (вместе)						I. viridis						N. muscorum						Содержание калия						" железа						W. anophthalma						Содержание орг. вещества						P. alba						T. krausbaueri						S. myrmecophyla						Xenylla sp.						O. armatus						S. pumilis						Масса грубой фракц. подст.						F. mirabilis					

Рис. 46. Фрагмент матрицы частот. Пояснения см. к рис. 45

Классификация	Содержание элементов										Содержание микроорганизмов							
	Влажность почвы	S. niger	Содержание фосфора	H' гемизад. кол.	Содержание магния	Гемизад. кол.	Б, гем. кол.	Влажность почвы	S. niger	Содержание фосфора		H' гемизад. кол.						
3	Влажность почвы											15						
	S. niger	13										21						
	Содержание фосфора	18										12						
	H' гемизад. кол.	35	18	13								42						
	Содержание магния	23	23	22	16							14						
	Гемизад. кол.	29	29	24	24	15						46						
5	Содержание марганца	35	23	15	16	17	17	17	17	24	24	14	13	13	12	13	12	8
	" стронция	33	15	15	17	17	17	17	21	21	14	13	13	12	13	12	7	
	L. notabilis	33	29	24	24	24	24	14	14	7	6	6	6	6	6	4	2	
	Содержание свинца	25	27	26	27	27	7	7								4		
	" серы	27	29	29	28	8	8											
	" цинка	29	32	30	8	8	1									4		
	" кальция	29	29	8	8											4		
	Orchesella spp. juv.	30	8	9	1											4		
	Ptenotrix sp.	8	8	1												1		
	P. flavescens	25	24	22	22	24	26	15	13									
S. aureus	23	22	22	24	23	15	13											
S. fuscus	19	19	28	28	27	13												
H'эрг. кол.	30	29	30	25	12													
pH	29	30	25	19														
D. fusca	26	26	24															
L. lignorum	13	24																
M. minutus	24																	
O. abscondi																		
Sminthuridae spp. juv.																		

Рис. 47. Фрагмент матрицы частот. Пояснения см. к рис. 45.

При сравнении состава положительно сопряженных переменных в выделенных кластерах и в плейдах, выявленных с помощью графического анализа, обнаруживаются значительные различия. По рис. 44 можно выделить не более чем три плейды, состав которых частично соответствует кластерам 2, 4 и 5. Следовательно, если при анализе главных компонент первые две компоненты объясняют только 2/3 общей дисперсии, как в данном случае, применение графического способа выделения плейд переменных непригодно и необходимо обратиться к методам кластерного анализа.

Наиболее компактный кластер ($\bar{r}_2 = 0,900$) образуют переменные плотность *Pseudoschizites* spp., *S. quadrispina* и масса листовой подстилки. Как видно, данный кластер аналогичен общему фактору 4 объединенного комплекса переменных. Противоположная зависимость указанных видов от факторов, связанных с массой неживой подстилки, была выявлена также при регрессии на главные компоненты. Эти виды имеют различное отношение и к некоторым другим экологическим факторам (приложение I2). В литературе об их экологии очень мало данных. Для *S. quadrispina* более характерна встречаемость в почвах открытых участков (Солнцева, 1962; Мартынова, 1964), а виды *Pseudoschizites* встречаются в лесном опаде (Stach, 1955; Мартынова, 1964). Возможно, мощность подстилки оказывает отрицательное влияние на проникновение в березняк-кисличник элементов луговых экосистем, которые в других условиях, как показывает флористический анализ (Шарковские, Эрглис, 1985), представлены весьма богато.

Кластер 2 показывает отрицательную реакцию комплекса элигенческих коллембол, эузадафического вида *Isotomiella minor*, а также некоторых других видов (*I. viridis*, *N. muscorum*, частично *Willemitia anophthalma* и *Isotoma* spp., как присоединенных видов) на дефицит подвижных форм железа вблизи источника загрязнения. Отри-

цательная связь этих переменных с содержанием калия труднее объяснима, хотя в литературе (Massot, 1985) имеются указания о зависимости микроартропод, в том числе коллембол, от этого биогенного элемента.

У видов *N. muscicola* и *W. anophthalma*, помимо указанных факторов, весьма выражена отрицательная реакция на увеличение загрязнения почвы серой, кальцием и тяжелыми металлами (приложение I2), а у *Isoptoma spp. juv.* - в значительной степени и на факторы, связанные с мощностью подстилки (активность разложения, содержание меди, встречаемость мхов).

Кластер 3 фактически отражает комплекс факторов, связанных с мощностью подстилки, хотя переменная, непосредственно характеризующая массу листового опада, является только присоединенной к нему. Отрицательная связь плотности *Folsomia quadrioculata* со встречаемостью мхов фактически в неявном виде отражает положительную связь этого вида с относительной частью той территории пробной площади, которая, по крайней мере весной, покрыта сплошным неживым опадом. В свою очередь, малое значение относительной частоты *F. quadrioculata* с массой листового опада (приложение I2), по-видимому, объясняется косвенным воздействием на данный вид, приносимым загрязнением меди в условиях более тонкой подстилки, на что указывалось также при анализе главных компонент комплекса переменных "экологические факторы" (см. гл. 6.1).

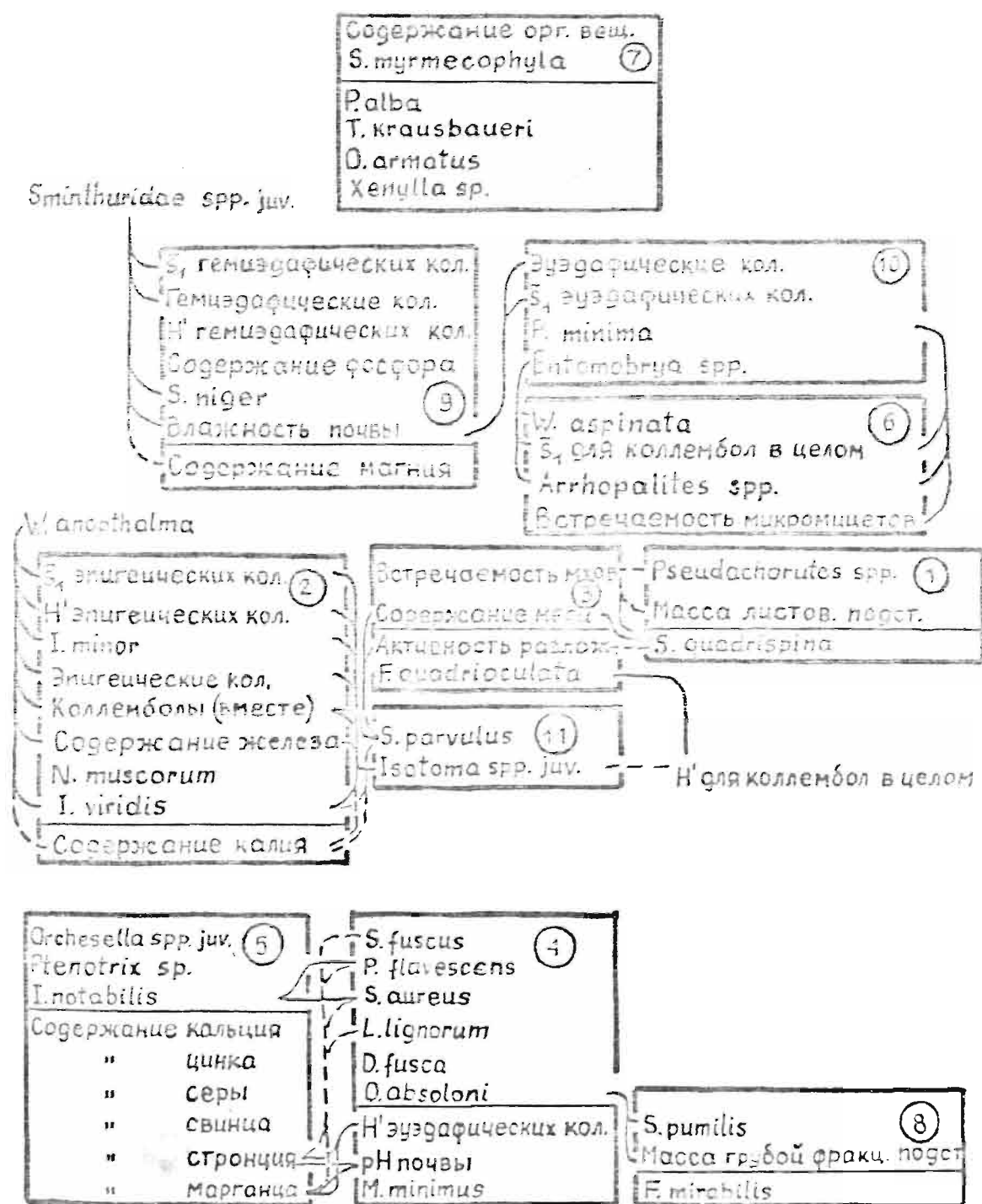
Общий фактор, связанный с мощностью подстилки, уже ранее был отмечен нами как один из ведущих в комплексе факторов среды. Выявленная при кластерном анализе обособленность структур переменных (кластеры I и 3), образующих данный фактор, указывает лишь на неоднородность внутренней структуры этого фактора и иерархичность связей: факторы более высокого порядка являются результатом интегрирования факторов более низкого порядка. На это указывают

результаты диагонализации матрицы относительных частот перекрывания вторичных кластеров (рис. 49), где кластеры 1 и 3 объединены в один кластер второго порядка с присоединением не включенной во вторичные кластеры переменной H' для коллембол в целом.

Для последней переменной - общего видового разнообразия коллембол - факторы, связанные с мощностью подстилки, играют весьма значительную роль, однако, как интегральный показатель состояния сообщества, H' зависит от одновременного влияния очень большого числа различных экологических факторов, в том числе и таких, которые связаны с воздействием загрязнения (приложение 12).

Кластеры 4 и 5 отражают непосредственную зависимость ряда видов коллембол от факторов загрязнения. При рассмотрении общего фактора 1 объединенного комплекса переменных указывалось на возможность более сложных взаимосвязей различных видов с теми или иными компонентами загрязнения. Эти особенности структуры находят отражение в структуре данных кластеров. Одна группа видов (*Orchezella* spp. juv., *Ptenothrix* sp., *Isotoma notabilis*) оказывается более зависящей от содержания в почве ряда химических элементов, приносимых загрязнением, а другая группа - от рН почвы (*S. fuscus*, *P. flavescens*, *S. aureus*, *L. lignorum*, *D. fusca*, *O. absoloni*, *M. minimus*, H' ауэдифических коллембол), хотя, как показывает весьма тесная связь между кластерами, через систему присоединенных переменных (рис. 48) выделение таких групп весьма условно - среди них имеются виды, одновременно зависящие как от содержания металлов, так и от кислотности почвы (приложение 12). Таким образом, кластеры 4 и 5 фактически отражают иерархичность структуры общего фактора, связанного с воздействием загрязнения.

Для большинства указанных видов при анализе регрессии на главные компоненты была выявлена сильная зависимость от общего фактора 1, характеризующего воздействие загрязнения на химический



— 1 — — — — 2

Рис. 48. Графическое представление структуры вторичных кластеров, выделенных по матрице частот, которая получена при использовании имитационного моделирования в анализе объединенного комплекса переменных с помощью процедуры SAS VARCLUS. 1 - положительные связи; 2 - отрицательные связи.

	кл. 2	кл. 11	<i>W. anophthalma</i>	кл. 3	кл. 1	Н' для кол. в целом	кл. 5	кл. 4	кл. 8	кл. 9	<i>Sminthuridae spp. juv.</i>	кл. 7	кл. 6	кл. 10
кл. 2		0.124	0.593	0.005		0.026	0.013	0.005		0.004		0.027	0.006	0.001
кл. 11			0.233	0.308	0.078	0.333				0.040		0.002		
<i>W. anophthalma</i>							0.489	0.107					0.008	
кл. 3					0.358	0.235				0.043				
кл. 1						0.205			0.057			0.031		
Н' для кол. в целом									0.019	0.261	0.033		0.042	0.075
кл. 5								0.173	0.002	0.006	0.011	0.001	0.005	0.031
кл. 4									0.167			0.030	0.002	0.007
кл. 8												0.013	0.022	0.028
кл. 9											0.500	0.015	0.035	0.068
<i>Sminthuridae spp. juv.</i>												0.105	0.025	0.250
кл. 7														0.024
кл. 6														0.342
кл. 10														

Рис. 49. Матрица относительных частот перекрытия вторичных кластеров и не включенных в кластер переменных после выделения групп наиболее тесно связанных кластеров третьего порядка.

состав почвы и встречаемость микромицетов, но, как видно (приложение I2), небольшую положительную связь со встречаемостью микромицетов имеют лишь виды первой группы. Для них, очевидно, увеличение концентрации в почве кальция и тяжелых металлов одновременно является косвенным фактором, отрицательно влияющим на обилие и качество объектов питания. По литературным данным (Sharma, Kevan, 1963; Bernardi, Parisi, 1968; Kilbertus, Vannier, 1979; Надточий, 1985), эти виды являются активными потребителями микромицетов.

Как показывают многие исследования, кислотность является важным фактором для многих коллембол (Ashraf, 1973; Hutson, 1978; Nagvar, Abrahamson, 1980). Реакция среды может затрагивать процесс размножения и выживаемость личинок (Huang, Winter, 1986). Для *P. flavescens*, одного из видов, у которого наблюдается отрицательная реакция на кислотность почвы, выявлено расстройство баланса адсорбции воды в организме при высоких значениях pH (Eisenbeis, Jaeger, 1985). Оптимальная реакция среды для этого вида - pH 5-6. Сходные пределы оптимального pH выявлены для *I. notabilis* (Hutson, 1976). Очевидно, изменения pH вследствие загрязнения можно считать одним из главных лимитирующих факторов для упомянутых видов.

Обычно же исследователи объясняют повышенную численность коллембол в кислых почвах и снижение их численности в почвах, подверженных кальцийсодержащему загрязнению, не избирательностью видов к pH, а снижением участия микромицетов в микробоценозе (Kühmelt, 1963; Dunger et al., 1972). Как показывает более подробный анализ структуры зависимости переменных (приложение I2), для таких видов, как *P. flavescens* и *S. aureus* не исключено одновременное воздействие и тех, и других факторов, хотя влияние pH и содержания кальция, очевидно, играет главную роль.

Относительно слабую связь кислотности почвы и содержания кальция можно объяснить ее нелинейностью. В условиях сильного загрязнения происходит перенасыщение почвенного адсорбционного комплекса основаниями и дальнейшее увеличение кальцийсодержащего загрязнения уже слабо влияет на увеличение обменной кислотности. Таким образом, буферные свойства почвы оказываются исчерпанными. На это указывает также нахождение в почвах повышенных концентраций ацетатнорастворимых соединений загрязнителей. Как известно, на богатых тяжелых суглинках с близкой к нейтральной реакции почвы, какими являются рассматриваемые нами почвы, практически все определенные нами элементы (S, Pb, Cu, Mn, P, Sr) являются слабо подвижными (Рэуце, Кырстя, 1986). Подщелачивание почв в результате загрязнения еще более способствует иммобилизации рассматриваемых элементов.

Тем не менее, как показывают исследования (Берзиня, 1985; Карелина, 1985), некоторые количества этих металлов все же усваиваются растениями и высшими грибами. По крайней мере, на суглинистых почвах в районе загрязнения не наблюдались также признаки хлорозов, свидетельствующих о явном дисбалансе микроэлементов в питании произрастающих здесь растений. Эти факты являются прямым указанием на наличие в загрязненных почвах, хотя и временно, значительных количеств биологически доступных соединений тяжелых металлов (Pb, Cu, Zn). Учитывая большую способность связывания этих металлов почвами тяжелого механического состава, существует риск в увеличении их концентраций до токсичной, что нарушает равновесие физических, химических и биологических процессов в почве (Рэуце, Кырстя, 1986). В данном случае это означало бы переплетение вышеуказанного вредного эффекта с эффектами подщелачивания, наблюдаемого при сильном загрязнении. Однако имеющиеся в загрязненной почве концентрации ацетатнорастворимых форм тяжелых метал-

лов (Pb - до 25 мг/кг, Zn - до 50 мг/кг, Cu - до 11 мг/кг), хотя и повышены вплоть до двух раз по сравнению с контролем, но еще не достигают таких концентраций, какие наблюдаются вблизи комбинатов цветной металлургии (Strojanc, 1978; Tyler, 1984), где остро проявляется их отрицательное воздействие на почвенно-микробиологические процессы.

В подобных условиях наблюдается сильная депрессия эпигенетических форм коллембол, в то время как группировка эуэдафических видов практически не затрагивается. Лабораторные исследования показали, что вредное воздействие тяжелых металлов на процессы размножения коллембол, в том числе на продукцию яиц, наблюдается только при превышении концентрации этих металлов 90 мг/кг в пище. В то же время установлено, что коллемболы обладают особым механизмом детоксикации организма - это линька (Tyler, 1984). Так как в данных условиях концентрация тяжелых металлов не достигает столь высокого значения, очевидно, главным фактором, определяющим изменения численности коллембол, является подщелачивание почвы.

Тем не менее, не исключено косвенное влияние тяжелых металлов на численность коллембол через воздействие на них пищевых объектов - микроорганизмов. В литературе почти не встречаются данные об особенностях влияния на почвенно-микробиологические процессы слегка повышенных концентраций тяжелых металлов. Но отдельные опыты (Клевенская, 1985), проведенные с такими концентрациями (Cu, Cd, Zn), дают крайне интересные результаты, указывающие на стимуляцию микробиологических процессов, биохимическая сущность которой связана с активацией этими металлами распространенных ферментов, для которых они служат кофакторами. Так, свинец является активатором фосфоглюкомутазы, кадмий - карбоксилазы, цинк - карбоксилазы, энлазы и щелочной фосфатазы. Повышение био-

логической активности обычно сопровождается увеличением численности микроорганизмов. Возможно поэтому у микромицетов было установлено явно нелинейное изменение встречаемости на градиенте загрязнения - максимальные значения наблюдаются при умеренном и слабом загрязнении (приложение I). Кроме загрязнения, ни один из исследованных нами экологических факторов не имеет сколько-либо тесной связи с этой переменной (приложение I2). Д.Я.Вулфа (1985) считает, что причиной снижения численности микромицетов в загрязненной почве является сильная конкуренция со стороны сапрофитных микробов за питательные вещества, а повышение рН почвы до 7 не может явиться причиной угнетения развития микромицетов.

Некоторые авторы (Наплекова, Булавко, 1985) нашли, что наряду с действием тяжелых металлов (свинца) на развитие отдельных видов микромицетов они подавляются еще и выделениями антагонистических веществ других микромицетов рода *Trichoderma*, устойчивых к загрязнению. Доминирование видов этого рода отмечается также на сильно загрязненных почвах (Вулфа, 1985). К сожалению, отсутствие данных о видовом составе микробсообщества на пробных площадях не позволяет проследить более детально сложную перестройку их комплекса, вследствие которой происходит увеличение их общей встречаемости при слабом и умеренном загрязнении.

Структура кластера 6 объясняется положительной зависимостью ряда видов (*Willemia aspinata*, *Arrhopalites* spp.) и среднего числа видов коллембол на единицу площади от встречаемости микромицетов. О проблеме, связанной с объяснением зависимости упомянутых видов от загрязнения, уже упоминалось (см. 6.2). Кластерный анализ позволил лишь уточнить причины подобной зависимости. К сожалению, о питании данных видов в литературе никаких указаний нет.

Кластер 7 показывает зависимость некоторых эуэдафических

(*T.krausbaueri*, *O.annatus*) и гемизадафических видов (*P.alba*, *Xenylla* sp., *S. muscosophyla*) от содержания в почве органического вещества, причем только *S.muscosophyla* имеет положительную связь с этой переменной.

Гемизадафический вид *P.alba* и эузадафические *T.krausbaueri* и *O.annatus* характерны для средних или заключительных этапов сукцессии разложения растительных остатков (Чернова, 1977). Эти типично почвенные виды являются микрофагами и детритофагами, потребляющими главным образом гифы микромицетов, бактерии и разложившийся детрит (Стриганова, 1980; Butcher, Snider, 1971; Rusek, 1975; MacMillan, 1976). *P.alba* не употребляет в пищу грибы (Fagahat, 1966). Экологическая специфичность вышеуказанных видов скорее всего говорит в пользу положительной их связи с содержанием органического вещества в почве. Но, если обратиться к анализу зависимости содержания органического вещества от других экологических факторов (приложение 12), то видно, что оно, хотя и слабо, но положительно связано с содержанием в почве легкорастворимых форм железа, а также с массой листовой подстилки. Если положительная связь с последним из упомянутых экологических факторов вполне понятна, то связь с первой из них интерпретировать гораздо труднее. Содержание растворимых форм металлов, как уже указывалось, отрицательно связано с воздействием загрязнения. Следовательно, уменьшение содержания органического вещества также в какой-то мере оказывается связанным с воздействием загрязнения. Действительно, наименьшие значения содержания органического вещества наблюдаются как раз вблизи источника загрязнения (приложение 1). Это подтверждает предположения, высказанные в результате микробиологических исследований (Вулфа, 1985) об ускоренных темпах минерализации органического вещества в почвах, сильно загрязненных кальцийсодержащими выбросами под влиянием увеличения

активности бактерий, завершающих процесс минерализации органических остатков. В свете только что высказанных соображений отрицательную связь плотности рассматриваемых видов коллембол с содержанием органического вещества, очевидно, следует расценивать как их положительную реакцию на увеличение активности бактериальной микрофлоры в почве, а сами эти виды - как индикаторы процессов минерализации органического вещества в почве.

Кластер 7 характеризуется наибольшей обособленностью от других кластеров; для него не отмечено ни одной присоединенной переменной. Это указывает на определенную обособленность элементов и процессов экосистемы, лежащих в основе его образования. Тем не менее, включенные в данный кластер виды имеют слабые связи также с некоторыми другими переменными, не включенными в кластер (приложение 12), в особенности с содержанием растворимых форм железа. *O. armatus* в значительной степени связан также с рН почвы. Таким образом, можно заключить, что рассматриваемый кластер отражает косвенное воздействие загрязнения на эти виды коллембол через интенсификацию микробиологических процессов минерализации органического вещества и соответствующее уменьшение содержания этого вещества в почве.

Кластер 8 объединяет плотность коллембол *Sphaeridia pumilis* и *Friesea mirabilis* с массой грубой фракции подстилки, частично присоединяя также *O. abroloni*. Экологически интерпретировать данную связь невозможно. Анализ структуры взаимосвязей выявил у *S. pumilis* слабую отрицательную зависимость от рН почвы, а у *F. mirabilis* - положительную зависимость от мощности листовой подстилки и содержания органического вещества. Таким образом, по крайней мере у вида *S. pumilis* можно говорить о слабой отрицательной зависимости от загрязнения, что было выявлено также при градиентном анализе.

Кластер 9 отражает положительную связь плотности группировки гемизафических коллембол и некоторых синтурид (*Sminthuridae* spp. juv., *Sminthurinus niger*) от влажности почвы и содержания в ней магния и фосфора. С этой точки зрения, данный кластер аналогичен общему фактору 2 объединенного комплекса переменных. Положительная зависимость структуры группировки и плотности коллембол от влажности почвы можно объяснить относительно сухим летом 1976 г., когда влажность становилась лимитирующим фактором в сезонном аспекте для многих видов коллембол, в том числе доминирующего гемизафического вида *I. notabilis* (см. 5.1.2).

Фосфор является одним из важнейших биогенов, доступность которого лимитируются энергетические возможности популяций животных в экосистемах (Покаржевский, 1985). Несмотря на то, что фосфора достаточно много в почве, лишь 1% его общего количества находится в доступной для живых организмов форме, примерно такое же количество - в живых компонентах экосистем (Хеймен, 1979). Основную массу необходимого фосфора почвенные сапрофаги получают при употреблении в пищу почвенных микроорганизмов (Покаржевский, 1985). Атмосферные выбросы цементного завода содержат незначительные количества фосфатов (Бериня и др., 1985), поэтому распределение содержания этого элемента в целом зависит от природных факторов почвообразования. Это распределение характеризуется одним максимумом на пробных площадях с умеренным и слабым загрязнением (приложение I). Снижение содержания фосфора при сильном загрязнении можно частично объяснить влиянием подделачивания почвенной среды, вызывающим переход фосфата кальция в труднорастворимые преципитаты (Mežals, 1980). По-видимому, этим и объясняется наблюдаемый дефицит фосфора для многих видов коллембол.

Магний является одним из тех компонентов загрязнения, для

растворимых форм которого установлено повышение концентрации на расстоянии 2-5 км от источника загрязнения. Отрицательной связи концентрации магния с другими переменными кластера 9 пока трудно дать экологически обоснованную интерпретацию.

Кластеры 10 и 11 характеризуются, во-первых, относительно большой рыхлостью структуры и, во-вторых, отсутствием переменных, характеризующих экологические факторы. Часть переменных кластера 10 (эуэдафические коллемболы, \bar{s}_1 эуэдафических коллембол) положительно присоединены переменной влажность почвы кластера 9. Упомянутый экологический фактор, как видно, лимитирует общую численность и структуру эуэдафической группировки видов, что было выявлено также при рассмотрении сезонной динамики этих коллембол (см. 5.1.2). Другая часть переменных (*Proisotoma minima*, *Entomobrya* spp.) присоединяются к различным переменным кластера 6, таким образом указывая на значительную зависимость этих видов от встречаемости микромицетов. Однако, как показывает более подробный анализ структуры связей переменных (приложение 12), плотность коллембол *P. minima* и *Entomobrya* spp. в значительной степени положительно связана с влажностью почвы и имеет слабую отрицательную зависимость от загрязнения.

Проведем обобщение результатов анализа. Метод главных компонент позволял выявить главные факторы, определяющие гетерогенность связей в комплексе исследованных переменных. Максимум дисперсии, т.е. наибольшие сдвиги рассмотренных элементов экосистемы вызывает воздействие главного, убывающего с расстоянием, потока загрязнителей, в составе которого находятся такие элементы как кальций, сера, стронций, свинец, цинк. Данный поток загрязнителей, как показал кластерный анализ, прямо или косвенно затрагивает многие важные для сообщества коллембол экологические факторы. Неодинаковые требования к условиям среды у разных видов коллембол

обуславливает разнообразие их реакции на загрязнение почвы. Но главной тенденцией в этих изменениях следует считать противоположность реакции на загрязнение группировок эуэдафических и эпигейческих коллембол - двух отчетливо выделяющихся морфоэкологических групп среди этих беспозвоночных. Для первых в целом намечается положительная, а для вторых - отрицательная реакция на загрязнение.

Вторым по значимости общим фактором является воздействие вызванного загрязнением дефицита фосфора на структуру группировки гемиедафических коллембол при повышении влажности почвы; третьим - влияние массы подстилки на некоторые виды коллембол.

Упомянутые общие факторы аналогичны по своей структуре переменным некоторым кластерам, выделенным с помощью процедуры VARCLUS, а также кластерам второго порядка, полученным при диагонализации матрицы относительных частот перекрывания вторичных кластеров. Это говорит в пользу их объективного существования, хотя окончательная проверка может быть сделана только в случае дальнейшего увеличения числа анализируемых переменных.

Хотя метод главных компонент позволяет выделить главные факторы, определяющие сдвиги в структуре изучаемых элементов экосистемы, он не дает представления о всем многообразии взаимосвязей между этими элементами. Причины этого многообразия следующие: 1) гетерогенность химического состава загрязнителей и особенности воздействия различных его компонентов на те или иные элементы экосистемы, сущность которого заключается во взаимодействии процессов подщелачивания почвы со специфическими эффектами действия слегка повышенных концентраций тяжелых металлов; 2) природная неравномерность комплекса экологических факторов на пробных площадях; 3) взаимодействие факторов загрязнения с неравномерностью природных экологических факторов при их общем воздействии на

структуру сообщества коллембол.

Слабая степень соответствия структуры общих факторов, выделенных по частным комплексам переменных, "экологические факторы" и "виды", частичный "распад" факториальной структуры переменных частных комплексов при их объединении, с одной стороны, указывает на неполное соответствие математической модели метода главных компонент структуре сложных взаимосвязей изучаемых переменных, а с другой стороны, свидетельствует о том, что список изученных экологических факторов среды, предположительно важных для коллембол, является далеко не полным.

Наиболее приемлемы для подробного исследования взаимосвязей между переменными является кластерный анализ, основанный на процедуре SAS VARCLUS. Данный метод позволил выявить значение отдельных экологических факторов в распределении плотности коллембол и изменении зооценотической структуры отдельных группировок. При этом установлено, что зависимость различных видов и синэкологических характеристик от загрязнения проявляется косвенно, через изменения тех или иных факторов среды: 1) pH почвы (*P.flavescens*, *S.aureus*, *I.notabilis*, *S.fuscus*, *L.lignorum*, *H.minimus*, *O.abzoloni*, *H'* эузадафических коллембол); 2) структуру пищевых объектов - микромитотозов и бактерий (*W.aspinata*, *Arthopalites* spp., *P.minima*, *Eritomobrya* spp., *P.alba*, *T.krausbaueri*, *O.armatus*); 3) содержание растворимых форм железа и кальция (структура группировки эпигенетических коллембол, *I.minor*, *H.muscorum*, *I.viridis*, *Iso toma* spp. juv.); 4) содержание фосфора (структура группировки гемизадафических коллембол и плотность некоторых синтурид); 5) содержание меди (*P.quadrioculata*, *Pseudachorutes* spp., *S.quadrispina*).

Виды *P.alba*, *T.krausbaueri* и *O.armatus* следует рассматривать как индикаторы интенсивности протекания процессов минерали-

зации органического вещества в почве под воздействием загрязнения.

Большинство видов и зооценотических характеристик коллембол зависят одновременно от нескольких факторов среды, среди которых факторы, связанные с загрязнением, имеют первостепенное значение для подавляющего большинства этих переменных, однако для некоторых определяющее значение приобретают природные экологические факторы. Ведущими из таких факторов являются: 1) мощность листового подстилки (*T. quadrioculata*, *Pseudachorutes* spp., *S. quadrispina*); 2) влажность почвы (структура группировки гемизафических коллембол, плотность *Sminthuridae* spp. juv. и *S. niger*).

Общее видовое разнообразие коллембол H' , как интегральный показатель состояния сообщества, зависит одновременно от большого числа экологических факторов, в том числе и от таких, которые связаны с воздействием загрязнения.

Глава 7. СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД В БИОИНДИКАЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ И ПРОБЛЕМА БИОИНДИКАЦИИ НА ЭКОСИСТЕМНОМ УРОВНЕ

Существенное различие между одномерным и многомерным подходами при биоиндикационных исследованиях состоит в том, что методы, используемые в первом случае, ориентированы только на изучение состояния объектов биоиндикации, а во втором случае - на выяснение причин изменения состояния этих объектов. Одномерный подход имеет мощный арсенал методов, раскрывающих различные аспекты изменения объектов биоиндикации (популяций, группировок, сообществ), но, как бы подробный анализ при этом не проводился, мы ни на шаг не продвигаемся вперед в понимании причин этих изменений. Более того, без учета комплекса природных экологических факторов интерпретация некоторых изменений может оказаться даже ошибочной, как это оказалось при изучении общего видового разнообразия коллембол H' .

Качество выводов, получаемых при использовании многомерных методов, в значительной мере зависит от возможности включения в анализ переменных, представляющих интегральные синэкологические показатели (H' , \bar{s}_1 и др.). Дело в том, что для предотвращения появления ложных корреляций при многомерном анализе не используются данные о редких видах (большинство значений плотности для которых равно нулю). Информация о таких видах, их совместной значимости в структуре сообщества при многомерном анализе учитывается в неявном виде - через использование в ней показателей эоценотической структуры, которые вычисляются при одномерном подходе. С этой точки зрения, методы одномерного подхода можно рассматривать как предварительный этап для подготовки входной информации для многомерного анализа.

Одномерный анализ дает также предварительную информацию о характере изменения объектов биоиндикации (градиентный анализ). Так как основные методы многомерного анализа данных являются линейными, а экологические зависимости часто оказываются нелинейными, то лишь подробный предварительный одномерный анализ частных зависимостей между переменными позволяет при использовании многомерных методов раскрыть также нелинейные эффекты, как это было показано при анализе совместной зависимости некоторых видов коллембол и встречаемости микромицетов от загрязнения почвы.

Таким образом, методы одномерного и многомерного подходов в биоиндикационных исследованиях необходимо рассматривать как взаимодополняющиеся аспекты комплексного системного подхода.

При многомерном подходе процесс анализа данных делится на несколько этапов:

1. Анализ комплекса переменных - экологических факторов, внешних по отношению к совокупности объектов биоиндикации, и выделение общих факторов для данного комплекса переменных.

2. Проверка устойчивости структуры общих факторов и оценка их объективного существования как интегральных экологических характеристик.

3. Изучение зависимости отдельных переменных - признаков биоиндикации - от различных компонентов загрязнения и факторов среды.

4. Анализ общей структуры связей между переменными.

На первом этапе анализа особое внимание уделяется выделению общего фактора, представляющего интегральную характеристику степени загрязнения. Как показал наш опыт, в случае многокомпонентных загрязнений можно выделить фактор, характеризующий главный поток загрязнителей - совокупность тесно коррелированных переменных - концентраций химических элементов. Но могут быть выделе-

ны также общие факторы, обусловленные другими компонентами загрязнения, не коррелирующими с главным потоком, или же имеющими специфическое взаимодействие с комплексом природных экологических факторов.

Сложной проблемой является экологическая интерпретация и оценка устойчивости общих факторов, выяснение того, отражают ли полученные при анализе главные оси реально существующие в природе интегральные факторы, или же это просто взаимно ортогональные оси максимальной размерности пространства признаков. В качестве критериев при этом выдвигают проведение повторных анализов при несколько измененной структуре данных (ввода или исключения переменных, в том числе маркировочных, варьирование числа измерений и пр.), а также сравнение результатов, полученных на разных выборках (Иберла, 1980).

Мы считаем, что структура многомерных связей между переменными, значения которых усреднены за более длительный промежуток времени (в нашем случае - сезон года) для конкретной совокупности пространственно разграниченных однотипных (имеющих одинаковый или мало различающийся набор элементов) экосистем является уникальной. Экосистема в данном случае рассматривается как элементарная единица ландшафта (Федоров, Гильманов, 1980).

Поясним эту концепцию. Допустим, что мы имеем возможность измерить m параметров для совокупности r однотипных экосистем. Далее допустим, что комплекс k факторов, внешних по отношению ко всем r экосистемам, остается неизменным. Очевидно, тогда r рассматриваемые экосистемы будут иметь в среднем равные значения соответственно по всем m параметрам, и матрица корреляций, вычисляемая между всеми параметрами, размерность $(m+k) \times (m+k)$ будет близка к нулевой матрице.

В природных условиях комплекс внешних факторов для r про-

извольно выбранных условно однотипных экосистем будет различным. Различные прямые и косвенные воздействия внешних по отношению к системе k факторов приводят к различному сдвигу средних значений y_m измеряемых для экосистем параметров. В подобном случае корреляционная матрица, вычисляемая между всеми параметрами, перестает быть нулевой и отражает связь между внешними и внутренними, а также между внутренними параметрами экосистем данного типа.

Спектр распределения силы влияния внешних факторов в пределах конечной совокупности r экосистем, конечно, будет варьировать от совокупности к совокупности. Соответственно будет варьировать также структура вышеупомянутой корреляционной матрицы и структура общих факторов, выделенных по таким матрицам. Исходя из вышесказанных рассуждений, применение для оценки устойчивости общих факторов критериев, предусматривающих изменение набора совокупности экосистем, а также критериев, предусматривающих сравнение результатов, полученных для различных совокупностей таких экосистем, является неприемлемым. Единственным приемлемым критерием в этом случае можно считать проверку стабильности структуры фактора при увеличении числа переменных для одного и того же набора экосистем.

Следует заметить, что в понятие "стабильность фактора" мы не включаем обязательное требование полного совпадения значений факторных нагрузок для одних и тех же переменных, а только ассоциативно выявляем близость структур факторов, по крайней мере в отношении ведущих переменных (нагрузки для которых $a_{ij} \geq 0,60$ только на данный фактор).

Для изучения стабильности общих факторов можно воспользоваться не только методами факторного анализа, но и методом канонических корреляций, кластерным анализом, хотя центральное место

при этом все же занимает метод главных компонент: анализ частных комплексов переменных с последовательным их объединением. Для улучшения интерпретируемости факторов, выделяемых этим методом, иногда рекомендуют (Иберла, 1980; Лиена, 1980) применение процедуры вращения варимакс. Применение этой процедуры для наших данных, однако, не приводило к значительному улучшению структуры общих факторов, поэтому мы ее не воспользовались. При использовании имитационного моделирования в достаточной мере достигается, на наш взгляд, очень важное для интерпретации, равновесие между "точностью" и "размазанностью" общего фактора.

В зависимости от выводов в отношении стабильности общих факторов, полученных на 2-м этапе, на 3-м этапе - анализа зависимости отдельных признаков объектов биоиндикации от комплекса факторов среды, можно использовать либо регрессию на главные компоненты, либо множественный регрессионный анализ по частным экологическим факторам, в том числе с использованием нелинейных моделей, а также регрессию по смешанному комплексу регрессоров (общих факторов и частных переменных). Хорошие результаты дает также разработанная нами методика определения относительной частоты совместной встречаемости переменных комплекса "виды" и переменных комплекса "экологические факторы" (см. 6.3).

Методы, используемые на третьем этапе, позволяют выделить отдельные виды-биоиндикаторы, а также оценить биоиндикационное значение тех или иных признаков элементов экосистемы в конкретных условиях среды.

Четвертый этап - подробный анализ структуры взаимосвязей в комплексе изучаемых переменных и формирование окончательных заключений об экологических причинах, лежащих в основе наблюдаемых связей между переменными. При этом учитываются результаты предыдущих этапов исследований, в том числе полученные методами одно-

мерного подхода.

Может возникнуть вопрос о целесообразности применения стольких различных методов многомерного анализа на одном и том же материале данных. Как показали наши исследования, при использовании того или иного метода выводы в отношении отдельных связей между переменными все же в деталях (но не в основном) могут изменяться. Каждая конкретная процедура многомерного анализа, как инструмент изучения объективно существующих экологических связей, ограничена рамками соответствующей математической модели, в которую, как в прокрустово ложе, мы пытаемся вписать объективную реальность, тем самым, в большей или меньшей степени искажая ее. Как справедливо отмечают многие авторы (Иберла, 1980; Лиена, 1980; Методы анализа данных, 1985), нельзя также считать окончательно решенной проблему выделения первичных скоплений точек в многомерном пространстве.

Применение различных методов многомерного анализа и их модификаций к одной и той же совокупности данных позволяет взглянуть на структуру связей между переменными как бы через разные призмы. Если в структуре данных действительно существует какие-либо устойчивые связи, то они должны проявиться при обработке данных любыми (конечно, соответствующими определенному классу моделей) методами.

Отдельной проблемой является экологическая неоднородность пробных площадей, представляющих совокупность пространственно разграниченных экосистем. Чем больше неоднородность площадей, тем отчетливее должен быть градиент загрязнения и сила его воздействия на экосистему, чтобы при многомерном анализе можно было выявить это воздействие. Если один из общих факторов характеризует интенсивность загрязнения, а остальные - неравномерность комплекса природных экологических факторов, то, исходя из требований

максимальной однородности фона, можно поставить цель выделения из некоторой предварительной совокупности пробных площадей такой их подсовокупности, включенные в которую площади имели бы равнодистантное распределение факторных значений (весов) по оси, характеризующей воздействие загрязнения и, в то же время, минимальные факторные значения по остальным осям варьирования переменных. С этой целью нами был разработан метод последовательного анализа с соответствующим программным обеспечением (Мелецис, 1984 б).

Допустим, что с помощью подобного метода можно было бы выделить серию таких пробных площадей, которые являются качественно и количественно полностью однородными по комплексу природных экологических факторов и различаются только по степени загрязнения - идеальный случай. Это позволило бы рассматривать серию данных площадей просто как ряд состояний одной и той же экосистемы под влиянием различной интенсивности загрязнения. Если поток загрязнителей является химически гомогенным, то мы имели бы ранее упомянутую модель Штокера (см. гл. I), которая дает возможность точной оценки сдвигов пространства состояний экосистемы под влиянием антропогенного фактора.

Рассматриваемые в настоящей работе характеристики сообщества почвенных коллембол и совокупность предположительно значимых для них экологических факторов среды, в том числе загрязнения, представляют собой лишь небольшую часть того множества переменных, которые характеризуют состояние экосистем березняка-кисличника. Из-за трудоемкости их исследования и значительной зависимости от колебаний природных экологических факторов коллемболы являются мало пригодными как экспресс-индикаторы состояния окружающей среды (Мелецис, 1985). Тем не менее, наши исследования показали, что структура комплекса этих беспозвоночных хорошо отражает изменения многих экологических факторов среды и указывает также на опреде-

ленные аспекты функционирования экосистемы. В этой связи полученные нами результаты являются важными не только сами по себе, но и позволяют прийти к некоторым чисто методологическим заключениям.

Синэкологические исследования структуры видовых комплексов любого систематического ранга могут дать информацию об определенных изменениях структурно-функционального состояния экосистемы или отдельных ее компонентов. Количество и качество этой информации зависит, во-первых, от разнообразия экологических связей рассматриваемой совокупности видов с другими элементами экосистемы и, во-вторых, от предварительной информации (литературных данных) об экологии этих видов. Изучение реакции каждого отдельно взятого вида организма на антропогенное воздействие, если, конечно, этот вид не имеет особого статуса (экономического, природоохранного) для человека, как правило, не представляет большого интереса. Но изучение реакции совокупности подобных организмов, наряду с изменениями экологических факторов среды, следует считать частью предмета биоиндикации на экосистемном (биогеоценотическом) уровне.

Из всех методов биоиндикации антропогенных воздействий на вопрос о структурно-функциональном состоянии природной среды наиболее полный ответ, видимо, может дать только биоиндикация на экосистемном уровне. Данному уровню в биоиндикационных исследованиях до сих пор уделялось мало внимания, и понятие биоиндикация на экосистемном уровне, с тех пор как оно укоренилось в экологии, благодаря теоретическим работам Шуберга (Schubert, 1986), все же оставалось расплывчатым.

Разные исследователи вкладывают различный смысл в это понятие. Усилия одних (Казанская, 1979; Stöcker, 1980 a; Grodzinsky, Yorks, 1981) направлены на выявление наиболее хорошего интегрального показателя (видовое разнообразие, первичная продуктивность,

скорость разложения, круговорот элементов питания и др.), способного передать информацию о состоянии экосистемы, или на поиск методов неспецифического тестирования на уровне клетки, например, тест хлорофилла (Трунов и др., 1979; Karaukhov et al., 1986).

Другие (Martiš, 1980; Trojan, 1980; Rutsche, Kalbe, 1980; Boháč, 1986) связывают это понятие со структурными изменениями ценоза.

Мы же считаем, что для биоиндикации на экосистемном уровне недостаточно вышеперечисленных характеристик. Отдельно взятый вид-биоиндикатор в лучшем случае может отразить состояние той части экосистемы, которая образует его экологическую нишу. Зооценоз или фитоценоз, в зависимости от разнообразия экологических требований составляющих его видов, может характеризовать состояние только определенных компонентов экосистемы. Интегральные характеристики чаще всего изучаются с включением лишь части элементов экосистемы, но если и охвачено подавляющее их большинство, то каждый из таких показателей может характеризовать только общее структурно-функциональное состояние экосистемы, не раскрывая внутренние причины, лежащие в основе изменения данных параметров.

Хотя сами по себе вышеперечисленные показатели имеют важное значение для изучения сдвигов тех или иных элементов или процессов экосистем под воздействием антропогенных факторов, тем не менее, они не могут рассматриваться как биоиндикаторы на экосистемном уровне.

Экосистема является сложной вероятностной открытой системой. Поэтому ее структурно-функциональные изменения следует изучать не по какому-либо единичному параметру, а по их совокупности. Чем больше параметров и чем они разнообразнее, тем глубже и точнее будет получаемая нами информация о состоянии экосистемы (Мелецис, 1988).

Биоиндикация на экосистемном уровне должна включать, по крайней мере важнейшие элементы следующих ее компонентов или подсистем: 1) геохимической и геофизической среды; 2) почвы; 3) микробоценоза; 4) фитоценоза; 5) зооценоза и важнейших функций: 1) первичное продуцирование органического вещества и фотосинтез; 2) дыхание; 3) употребление биологической продукции в различных звеньях трофической цепи; 4) деструкция отмершего органического вещества; 5) гумусообразование; 6) круговорот химических элементов; 7) поток энергии, а также характеристики важнейших, внешних по отношению к экосистеме, факторов, в том числе антропогенные воздействия.

Для разработки критериев оценки биоиндикации на экосистемном уровне обратимся к ранее выдвинутой нами концепции уникальности структуры многомерных связей между переменными для совокупности однотипных экосистем и к рассмотренной при этом модели. Как показывает опыт применения метода главных компонент и кластерного анализа, при увеличении числа переменных (объединении частных комплексов переменных) наблюдается процесс "конденсации" переменных, образование кластеров различного порядка. В многомерной структуре связей между переменными наблюдается определенная иерархичность: мелкие кластеры объединяются в более крупные и те, в свою очередь, образуют объединения переменных еще более высокого порядка. Данным скоплениям переменных соответствуют общие факторы разного порядка. Подобное явление, на наш взгляд, отражает известный в системной экологии принцип иерархичной организации экосистемы (Одум, 1975).

Мы выдвигаем гипотезу, что для конкретной совокупности условно однотипных экосистем на каждом уровне иерархии связей между их элементами и процессами существует конечная структура кластеров и конечная структура общих факторов, которая вырисовы-

вается по мере увеличения числа включенных в анализ переменных. Существует определенное число и набор переменных, при которых данная структура оказывается достаточно стабильной и интерпретация общих факторов не меняется при добавлении новых переменных. Данная структура общих факторов тогда отражает влияние совокупности внешних по отношению к системе факторов и ее многомерный анализ совместно с комплексом внешних факторов, позволяет выявить значение последних для тех или иных изменений структуры экосистемы (рис. 50).

Загрязнение также является внешним по отношению к экосистеме фактором. При условии достижения конечной структуры общих факторов, для данного набора однотипных экосистем, можно получить главную ось - общий фактор, характеризующий влияние главного потока загрязнителей на структуру экосистемы. Доля дисперсии этого фактора, очевидно, будет зависеть от числа элементов и процессов, затрагиваемых прямым или косвенным влиянием загрязнения, а также от степени неравномерности влияния других, не связанных с загрязнением, внешних факторов на элементы и процессы данного набора экосистем (если подобные влияния не удастся свести к минимуму, пользуясь методикой последовательного анализа). Но, как показал наш опыт, возможны также влияния, связанные с нелинейными эффектами и с негомогенностью потока загрязнителей.

Подробный анализ и описание всех указанных выше изменений, на наш взгляд, и должен представлять биоиндикацию на экосистемном уровне. Наряду с данным анализом в качестве некоторой интегральной меры нарушения структуры экосистемы под воздействием загрязнения мы предлагаем использовать показатель положительной силы влияния общего фактора, характеризующего воздействие загрязнения на экосистему, который можно использовать при составлении картосхем изменения структуры экосистем под воздействием загрязнения.

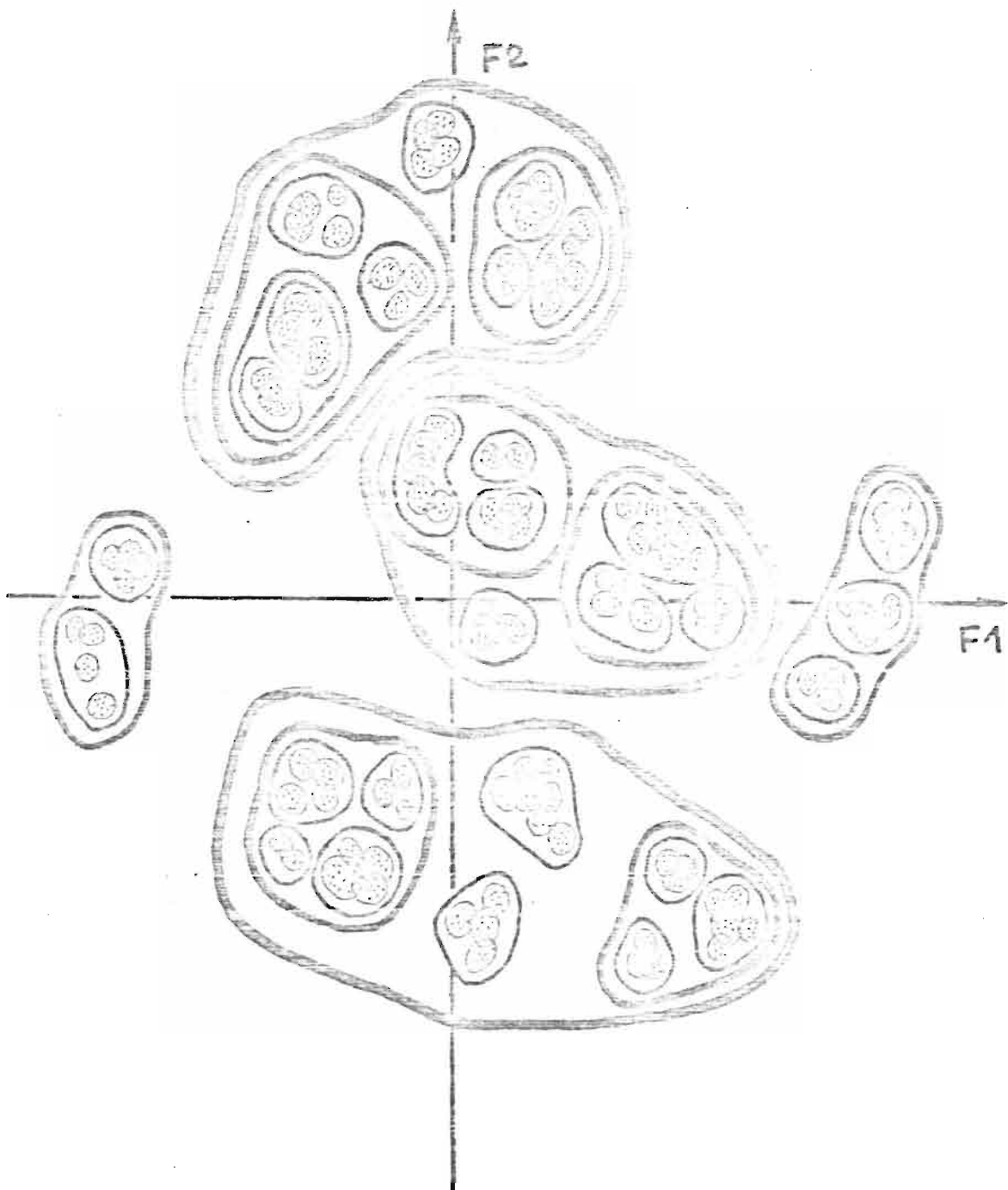


Рис. 50 . Схематическое изображение гипотетической конечной структуры кластеров для переменных, характеризующих топологическую структуру связей элементов экосистемы, в двух первых главных осях варьирования. Наименьшие скопления точек соответствуют совокупностям случайных координат переменных, полученных в результате имитационного моделирования при анализе главных компонент.

Необходимо заметить, что предлагаемая нами методика преследует сразу две цели:

1. Изучение структурно-функциональных связей между элементами и процессами в экосистемах.
2. Изучение особенностей изменения этих связей под воздействием антропогенного фактора - загрязнения.

На нынешнем этапе мы располагаем крайне скудным потенциалом системно-экологических знаний, особенно в отношении экосистем суши. Хотя возможно вычленить главные функции и компоненты экосистем, тем не менее информация о значимости тех или иных элементов и процессов для этих систем, знания об их сложной взаимосвязи друг с другом и с внешними по отношению к системе факторами, фрагментарны и недостаточны. В этом аспекте воздействие загрязнения на экосистему можно приравнивать к непреднамеренному антропогенному "эксперименту" с экосистемами, позволяющему лучше раскрыть его структурно-функциональные свойства (Федоров, Гильманов, 1980).

Главной задачей, конечно, является изучение самого воздействия загрязнения на экосистемы. Но, как следует из предъявляемых к списку параметров требований, для проведения таких исследований, это является крайне сложной и трудоемкой задачей. Вряд ли можно при этом надеяться на охват больших территорий и большого количества типов экосистем, что, однако, крайне важно с позиций разработки стратегии природоохранных мероприятий, картирования территорий, определения экологического и экономического ущерба от воздействия загрязнения.

Однако, если гипотеза конечной структуры общих факторов справедлива, то может оказаться, что из всей структуры сложных связей между изучаемыми переменными окончательно возможно выделить определенные блоки или подсистемы, изучение которых даст

достаточную информацию в отношении влияния загрязнения на экосистему в целом. Это дало бы возможность в конечном итоге уменьшить число "обязательных" параметров и, соответственно, расширить обследуемые территории.

Таким образом, изучение структурно-функциональных связей между элементами и процессами в экосистеме, т.е. реализация первой цели, давало бы возможность оптимизации достижения второй - главной цели.

Данные исследования имеют еще один важный аспект. Подробный многомерный анализ изменения структуры экосистем при антропогенных воздействиях в условиях недостаточных знаний о структурно-функциональных особенностях экосистем, позволяет выдвинуть гипотезы в отношении взаимосвязи отдельных элементов и процессов в экосистеме и, тем самым, является промежуточным этапом на пути к математическому моделированию реальных экосистемных процессов, в том числе происходящих под влиянием загрязнения, с целью прогнозирования состояния экосистем.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Выделены две группы биоиндикационных исследований антропогенного воздействия: экспресс-индикация и индикация структурно-функциональных изменений биологических систем. Одномерный подход применим только при экспресс-индикации. Для исследования биоиндикации структурно-функциональных изменений биологических систем необходим системный многомерный подход.

2. Основные принципы системного многомерного подхода к биоиндикационным исследованиям: 1) изучение свойств биологической системы - объекта биоиндикации; 2) изучение комплекса антропогенных факторов (химического состава загрязнения); 3) контроль потенциально важных, внешних по отношению к биологической системе, природных факторов среды; 4) многомерный анализ комплексов переменных и их связей.

3. Исследования воздействия выбросов цементного комбината на коллембол как биоиндикаторов состояния почвенной экосистемы показали, что одномерный подход не в состоянии вскрыть причинные механизмы изменений сообщества и может дать неправильную интерпретацию результатов. Только многомерный подход позволяет связать выявленные изменения группировок коллембол со структурно-функциональными изменениями почв и обосновать их использование для целей биоиндикации.

4. Наиболее точные результаты при минимальных затратах времени на обработку данных дает применение больших серий малых почвенно-зоологических проб.

5. Выявлены принципиальные различия в реакции на загрязнение и связанные с ним факторы морфоэкологических группировок эузафитических и эпигенетических видов, определяющих общие тенденции в изменениях структуры сообщества коллембол в условиях промышленного

загрязнения. Для первых в целом наблюдается положительная, а для вторых - отрицательная реакция на эти факторы.

6. Показано, что многие характеристики населения коллембол зависят от нескольких факторов среды, но наибольшее значение имеет опосредованное воздействие загрязнения через такие факторы как pH почвы, структура микробоценоза, содержание растворимых форм железа, калия, фосфора и меди.

7. Показано, что слабое и умеренное загрязнение кальцийсодержащей пылью стимулирует рост популяций почвенных микроицетов, что приводит к увеличению плотности некоторых коллембол (*Willemia auripalata*, *Agthorpalites* spp.) и к повышению экологической емкости местообитания для коллембол в целом. Виды *Pseudosinella alba*, *Tullbergia krausbaueri*, *Onychinus agnatus* следует рассматривать как положительные индикаторы интенсивности процессов минерализации органического вещества под влиянием загрязнения. Косвенными индикаторами загрязнения являются виды *Pogonognathellus flavescens*, *Smintthurinus viridis*, *Smintthurinus fuscus*, *Isotoma notabilis* плотность которых снижается, и *Megalothorax minimus*, плотность которого растет при увеличении загрязнения. Эти виды реагируют в основном на измененные воздействием загрязнения такие факторы, как pH почвы и содержание кальция.

8. Структура группировок коллембол березняка-кисличника четко реагирует на изменения широкого спектра почвенно-экологических факторов, что делает этих беспозвоночных ценным модельным объектом для системного многомерного подхода в биомониторинговых исследованиях.

9. Биомониторинг на уровне экосистемы должна быть многомерной, т. е. строиться на оценке всех важнейших ее компонентов и функций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алейникова М. М. Почвообитающие беспозвоночные как биологические индикаторы типов пахотных почв. -- В кн.: Биологическая диагностика почв. Тез. докл. Всесоюз. совещ. "Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв", 22 -- 24 дек. 1976 г., МГУ. М., "Наука", 1976, с. 10 -- 11.
2. Андрукович П. Ф. Применение метода главных компонент в практических исследованиях. -- Межфакультетская лаборатория статистических методов, 1973, вып. 36, с. 1 -- 123.
3. Байчева О. Изследване на влиянието на промышленного замъряване на почвата в района на МК "Кремиковци" върху почвената. -- Хелминтология, 1976, № 2, с. 3 -- 12.
4. Белоцерковская О. А., Шмелева И. В. Взаимосвязь полевого эксперимента и математического моделирования в оценке антропогенного воздействия. -- В кн.: Эксперим. и мат. моделир. в изуч. биогеоценозов лесов и болот. Всесоюз. совещ., Западная Двина 4 -- 6 авг. 1987 г., Тез. докл., М., 1987, с. 202 -- 205.
5. Берзиня А. И. Влияние выбросов пыли цементного завода на химический состав растений. - В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 39 -- 48.
6. Бериня А. Ж., Калвиня Л. К., Карелина Л. В. Выпадения выбросов предприятия строительных материалов и изменение химического состава почвы. -- В кн.: Загрязнение

- природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 15 -- 31.
7. Борисов А. И. Видовой состав и сезонная динамика численности *Collembola* в ельнике-кисличнике. -- Зоол. журн., 1967, т. 4, вып. 4, с. 501 -- 510.
 8. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969, 232 с.
 9. Вулфа Л. Я. Влияние эмиссии кальцийсодержащей пыли на почвенную микрофлору. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 57 -- 60.
 10. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М., "Наука", 1965, 278 с.
 11. Гиляров М. С. Учет мелких членистоногих (микрофауны) и нематод. -- В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М., "Наука", 1975, с. 30 -- 43.
 12. Гиляров М. С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды. -- В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики почв. М., "Наука", 1976, с. 9 -- 18.
 13. Глазовская М. А. О классификации почв по их устойчивости к химическому загрязнению. -- В кн.: Методы и проблемы экотоксикологического моделирования и прогнозирования. Пушкино, 1979, с. 6 -- 28.
 14. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967, 358 с.
 15. Гринберг А. Р. Исследования по ногохвосткам Латвийской ССР. -- Тр. Инст. биол. АН ЛатвССР, 1958, вып. 5, с. 187 -- 218.

16. Гринбергс А. Р. О фауне ногохвосток (*Collembola*) Советского Союза. I. Каталог ногохвосток СССР. -- *Latvijas entomologs*, 1960, № 2, с. 21 -- 68.
17. Гринбергс А. Р. Коллемболы как возможные индикаторы различных экологических условий. -- *Вопросы экологии*, т. 7. Вопросы экологии наземных беспозвоночных. По материал. 4 эколог. конф., 1962, с. 44.
18. Гринбергс А. Р. Ногохвостки озер северо-восточной части Латвии. -- *Latvijas entomologs*, 1974, № 16, с. 47 -- 54.
19. Гринбергс А. Р., Мелецис В. П. Ногохвостки (*Insecta, Collembola*). -- В кн.: Природный резерват Морицсала. Флора и фауна. Рига, "Авотс", 1983, с. 47 -- 52.
20. Демиденко Е. З. Линейная и нелинейная регрессия. М., "Финансы и статистика", 1981, 302 с.
21. Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М., "Мир", 1981, 252 с.
22. Захаров А. А., Мелецис В. П., Прассе Й., Пузаченко Ю. Г. Использование статистических методов в почвенной зоологии. Гл. 3. -- В кн.: Количественные методы почвенной зоологии. М., "Наука", 1987, с. 186 -- 263.
23. Зяенко Т. Г., Чумаков Л. С., Самсонова А. С., Филипшанова Л. Н., Слизень З. М. Действие промышленных загрязнений на состояние почвенной мезофауны и микрофлоры. -- В кн.: Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии, Минск, 1983, с. 71 -- 72.

24. Зубков А. Ф. Методические указания по оценке вредности комплекса вредных организмов при помощи путевого регрессионного анализа. Л., ВИЗР, 1981, 32 с.
25. Иберла К. Факторный анализ. М., "Статистика", 1980, 398 с.
26. Казанская Н. С. Поиски биоиндикаторов состояния (загрязнения) окружающей среды на экосистемном уровне. -- В кн.: Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу. Материалы совещ. по проекту № 14 МАБ ЮНЕСКО. Л., Гидрометеиздат, 1979, с. 67 -- 72.
27. Карелина Л. В. Химический состав плодовых тел шляпочных грибов, произрастающих на различных расстояниях от источника эмиссии кальцийсодержащей пыли. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 49 -- 56.
28. Карпачевский Л. О. Биодиагностика почв и ее роль в биогеоценотических исследованиях. -- В кн.: Биологическая диагностика почв. Тез. докл. Всесоюз. совещ. "Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв", 22 -- 24 дек. 1976 г., МГУ. М., "Наука", 1976, с. 113 -- 114.
29. Клевенская И. Л. Влияние тяжелых металлов (Cd, Zn, Pb) на биологическую активность почв и процесс азотификации. -- В кн.: Микробоценозы почв при антропогенном воздействии. Новосибирск, "Наука", 1985, с. 73 -- 94.
30. Клейнен Дж. Статистические методы в имитационном моделировании, I. М., "Статистика", 1978, 221 с.
31. Ковда В. А. Биогеохимия почвенного покрова. М., "Наука", 1985, 263 с.
32. Кокрен У. Методы выборочного исследования. М., "Статистика",

- 1976, 440 с.
33. Костылев Э. Ф., Красота Л. Л., Рамкева С. В., Стрельбицкая М. В., Третьяк И. П. Влияние экологических факторов среды на токсичность загрязняющих веществ для гидробионтов. -- В кн.: Гидробиол. исследов. на Украине в II пятилетке. Тез. докл. 5 конф. Укр. фил. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 2 -- 4 апр. 1987 г. Киев, 1987, с. 209 -- 210.
34. Кривоулицкий Д. А. Методы изучения влияния хозяйственной деятельности человека на животное население почв. -- В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М., "Наука", 1975, с. 261 -- 266.
35. Лапин В. Н. К методике учета почвенной мезофауны в условиях промышленного ландшафта. -- В кн.: Всесоюзн. совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира. Ч. 2. М., 1986, с. 474 -- 475.
36. Лапина И. М., Мелецис В. П. Изучение комплекса почвенных гемазовых клещей (*Mesostigmata, Gamasina*) в загрязненных кальцийсодержащей пылью биотопах. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 110 -- 126.
37. Лейранд Н. М., Ловелиус Н. В., Нценко-Хмелевский А. Н. Влияние пылевых выбросов цементных заводов на прирост дуба. -- Бот. журн., 1978, т. 63, вып. 5, с. 721 -- 729.
38. Лица И. Я. Показатели удельного веса влияния факторов воздействия. -- В кн.: Моделирование и прогнозирование в ботанике. Учен. зап. Латв. Гос. Ун-та им. П. Стучки, т. 153. Рига, 1971, с. 36 -- 40.
39. Лица И. Я. Динамика древесных запасов. Прогнозирование и экология. Рига, "Зинатне", 1980, 171 с.

40. Магоне И. Г., Тейванс А. В. Биоиндикация продуктов эмиссии цементного завода. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 90 -- 95.
41. Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. М., "Мир", 1965, 375 с.
42. Мартынова Б. Ф. Отряд Podura (Collembola) - ногохвостки, или подуры. -- В кн.: Определитель насекомых Европейской части СССР, т. 1. М.-Л., "Наука", 1964, с. 42 -- 101.
43. Матвеевко А. А. Изменение фауны оribатид под влиянием промышленных выбросов в сосняках черничных вгвостокa Белорусского Полесья. -- В кн.: Вторая итоговая научн. конф. "Животный мир Белорусск. Полесья, охрана и рацион. использов.". Тез. докл. Гомель, 1981, с. 13.
44. Матвеевко А. А. Изменение группировки оribатид (Ascarid, Oribatei) под действием промышленного загрязнения. -- В кн.: Проблемы почвенной зоологии, 2. Ашхабад, 1984, с. 3 -- 4.
45. Мелецис В. П. Колебания плотностей почвенных коллембол (Collembola) на фоне взаимодействия некоторых экологических факторов и загрязнения цементной пылью. -- В кн.: Биологич. основы рацион. использов. животного и растительного мира. Рига, "Зинатне", 1978, с. 267 -- 269.
46. Мелецис В. П. Изменение организации видовой структуры коллембол (Collembola) при загрязнении почвы выбросами цементного завода. Реф. журн. "Охрана природы. Охотничье хозяйство, 1980а, № 12, с. 26. (Рукопись деп. в ВИНТИ, № 100/65-80 Деп.).
47. Мелецис В. П. Изменение структуры доминирования и плотности

- ногохвосток (*Collembola*) при загрязнении почвы цементной пылью. -- В кн.: Фауна и экология беспозвоночных Латвийской ССР. Рига, 1980б, с. 69 -- 85.
48. Мелецис В. П. Математическая модель зависимости количества выявляемых видов от числа проб. -- В кн.: Фаунистические, экологические и этологические исследования животных. Рига, ЛГУ им. П. Стучки, 1984а, с. 5 -- 24.
49. Мелецис В. П. Методика последовательного анализа при изучении воздействия индустриального загрязнения на почвенные беспозвоночные. -- В кн.: Проблемы почвенной зоологии, 2. Ашхабад, 1984б, с. 6 -- 8.
50. Мелецис В. П. Биоиндикационное значение коллембол (*Collembola*) при загрязнении почвы березняка-кисличника индустриальной кальцийсодержащей пылью. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 149 -- 209.
51. Мелецис В. П. Системный подход в биоиндикационных исследованиях загрязнения среды. -- В кн.: Экотоксикология и охрана природы. Тез. докл. межреспубл. семина., 16 -- 18 фев. 1988 г. Юрмала. Рига, 1988, с. 106 -- 110.
52. Мелецис В. П., Спунгис В. В., Штерибергс М. Т. Индикационное значение почвенных беспозвоночных в условиях индустриального загрязнения. -- В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Киев, 1981, с. 136 -- 137.
53. Методы анализа данных: подход, основанный на методике динамических сгущений. Коллектив авт. под руков. Э. Дидэ. М., "Финансы и статистика", 1985, 357 с.
54. Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М., "Наука", 1978, 212 с.

55. Миронов О. Г., Миловидова Н. Д., Щекитурина Т. Л. Некоторые особенности устойчивости черноморских мидий к углеводородному загрязнению. -- В кн.: Экспериментальная водная токсикология, 1985, № 10, с. 84 -- 87.
56. Мишустин В. Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия. М., "Наука", 1972, 341 с.
57. Надточий С. Э. Грибы как компонент содержимого кишечника коллембол семейств *Sminthuridae* и *Dicyrtomidae* (Collembola). -- В кн.: IX Международ. collokv. по почвенной зоологии, 16 -- 20 авг. 1985 г., Москва, тез. докл., Вильнюс, 1985, с. 388.
58. Наплекова Н. Н., Булавко Г. И. Изменение видового состава микроорганизмов дерново-подзолистой почвы и чернозема выщелоченного под действием свинца. -- В кн.: Микробоценозы почв при антропогенном воздействии. Новосибирск, "Наука", 1985, с. 47 -- 59.
59. Одум Ю. Основы экологии. М., "Мир", 1975, 739 с.
60. Пилипенко А. Ф., Смирнов Ю. Б., Шимкина М. А., Надеева Н. В. О влиянии стоков промышленных предприятий на размещение почвообитающих беспозвоночных в прибрежных экосистемах степного Приднепровья. -- В кн.: Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование. Тез. докл. 4 Обл. итог. научн. конф. Гомель, 1985, с. 124 -- 125.
61. Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970, 368 с.
62. Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. М., "Наука", 1985, 300 с.
63. Расинья А. П., Аболинь А. А., Питеранс А. В., Тауриня М. П. Влияние цементной пыли на эифитную и эпигейную флору

- спорных растений. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 61 -- 72.
64. Расиньш А., Скалдере С., Тауриня М., Айзкалис А., Эйзенмитс В. Усовершенствование методики отбора почвенных проб и определения плотности беспозвоночных животных. -- В кн.: Изучение охраняемых природных территорий Латвийской ССР. Рига, "Зинатне", 1982, с. 78 -- 81.
65. Рябинин Н. А., Ганин Г. Н., Кириенко О. А., Паньков А. Н. О некоторых особенностях устойчивости почвенной биоты к загрязнению сернистым ангидридом. -- В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Тез. докл. Всесоюз. школы, 4 -- 8 дек. 1984 г., Звенигород. Пущино, 1984, с. 161 -- 163.
66. Рэуце К., Кирстя С. Борьба с загрязнением почвы. М., Агропромиздат, 1986, 221 с.
67. Сергеев О. В., Хлебопрос Р. Г. Биотестирование многокомпонентных загрязнений. -- В кн.: Проблемы экол. мониторинга и моделир. экосистем, 8. Л., 1985, с. 132 -- 139.
68. Смуров А. В. Статистические методы в исследовании пространственного размещения организмов. -- В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М., "Наука", 1975, с. 217 -- 240.
69. Солнцева Е. Л. Видовой состав и сезонная динамика численности ногохвосток в березовом лесу Московской области. -- В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М., "Наука", 1969, с. 151 -- 152.
70. Спуньгис В. В. Галлицы-биоиндикаторы загрязнения лесных биогеоценозов соединениями кальция. -- В кн.: Загрязнение

- природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 127 -- 141.
71. Стебаев И. В., Стебаева С. К. Зональные спектры жизненных форм ногохвосток и эволюция почв. -- В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Казань, 1969, с. 154 -- 155.
72. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М., "Наука", 1980, 244 с.
73. Сукацкене И. К. Педобиологическая характеристика некоторых почв Литовской ССР (II. Распределение ногохвосток). -- Труды АН Лит. ССР, сер. В. Биол. науки, ч. I, 1973, с. 119 -- 134.
74. Танасевич А. В. Влияние промышленного загрязнения на структуру мезофауны шпных тундр. -- В кн.: IX Международ. коллокви. по почвенной зоологии, 16 -- 20 авг. 1985 г., Москва, тез. докл. Вильнюс, 1985, с. 288.
75. Темникова Н. С. Климат Латвийской ССР. Рига, Изд. АН Латв. ССР, 1958, 233 с.
76. Тереньтев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л., Изд. ЛУ, 1977, 152 с.
77. Трупов Н. М., Короленко П. Н., Дегтяров А. Ф. Неспецифическое тестирование вредных факторов среды. -- В кн.: Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияние на биосферу. Материалы совещ. по проекту № I4 МАБ ЮНЕСКО, Л., Гидрометеиздат, 1979, с. 49 -- 54.
78. Урбах В. Ю. Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). М., "Наука", 1964, 415 с.
79. Утробина Н. М. Реакция ногохвосток на внесение пестицидов под пропашные культуры. -- В кн.: Проблемы почвенной

- зоологии. М., "Наука", 1972, с. 139 -- 140.
80. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. М., МГУ, 1980, 464 с.
81. Фёрстер Э., Рёнц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М., "Финансы и статистика", 1983, 258 с.
82. Филатова Л. Д. Пространственное изменение структуры стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в зоне техногенной эмиссии. - В кн.: Проблемы почвенной зоологии, ч. 2, Ашхабад, 1984, с. 137.
83. Халидов А. Б., Замалиева С. Д. О влиянии загрязнения промышленными выбросами на почвенную мезофауну. -- В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Киев, 1981, с. 237.
84. Хеймен Д. С. Участие микроорганизмов и корней растений в круговороте фосфора. -- В кн.: Почвенная микробиология. М., "Колос", 1979, с. 90 -- 119.
85. Хотько Э. И. Влияние выбросов нефтеперерабатывающих заводов на структуру сообществ жукелиц лесных биогеоценозов. -- Реф. журн. "Изв. АН БССР, Сер. биол. науки", Минск, 1986, с. 31 (Рукопись деп. в ВИНТИ 08.04.86, № 2501-В).
86. Хотько Э. И., Ветрова С. Н., Матвеевко А. А., Чумаков Л. С. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. Минск, "Наука и техника", 1982, 264 с.
87. Хотько Э. И., Ветрова С. Н., Смирнова Т. П. Некоторые закономерности изменений в сообществах беспозвоночных сосновых лесов под влиянием загрязнений промышленными выбросами. -- В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Минск, 1978, с. 259 -- 260.
88. Чернов Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа. -- В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М., "Наука",

1975, с. 160 -- 216.

89. Чернова Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М., "Наука", 1977, 200 с.
90. Чернова Н. М. Распределение микроартропод в пахотной почве. -- В кн.: Антропогенное воздействие на фауну почв. М., Моск. гос. пединстит., 1982, с. 3 - 10.
91. Шарковские П. А., Эрглис Д. П. Таксационная характеристика и видовой состав травянисто-кустарникового яруса пробных площадей березняка-кисличника. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985, с. 32 -- 38.
92. Штернберге М. Т. Воздействие выбросов цементного завода на дождевых червей (*Lumbricidae*) березняков-кисличников. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985а, с. 96 -- 100.
93. Штернберге М. Т. Воздействие выбросов цементного завода на пауков (*Aranei*) подстилки леса. -- В кн.: Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. Рига, "Зинатне", 1985б, с. 101 -- 109.
94. Штрантович Х. Э. Почвенные Protozoa как показатели изменения среды в результате промышленного воздействия. -- В кн.: IX Международ. коллокви. по почвенной зоологии, 16 -- 20 авг. 1985 г., Москва, тез. докл. Вильнюс, 1985, с. 280.
95. Шуберт Р., Кальвейт Д. Биомониторинг антропогенных влияний окружающей среды на наземные экосистемы. -- В кн.: Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияние на биосферу. Л., Гидрометеиздат, 1979, с. 65 -- 67.

96. Эглитис В. К. Фауна почв Латвийской ССР. Рига, Изд. АН Латв. ССР, 1954, 262 с.
97. Adam J., Scharf J.-H., Enke H. Methoden der Statistischen Analyse in Medizin und Biologie. Berlin, Volk u. Gesundheit, 1977, 279 S.
98. Amiard-Triquet C., Matayer C., Amiard J. C., Berthet B. Etudes in sites et expérimentales de l'écotoxicologie de quatre métaux (Cd, Pb, Cu, Zn) chez des algues et des mollusques gastéropodes brouteurs. -- Water, Air, and Soil Pollution, 1987, vol. 34, N 1, p. II -- 30.
99. Ashraf M. Influence of environmental factors on Collembola. -- Rev. Ecol. Biol. Sol, 1971, vol. 8, N 2, p. 243 -- 252.
100. Balogh J. Lebensgemeinschaften der Landtiere. Berlin, 1958, 560 S.
101. Bassus W. Über Wirkungen von Industrieexalaten auf den Nematodenbesatz im Boden von Kiefernwäldern. -- Pedobiol., 1968, Bd. 8, S. 289 -- 295.
102. Bednarz T. Biotestowa ocena zanieczyszczeń. -- In: Monit. ekosyst. jezior. Symp. Dziekanov Lesny, 8 maja 1984, Pr. zbior., Wrocław, 1984, p. 83 -- 91.
103. Bengtsson G., Gunnarsson T., Rundgren S. Effects of metal pollution on the earthworm *Dendrobaena rubida* (Sav.) in acidified soils. -- Water, Air, and Soil Pollution, 1986, vol. 28, N 3 -- 4, p. 361 -- 383.
104. Bernardi de F., Parisi V. Osservazioni sul regime alimentare di alcune species di *Orchesella* l *Tomocerus* (Collembola) in una valle alpina (Val Malenco). -- Acad. Naz. Lincei, 1968, 45, p. 582 -- 590.
105. Bernini F., Dallai R. Studio sistematico degli Acari e

- Collemboli della Pedofauna. -- In: *Influenza di insediamenti industriali sul circostante ambiente naturale*. Bologna, Ed. Compos, 1973, p. 225 -- 233.
- I06. Blaski M., Ciarkowska J., Profus P., Restkowska J., Skowerska M., Uruga G., Witalinski W. Oddziaływanie emisji przemysłowych na ilościowe występowanie fauny glebowej. -- *Prz. zool.*, 1977, 21, N 4, s. 310 -- 328.
- I07. Bliss P., Tietze F. Ökologische untersuchungen an Weberknechten (Arachnida, Opiliones) in einem Transekt unterschiedlich immissionsbeeinflusster Kiefernforste der Dübener Heide. -- In: *Bioindikation*. 5. Bioindikation auf der Ebene der Populationen und Biogeozöosen, 2. Halle, 1980, S. 57 -- 62.
- I08. Boháč J. Kurzflügelkäfer (Coleoptera, Staphylinidae) als Bioindikatoren für ökologisches Gleichgewicht einer Landschaft und menschlichen Einfluss. -- In: *Proc. IVth Int. Conf. Bioindicatoris Deteriorationis Regionis, I, Liblice 28th June -- 2nd July. České Budějovice, 1986*, p. 23 -- 34.
- I09. Bradley R. W., Sprangue J. B. Accumulation of zinc by rainbow trout as influenced by pH, water hardness and fish size. -- *Environ. Toxicol. and Chem.*, 1985, vol. 4, N 5, p. 685 -- 694.
- II0. Butcher J. W., Snider R., Snider R. J. Bioecology of edaphic Collembola and Acarina. -- *Ann. Rev. Entomol.*, 1971, vol. 16, p. 249 -- 288.
- III. Cabela E., Grossmann O. Einsatz neuer Methoden der Systemwissenschaft in Waldschadensbekämpfung. -- *Energ. und Umwelt aktuell*, 1985, Bd. 9, N 22 -- 23, S. 902.

- II2. Čot'ko E. I. Einige Änderungsgesetz mässigkeiten bei der Bodenmesofauna von Waldbiozönoson unter Einfluss von Verschmutzungen durch Industrieabfallstoffe. — In: Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice I2 — I6th Sep. 1977, Academia Praha, 1980, p. 195 — 207.
- II3. Christiensen K. Bionomics of Collembola. — Ann. Rev. Entomol., 1964, vol. 9, p. 147 — 178.
- II4. Dabrowska-Prot E. The effect of industry on biocenoses. — Pol. Ecol. Stud. (PRL), 1984 (1985), 10, N 1 — 2, p. 187 — 205.
- II5. Debauche H. R. The structure Analysis of Animal Community of the Soil. — In: Progress in Soil Zoology. London, Butterworths, 1962, p. 10 — 25.
- II6. Dietl G. Wildpilze speichern Schwermetalle. — Umwelt, 1987, N 1, 1 — 2, S. 24 — 26.
- II7. Doppelreiter H. Untersuchungen über Artenspektrum, Verteilung und Biocidempfindlichkeit von Collembolen im Fichtenwaldboden. 2. Biocidempfindlichkeit. — Ztschr. Angew. Entomol., 1979, Bd. 88, S. 453 — 470.
- II8. Dunger W. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden der Braunkohlentagebaues. — Abh. Ber. Naturkundemuseums Görlitz, 1968, Bd. 43, N 2, S. 7 — 256.
- II9. Dunger W. Zur Auswertung bodenfaunistischer Analysen unter landeskultureller Sicht, dargestellt am Beispiel der Bodenfauna des Neissetales bei Ostritz. — Abh. Ber. Naturkundemuseums Görlitz, 1972a, Bd. 47, N 2, S. 23 — 26.
- I20. Dunger W. Systematische und ökologische Studien an der

- Apterigoten-fauna des Neissetales bei Ostritz/Oberlausitz. — *Abh. Ber. Naturkundemuseums Görlitz*, 1972b, Bd. 47, N 4, S. I — 42.
- I21. Dunger W. *Tiere im Boden*. Wittenberg-Lutherstadt, A. Ziemsen Verlag, 1974, 265 S.
- I22. Dunger W. On the delimitation of soil microarthropod coenoses in time and space. — In: *Progress in Soil Zoology*. Prague, 1975, p. 43 — 49.
- I23. Dunger W., Dunger I., Engelmann H., Schneider R. Untersuchungen zur Langzeitwirkung von Industrie-Emissionen auf Böden, Vegetation und Bodenfauna des Neissetales bei Ostritz/Oberlausitz. — *Abh. Ber. Naturkundemuseums Görlitz*, 1972, Bd. 47, N 3, S. I — 40.
- I24. Eble H., Müller H., Schneider K. Faunistisch-ökologische Untersuchungen der Gastropodenfauna ausgewählter Biotope der Dübener Heide unter dem Aspekt der Bioindikation. — In: *Bioindikation. 5. Bioindikation auf der Ebene der Populationen und Biogeozöosen*, 2. Halle, 1980, S. II — 16.
- I25. Edwards C. A., Thompson A. R. Pesticides and the soil fauna. — *Residue Rev.*, 1973, vol. 45, p. I — 79.
- I26. Rijsackers H. Side effects of the herbicide 2,4,5-T affecting mobility and mortality of springtail *Onychiurus quadricellatus* Gisin (Collembola). — *Ztschr. Angew. Entomol.*, 1978, Bd. 86, S. 349 — 372.
- I27. Eisenbeis G., Jaeger G. pH-dependent absorption on solutions in collembola. — In: IX *Международ. collokv. по почвенной зоологии*, 16 — 20 авг. 1985 г., Москва, тез. докл., Вильнюс, 1985, с. 342.

- I28. Ellenberg H., Dietrich J., Steepler M., Nürnberg H. W.
Environmental monitoring of heavy metals with birds
as pollution integrating biomonitors. I. Introduction,
definitions and practical examples for Goshawk (*Accipi-
ter gentilis*). -- In: Heavy Metals Environ. Int. Conf.
Athens, Sept. 1985, vol. I, Edinburgh, 1985, p. 724 --
726.
- I29. Engelmann H.-D. Vergleichend ökologische Untersuchungen
zwischen stark anthropogen beeinflussten Waldstandorten
im Neissetal bei Ostritz und naturnahen Waldstandorten
im NSC "Urwald" bei Weisswasser. -- Abh. Ber. Naturkun-
demuseums Görlitz, 1972a, Bd. 47, N 2, S. 15 -- 17.
- I30. Engelmann H.-D. Die Oribatidenfauna des Neissetales bei
Ostritz (Oberlausitz). -- Abh. Ber. Naturkundemuseums
Görlitz, 1972b, Bd. 47, N 5, S. 1 -- 42.
- I31. Ernst W. H. Problems of bioindication on the level of in-
dividuals. -- In: Bioindication. 3. Bioindication auf
der Ebene der Individuen. Halle, 1980, S. 3 -- 9.
- I32. Farahat A. Z. Studies on the influence of some fungi on
Collembola and Acari. -- Pedobiol., 1966, vol. 6, N 3/4,
p. 258 -- 268.
- I33. Feiler A., Hiebsch H. Quantitative und qualitative Unter-
suchungen der Spinnen- und Käfferfauna in rauchgeschä-
digten Fichten- und Kiefernbeständen. -- In: Immissionen
und Waldzönosen. Praha, 1968, S. 107 -- 122.
- I34. Filip Z. Bodenmikrobiologische Überlegungen zur Einschät-
zung der Ökotoxizität. -- Schriften. Ver. Wasser-, Bo-
den- und Luft- hyg., 1986, N 64, S. 179 -- 191.
- I35. Fisher S. W. Effects of pH on the toxicity and uptake of

- (¹⁴C) lindane in the midge, *Chironomus riparius*. -- *Ecotoxicol. and Environ. Safety*, 1985, vol. 10, N 2, p. 202 -- 208.
- I36. Fjølberg A. Identification keys to norwegian collembola. Utgitt av Norsk Entomologisk Forening, 1980, 152 p.
- I37. Franz H. Der Einfluss verschiedener Düngungsmassnahmen auf die Bodenfauna. -- *Angew. Pflanzensoziol.*, 1953, Bd. II, S. I -- 50.
- I38. Fritzlär P., Dunger W., Schüller G. Über den Einfluss von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. X. Collembola im Immissionsgebiet eines Phosphat-Düngemittelwerkes. -- *Pedobiol.*, 1986, Bd. 29, N 6, p. 413 -- 434.
- I39. Gisin H. Collembolenfauna Europas. *Mus. d'Hist. Nat. Geneve*, 1960, 312 S.
- I40. Gochfeld M., Burger J. Heavy metal concentrations in liver of three duck species: Influence of species and sex. -- *Environ. Pollut.*, 1987, vol. 45, N 1, p. I -- 15.
- I41. Goede A. A., De Bruin M. The use of bird feathers for indicating heavy metal pollution. -- *Environ. Monit. and Assessment*, 1986, vol. 7, N 3, p. 249 -- 256.
- I42. Goodall D. W. Quantitative aspects of plant distribution. -- *Biol. Rev. Cambridge Philosophical Soc.*, 1952, vol. 27, N 2, p. 194 -- 245.
- I43. Geossens M. Ecological signification of the environment acidification induced by atmospheric pollution. -- In: *Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 -- 16th Sep. 1977. Academia Praha*, 1980, p. 127 -- 132.
- I44. Górny M. Badania zococenologiczne gleb borow sosnowych w

- sąsiedztwie Zakładów Azotowych w Puławach. -- In: 19 Ogólnopolski zjazd naukowy PTG. Ochrona środowiska glebowego, Katowice-Kraków, Komunikaty, Wrzesień, 1972. Puławy, 1972, p. 216 -- 218.
- I45. Górny M. Studies on the influence of industrial pollution on soil animals in pine stands, aims and methods of the soil-block model experiment. -- In: Progress in Soil Zoology, Prague, 1975, p. 357 -- 361.
- I46. Górny M. The possibilities and ways of bioindication in soils. -- In: Bioindikation. 4. Bioindikation auf der Ebene der Populationen und Biogeozönozen, I. Halle, 1980, p. 83 -- 89.
- I47. Grayet J.-P. Contribution à l'étude l'échantillonnage en futaie feuillue. -- Ann. Sci. Forest., 1977, vol. 34, N 1, p. 59 -- 75.
- I48. Grinbergs A. Materiāli par Latvijas PSR kolembolu (Collembola) faunu, I. -- Latvijas PSR ZA Vēstis, 1956, N 8, 99 -- 104 lpp.
- I49. Grinbergs A. Materiāli par Latvijas PSR kolembolu faunu, II. -- Latvijas PSR ZA Vēstis, 1958, N 1, 75 -- 80 lpp.
- I50. Grinbergs A. Beitrag zur Kenntniss über Collembolen von Littoralzonen der Seen Lettlands. -- Rev. Ecol. Biol. Sol., 1971, t. 8, S. 301 -- 303.
- I51. Grodzinski W., Yorks T. P. Species and ecosystem level bioindicators of airborne pollution: an analysis of two major studies. -- Water, Air, and Soil Pollution, 1981, vol. 16, p. 33 -- 53.
- I52. Grossman W., Schaller J., Sittard M. "Zeitkarten": Eine Neue Methodik zum Test von Hypothesen und Gegenmassnahmen bei

- Waldschaden. -- MAB-Mitt., 1984, N 19, S. 118 -- 142.
- I53. Hågvar S., Abrahamsen G. Colonisation by Enchytraeidae, Collembola and Acari in sterile soil samples with adjusted pH levels. -- Oikos, 1980, vol. 34, p. 245 -- 258.
- I54. Harman H. H. Modern factor analysis. Chicago, Univ. of Chicago Press, 1976.
- I55. Harvey H. H., Fraser G. A., McArdle J. M. Bone concentration of manganese in white sucker (*Castostomus commersoni*) from acid, circumneutral and metalstressed lakes. -- Water, Air, and Soil Pollution, 1986, vol. 30, N 1 -- 2, p. 515 -- 521.
- I56. Healy M. J. R. Some basic statistical techniques in soil zoology. -- In: Progress in Soil Zoology, London, 1962, p. 3 -- 9.
- I57. Heidt V. Die Berücksichtigung mesoklimatischer Parameter bei der Bioindikation. -- In: Proc. IVth Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 28th June -- 2nd July 1982. České Budějovice, 1986, S. 63 -- 75.
- I58. Hillbricht-Ilkowska A., Ejsmont-Karabin J., Weiglenska T. Przydatność planktonowych wskaźników stanu trofii jezior do oceny zmian wieloletnich w systemie jezior podgrzanych. -- In: Symp., Dziekanów Lesny 8 maja, 1984, Pr. zbior. Wrocław, 1984, p. 71 -- 81.
- I59. Höler-Land G. Über die Besiedlung der Bodens mit Collembolen bei Düngung mit verschieden behaltenden Klärschlamm. -- Ztschr. Angew. Entomol., 1959, Bd. 44, N 4, S. 425 -- 444.
- I60. Honda K., Tatsukawa R. Comparative biology of heavy metal accumulations in marine mammals, birds and some other

vertebrates. -- In: Heavy Metals Environ. Int. Conf., Athens, Sep. 1985, vol. I, Edinburgh, 1985, p. 706 -- 708.

- I61. Horvath I. Indication of polluted areas by means of plant physiological reactions. -- In: Bioindikation. 2. Bioindikation auf Subcellularer und zellularer Ebene. Halle, 1980, S. 16 -- 25.
- I62. Huang P., Winter K. Auswirkung von pH-Wert-Änderungen auf Springschwänze. -- Allg. Forstz., 1986, Bd. 41, N 20, S. 504 -- 506.
- I63. Huhta V. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. -- Ann. Zool. Fenn., 1976, vol. 13, p. 63 -- 80.
- I64. Huhta V., Ikonen E., Vilkkamaa P. Succession of invertebrate populations in artificial soil made of sewage sludge and crushed bark. -- Ann. Zool. Fenn., 1979, vol. 16, p. 223 -- 270.
- I65. Huhta V., Karppinen E., Nurminen M., Valpas A. Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode population in coniferous forest soil. -- Ann. Zool. Fenn., 1967, vol. 4, p. 87 -- 143.
- I66. Hutson B. R. Influence of pH, temperature and salinity on the fecundity and longevity of four species of Collembola. -- Pedobiol., 1978, vol. 18, N 3, p. 163 -- 179.
- I67. Impens R., Paul R. Detection and evaluation of atmospheric fluorine by observation and analysis of vegetation. -- In: Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 -- 16th Sep. 1977. Academia Praha, 1980, p. 115 -- 121.

- I68. Impens R., Piret T., Robert M. J. Monitoring of air pollutants and heavy metals, using indicator and accumulator plants. -- In: Proc. IVth Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 28th June -- 2nd July 1982, I, České Budejovice, 1986, p. 76 -- 86.
- I69. Jacobson K. B., Williams M. W., Turner J. E., Christie N. T. Cadmium toxicity in drosophila: genetic and physiological parameters. -- In: Heavy Metals Environ. Int. Conf. Athens, Sep. 1985, vol. 5. Edinburgh, 1985, p. 239 -- 241.
- I70. Kaczmarek M. Collembola in biotopes of the Kampinos National Park distinguished according to the natural succession. -- Pedobiol., 1973, vol. 13, N 4, p. 257 -- 272.
- I71. Karaukhov V. N., Kerzhentsev A. S., Yashin V. A. A luminiscent method for bioindication of the ecosystem condition. -- In: Proc. IVth Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 28th June -- 2nd July 1982, II. České Budejovice, 1986, p. 87 -- 101.
- I72. Kasprzak K. Wybrane zagadnienia podstaw statystyki matematycznej. -- In: Metody stosowane w zoologii gleby. Warszawa, PWN, 1981, p. 31 -- 88.
- I73. Kholová H. Einfluss von Exalaten auf die Bodenfauna. -- In: Immissionen und Waldzönosen. Praha, 1968, S. 63 -- 68.
- I74. Kilbertus G., Vannier G. Microbial analysis and weight estimation of feces produced by four sympatric Collembola species in forest litter. -- Rev. Ecol. Biol. Sol., 1979, vol. 16, N 2, p. 169 -- 180.
- I75. Klusman R. W. Sample design and analysis for regional geochemical studies. -- J. Environ. Qual., 1985, vol. 14,

- N 3, p. 369 -- 375.
- I76. Kühnelt W. Über der Einfluss des Mycels von *Clitocybe infundibuliformis* auf Steuafauna. -- In: Soil Organisms. Amsterdam, North Holland Publ. Co., 1963, p. 281 -- 288.
- I77. Kulow D. L. Comparison of forest sampling designs. -- J. For., 1966, vol. 64, N 7, p. 469 -- 474.
- I78. Żebkowska M., Rzechowska E. Studies on acute toxicity of specific industrial waste compounds to water organisms. -- In: Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 -- 16th Sep. 1977. Academia Praha, 1980, p. 33 -- 37.
- I79. Lebrun P. Effects ésoigiques de la pollution atmosphérique sur les populations et communautés de microarthropodes corticoles (acaréens, collembolés et ptérygotes). -- Bull. écol., 1976, vol. 7, N 4, p. 417 -- 430.
- I80. Lesniak A. Changes in the structure of overground communities of Carabidae, coleoptera as bioindicators of pollution of forest environment. -- In: Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 -- 16th Sep. 1977. Academia Praha, 1980, p. 219 -- 221.
- I81. Lewis M. A., Hamm B. G. Environmental modification of the photosynthetic response of lake plankton to surfacants and significance to a laboratory-field comparison. -- Water Res., 1986, vol. 20, N 12, p. 1575 -- 1582.
- I82. Liepa I. Biometrija. Riga, "Zvaigzne", 1974, 336 lpp.
- I83. Lyngly J. E., Brix H. Monitoring of heavy metal contamination in the Limfjórd, Denmark, using biological indicators and sediment. -- Sci. Total Environ., 1987, vol. 64, N 3, p. 239 -- 252.

184. MacMillan J. H. Laboratory observations on the food preference of *Onychiurus armatus* (Tullb.) Gisin (Collembola, Onychiuridae). — Rev. Ecol. Biol. Sol, 1976, vol. 13, N 2, p. 353 — 364.
185. Martis M. Carabid beetles as bioindicators of landscape ecological balance: a preliminary report. — In: Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 — 16th Sep. 1977. Academia Praha, 1980, p. 349 — 356.
186. Massot M. Les liaisons entre la mésofaune et les éléments biogènes d'un sol forestier en climat tempéré: méthode statistique et résultats. — In: IX Международ. collokv. по почвенной зоологии, 16 — 20 авг. 1985 г., Москва, тез. докл. Вильнюс, 1985, с. 173.
187. Mežals G. Meža augšnes zinātne. Rīga, "Zvaigzne", 1980, 174 lpp.
188. Murphy P. W. Extraction methods for soil animals. I. Dynamic methods with particular reference to funnel processes. — In: Progress in Soil Zoology. London, Butterworths, 1962, p. 75 — 114.
189. Nijima K. Seasonal changes in collembolan populations in a warm temperate forest of Japan. — Pedobiol., 1971, vol. 11, N 1, p. 11 — 26.
190. Nor Y. M. Ecotoxicity of copper to Aquatic Biota: A review. — Environ. Res., 1987, vol. 43, N 1, p. 274 — 282.
191. Ozols J. Saldus rajons. — Grām.: Latvijas mazā enciklopēdija, III, Pie-ž. Rīga, "Zinātne", 1970, 281 — 283 lpp.
192. Paplinska E. Density, biomass and qualitative structure of

- soil Diptera larvae communities in industrial areas. —
Pol. Ecol. Stud. (PRL), 1984 (1985), 10, N 1 — 2, p. 93
— 110.
- I93. Persoone G. Ecotoxicological testing for the marine environ-
ment. — In: Strateg. and Advanced Techn. for Marine Pol-
lution Study, Mediterr. Sea. Proc. NATO Adv. Study Inst.,
Beaulieu sur. Mer, 4 — 14 Oct. 1984. Berlin, 1986, p.
405 — 416.
- I94. Petal J., Jakubczyk H., Chmielewski K., Tatur A. Response of
ants to environmental pollution. — In: Progress in Soil
Zoology. Prague, 1975, p. 363 — 372.
- I95. Pielou E. C. Mathematical Ecology. New York etc., Wiley-Inter-
sci. Publ., 1977, 385 p.
- I96. Pospíšil J., Boháč J. Bioindication as one of the principal
methods of ecological monitoring. — In: Proc. IVth Int.
Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice,
28th June — 2nd July 1982. České Budějovice, 1986, p. 9
— 13.
- I97. Prasse J. Zur Bioindikation von Herbicideinflüssen mit Hilfe
ökologischer Strukturen von endogäischen Mikroarthropoden-
gesellschaften. — In: Bioindikation. 5. Bioindikation
auf der Ebene der Populationen und Biogeozönosen, 2. Hal-
le, 1980, S. 17 — 26.
- I98. Punz W. Pollutant combinations and their effects on as-
pects of lichen physiology. — In: Bioindikation. 2. Bio-
indikation auf subzellulärer und zellulärer Ebene, Halle,
1980, S. 26 — 32.
- I99. Puzskar T. Epigeal fauna as a Bioindicator of Changes in
Agrocenoses in the cement and lime production district

- at Nowiny near Kielce (Central Poland). -- Bull. l'Academie Polonaise des Sciences, 1979a, vol. 27, N II, p. 917 -- 923.
200. Puzskar T. Epigeal Fauna as a bioindicator of changes in environment in areas of high industrial pressure. -- Bull. l'Academie Polonaise des Sciences. Sér. des sciences Biologiques, 1979b, vol. 27, N II, p. 925 -- 931.
201. Rasins A. Lauksaimniecisko izmēginājumu biometriskā analīze. Rīga, "Liesma", 1971, 186 lpp.
202. Rusek J. Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. -- Pedobiol., 1975, vol. 15, N 4, p. 299 -- 308.
203. Rutsche E., Kalbe L. Zur bedeutung von vogelarten als bioindikatoren. -- In: Bioindikation. 5. Bioindikation auf der Ebene der Populationen und Biogeozöosen, 2. Halle, 1980, S. 77 -- 85.
204. Ruzicka V. The structure of spider communities based upon the ecological strategy as the bioindicator of landscape deterioration. -- In: Proc. IVth Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 28th June -- 2nd July, 1982, II, Českè Budějovice, 1986, p. 219 -- 237.
205. Semhan O., Zarba M., Anderlini V. Multivariate geochemical investigation of trace metal pollution in Kuwait marine sediments. -- Mar. Environ. Res., 1987, vol. 21, N 1, p. 31 -- 48.
206. Sander F. Über den Einfluss von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. V. Untersuchungen über die Käferfauna (Coleoptera) durch Bodenfallenfänge in einem Immissionsgebiet. -- Wiss. Z. Friedrich-Schiller Univ. Jena

- Naturwiss. R., 1984, Bd. 33, N 3, S. 309 — 320.
207. Sarosiek J., Wozakowska-Natkaniec H. The population of *Lemma minor* L. and *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleiden as bioindicators of heavy metals water pollutions in extent of foundry emission. — Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicatores Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 — 16th Sep. 1977. Academia Praha, 1980, p. 25 — 31.
208. SAS Institute Inc. SAS User's Guide: Statistics, 1982 Edition, Cary, NC: SAS Institute Inc., 1982. 584 p.
209. Schinniger R. Der Einfluss von Schadstoffen auf der pflanzlichen wasserhaushalt. — In: Bioindikation. 2. Bioindikation auf Subcellular und zellularer Ebene. Halle, 1980, S. 83 — 88.
210. Schubert R. Allgemeine Grundlagen der Bioindikation. — In: Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 1985, S. 13 — 24.
211. Scossiroli R. E., Senni L., Dallai R., Bernini F., Pancaldi C. Dispersion verticale. — In: Influenza di insediamento sul circostante ambiente naturale. Bologna, Ed. Compos, 1973, p. 269 — 275.
212. Seaward M. R. D. The use and abuse of heavy metal bioassays of lichens for environment monitoring. — In: Proc. IIIrd. Int. Conf. Bioindicatores Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 — 16 Sep. 1977. Academia Praha, 1980, p. 375 — 384.
213. Seber G. A. F. The estimation of animal abundance and related parameters. London, 1973, 506 p.
214. Sharma G. D., Kevan E. Mc. Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. —

- Pedobiol., 1963, vol. 3, N I, p. 34 -- 47.
215. Singh S. N., Rao D. N. Growth of wheat plants exposed to cement dust pollution. -- *Water, Air, and Soil Pollut.*, 1980, vol. 14, p. 241 -- 249.
216. Singh U. R., Tripathi B. D. Effects of industrial effluents on the population density of soil microarthropods. -- *Environ. Conservation*, 1978, vol. 5, N 3, p. 229 -- 231.
217. Sebetka A. Vliv průmyslových exhalátů na půdňi živěnu smrčkových porostů Krušných hor. -- *Lesnický Časopis*, 1964, 10, N II, s. 987 -- 1002.
218. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the worldfauna of this group of Insects. Isotomidae. -- *Acta Monogr. Mus. Hist. Nat. Krakow*, 1947, p. I -- 488.
219. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the worldfauna of this group of Insects. Neogastruridae and Brachystomellidae. -- *Acta Monogr. Mus. Hist. Nat. Krakow*, 1949a, p. I -- 341.
220. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the worldfauna of this group of Insects. Anuridae and Pseudachorutidae. -- *Acta Monogr. Mus. Hist. Nat. Krakow*, 1949b, p. I -- 122.
221. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the worldfauna of this group of Insects. Onychiuridae. PAN. *Inst. Zoel. Krakow*, 1954, 219 p.
222. Stach J. Klucze do oznaczania owadów Polski. *Polski zwiasek entomologiczny*, II, Warszawa, PWN, 1955, 215 s.
223. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the worldfauna of this group of Insects. Sminthuridae.

- PAN. Inst. Zool. Krakow, 1956, 287 p.
224. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the worldfauna of this group of Insects. Neelidae and Dicyrtomidae. PAN. Inst. Zool. Krakow, 1957, 109 p.
225. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the worldfauna of this group of Insects. Orchesellini. PAN. Inst. Zool. Krakow, 1960, 151 p.
226. Stebajeva S. K. Phylogenetic microstructures of collembola associations in steppes and forests of Sibiria. -- In: Progress in Soil Zoology. Prague, 1975, p. 77 -- 84.
227. Stöcker G. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 2. Bioindikation, allgemeine Ergebnisse. -- Arch. Naturschutz und Landschaftsforschung, 1977, Bd. 17, N 2, S. 89 -- 118.
228. Stöcker G. Bioindikation durch Parameter Ökologischer Modelle -- Grundlagen und Anwendungsbeispiele. -- In: Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 12 -- 16th Sep. 1977. Academia Praha, 1980a, p. 325 -- 327.
229. Stöcker G. Zu einigen theoretischen und methodischen aspekten der Bioindikation. I. Methodische und theoretische Grundlagen der Bioindikation. Halle, 1980b, S. 10 -- 21.
230. Stöcker G., Bergmann A. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. I. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen. -- Arch. Naturschutz und Landschaftsforschung, 1977, Bd. 17, N 1, S. 1 -- 26.
231. Stöcker G., Bergmann A., Gluch W. Ergebnisse eines Modellversuchs zur quantitativen Erfassung von Umweltänderungen mit Hilfe von Ökosystemen. -- In: Biophysikalische

Ökologie und Ökosystemforschung. Berlin, Akademie-Verlag, 1981, S. 249 — 279.

232. Straalen N. M. van, Burghouts T. B. A., Doornhof M. J. Dynamics of heavy metals in populations of collembola in a contaminated forest soil. — In: Heavy Metals Environ., Int. Conf., Athens, Sep. 1985, vol. I. Edinburgh, 1985, p. 613 — 615.
233. Strantowicz H. Soil Protozoa as indicators of environmental degradation by industry. — Pol. Ecol. Stud. (PRL), 1984 (1985), 10, N 1 — 2, p. 67 — 91.
234. Strojcan C. L. The impact of zinc smelter emissions on forest litter arthropods. — Oikos, 1978, vol. 31, p. 41 — 46.
235. Stubbe A., Tietze F. Strukturänderungen der Carabidengesellschaften entlang einer Trasse immissionsbeeinflusster Kiefernbestände der Dübener Heide. — In: Bioindikation. 5. Bioindikation auf der Ebene der Population und Biogeozöosen. Halle, 1980, S. 27 — 33.
236. Suter G. W., Vaughan D. S. Extrapolation of ecotoxicity data: choosing tests to suit the assessment. — In: Synth. Fossil. Fuel Technol.: Results Health and Environ. Stud. Proc. 5th Life Sci. Symp., Gatlinburgh, Oct. 24 — 27, 1982. Boston, 1984, p. 387 — 399.
237. Talbot V. Seasonal variation of copper and zinc concentrations in the oyster *Saccostrea cucullata* from Dempier Archipelago, Western Australia: implications for pollution monitoring. — Sci. Total. Environ., 1986, vol. 57, p. 217 — 230.
238. Tataruch F. Heavy metal residues in wildlife — indicators

- for environmental pollution. — In: Proc. IVth Int. Conf. Bioindicators Deteriorationis Regionis, Liblice, 28th June — 2nd July, II, Ceske Budejovice, 1986, p. 322 — 329.
239. Tesche M., Peiler S., Michael G., Ranft H. Zur indikation von Komplexen SO_2 - plus frost- stress bei *Picea abies* (L.) Karst. — In: Bioindikation. 2. Bioindikation auf Subcellularer und zellularer Ebene. Halle, 1980, S. 46 — 57.
240. Thomas W., Simon H., Rühlig Å. Classification of plant species by their organic (PAH, PCB, BHC) and inorganic (heavy metals) trace pollution concentrations. — Sci. Total. Environ., 1985, vol. 46, p. 83 — 94.
241. Tietze F. Tierische Organismen als Bioindikatoren zur Erfassung ökologischer Veränderungen in immissionsbeeinflussten Ökosystemen. — Wiss. Z. Univ. Halle, 1980, Bd. 29, H. 5, S. 83 — 93.
242. Tietze F. et al. Änderung der Faunenstruktur in unterschiedlich immissionsbelasteten Zootopen der Dübener Heide am beispiel ausgewählter Arthropoden. — In: Bioindikation. 5. Bioindikation auf der Ebene der Populationen und Biogeozöosen, 2. Halle, 1980, S. 34 — 43.
243. Trojan P. Association structure as indicator of the ecosystem homeostasis. — In: Bioindikation. 5. Bioindikation auf der Ebene der Populationen und Biogeozöosen, 2. Halle, 1980, p. 50 — 56.
244. Türk R., Christ R. Untersuchungen des CO_2 -gaswechsels von Flechtenexplantaten zur indikation von SO_2

- Belastung in Stadtgebiet von Salzburg. -- In: Bioindikation. 2. Bioindikation auf Subzellularer und Zellularer Ebene. Halle, 1980, S. 39 -- 45.
245. Tyler G. The impact of heavy metal pollution on forests: A case study of Gusum, Sweden. -- *Ambio*, 1984, vol. 13, N 1, p. 18 -- 24.
246. Vanek J. Industrieexalate und Moosmilbengemeinschaften in Nordböhmen. -- In: *Progress in Soil Zoology*. Braunschweig, 1967, p. 331 -- 339.
247. Vanek J. Die Exalate und die Moosmilbengemeinschaften in dem nordböhmischem Rauchschaengebiete. -- In: *Immissionen und Waldschäden*. Praha, 1968, S. 69 -- 93.
248. Vanek J. Die Methode der Zoozoologischen Bioindikation der Bodendeteriorisation. -- In: *VTEI. 5. Bioindikatory deteriorizace krajiny*. Praha, 1971a, S. 66 -- 71.
249. Vanek J. Durch Industrieimmissionen verursachte Veränderungen der moosmilbenschaften. -- In: *VTEI. 5. Bioindikatory deteriorizace krajiny*. Praha, 1971b, S. 72 -- 75.
250. Weatherley N. S., Ormerod S. J. The impact of acidification on macroinvertebrate assemblages in welsh streams: towards an empirical model. -- *Environ. Pollut.*, 1987, vol. 46, N 3, p. 223 -- 240.
251. Wibo G. Etude de l'action d'un insecticide organophosphoré sur quelques populations de microarthropodes édaphiques. -- *Pedobiol.*, 1973, vol. 13, N 2, p. 150 -- 163.
252. Wohlgenuth E. Toxicity of endrin to some species of aquatic Vertebrates. -- In: *Proc. IIIrd Int. Conf. Bioindicators Deteriorisationis Regionis*, Liblice, 12 -- 16th Sep. 1977. Academia Praha, 1980, p. 263 -- 267.

253. Wolf G. T., Siak J.-S., Chan T. L., Korso P. E. Multivariate statistical analysis of air quality data and bacterial mutagenicity data from ambient aerosols. -- Atmos. Environ., 1986, vol. 20, N II, p. 2231 -- 2241.
254. Wren C. D. Mammals as biological monitors of environmental metal levels. -- Environ. Monit. and Assessment, 1986, vol. 6, N 2, p. I27 -- I44.
255. Zullini A., Pereti E. Lead pollution and moss-inhabiting nematodes of an industrial area. -- Water, Air, and Soil Pollution, 1986, vol. 27, N 3 -- 4, p. 403 -- 410.

ПРИЛОЖЕНИЕ К ДИССЕРТАЦИИ

Приложение I

Выборочные оценки переменных для пяти пробных площадей березняка-кисличника (исходные данные для вычисления входной матрицы)¹⁾.

Переменная		рН _{KCl} почвы			содержание химических элементов					
					Ca			Mg		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	1	7.67	0.30	40	2.07	0.62	29	1.64	0.13	29
	2	7.56	0.32	50	0.87	0.25	10	1.47	0.09	10
	3	7.56	0.20	50	1.08	0.41	23	1.49	0.17	23
	4	7.16	0.45	50	0.55	0.15	15	1.56	0.17	15
	5	5.92	0.69	50	0.36	0.29	29	1.47	0.23	29

Переменная		содержание химических элементов								
		Fe			Mn			Cu		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	1	1.39	0.16	29	1.57	0.13	29	0.25	0.05	29
	2	1.21	0.33	10	1.37	0.15	10	0.19	0.08	10
	3	1.35	0.12	23	1.48	0.18	23	0.08	0.06	23
	4	1.49	0.26	15	1.36	0.18	15	0.23	0.19	15
	5	1.56	0.36	29	1.13	0.45	29	0.15	0.06	29

см. продолжение

Продолжение приложения I

Переменная	содержание химических элементов									
	Zn			Pb			Sr			
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	
Пробная	1	0.96	0.13	29	0.82	0.09	29	1.26	0.10	20
площадь	2	0.61	0.13	10	0.51	0.13	10	0.99	0.04	5
	3	0.84	0.22	23	0.61	0.24	23	1.09	0.11	14
	4	0.57	0.29	15	0.35	0.06	15	0.77	0.47	10
	5	0.45	0.17	29	0.41	0.21	29	0.49	0.18	20

Переменная	содержание химических элементов									
	K			S			P			
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	
Пробная	1	0.41	0.04	20	2.99	0.065	29	2.38	0.150	29
площадь	2	0.64	0.10	5	2.93	0.063	10	2.50	0.170	10
	3	0.66	0.23	14	2.93	0.075	23	2.49	0.113	23
	4	0.38	0.39	10	2.89	0.098	15	2.48	0.101	15
	5	0.25	0.12	19	2.89	0.080	29	2.46	0.094	29

Переменная	содержание орг. вещества			влажность почвы			встречаемость мхов			
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	
	Пробная	1	11.9	2.67	5	25.68	2.73	40	40	5.66
площадь	2	8.6	2.27	5	28.98	5.14	50	53	6.51	100
	3	14.9	2.89	5	27.84	3.80	50	13	3.02	100
	4	16.06	2.42	5	28.13	4.28	50	62	7.47	100
	5	13.36	2.72	5	26.89	4.19	50	34	5.21	100

см. продолжение

Продолжение приложения I

Переменная		встречаемость микровицетов			активность разложения целлюлозы			масса листовой подстилки		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	1	12.9	2.54	10	36.7	9.62	5	1.467	0.032	5
	2	34.1	4.13	10	41.9	6.98	4	1.359	0.105	5
	3	44.6	4.72	10	50.4	7.44	5	1.733	0.089	5
	4	54.4	5.21	10	40.6	4.19	3	1.463	0.161	5
	5	40.3	4.49	10	48.2	6.96	5	1.417	0.134	5

Переменная		масса грубой фракции подст.			плотность коллембол			плотность эузаф. коллембол		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	1	1.260	0.170	5	0.897	0.349	400	0.504	0.373	400
	2	1.388	0.173	5	0.833	0.371	600	0.617	0.381	600
	3	1.433	0.253	5	0.850	0.335	600	0.523	0.367	600
	4	1.237	0.176	5	0.993	0.343	600	0.603	0.358	600
	5	1.645	0.071	5	0.898	0.343	600	0.451	0.348	600

Переменная		плотность гемизд. коллембол			плотность эпиг. коллембол			H' для коллем- в целом
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	
Пробная площадь	1	0.226	0.255	400	0.520	0.369	400	2.155
	2	0.452	0.332	600	0.302	0.308	600	2.465
	3	0.372	0.322	600	0.401	0.298	600	2.531
	4	0.362	0.308	600	0.615	0.404	600	2.357
	5	0.412	0.305	600	0.531	0.394	600	2.195

см. продолжение

Продолжение приложения I

Переменная		H' эуэд. коллембол	H' гемизэд. коллембол	H' эпиг. коллембол
Пробная площадь	1	0.99	0.31	0.86
	2	1.09	0.71	0.67
	3	1.14	0.56	0.83
	4	0.96	0.40	1.00
	5	0.73	0.47	0.99

Переменная		\bar{s}_1 для коллем- бол в целом			\bar{s}_1 эуэд. коллембол			\bar{s}_1 гемизэд. коллембол		
		\bar{s}_1	s	n	\bar{s}_1	s	n	\bar{s}_1	s	n
Пробная площадь	1	0.598	0.219	400	0.353	0.241	400	0.155	0.161	400
	2	0.660	0.221	600	0.418	0.221	600	0.301	0.195	600
	3	0.649	0.221	600	0.379	0.221	600	0.251	0.195	600
	4	0.703	0.195	600	0.423	0.221	600	0.220	0.170	600
	5	0.646	0.195	600	0.320	0.221	600	0.252	0.170	600

Переменная		\bar{s}_1 эпигенч. коллембол			Плотность <i>Tullbergia</i> <i>krausbaueri</i>			коллембол <i>Onychiurus</i> <i>armatus</i>		
		\bar{s}_1	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	1	0.330	0.200	400	0.277	0.310	400	0.144	0.221	400
	2	0.240	0.195	600	0.345	0.342	600	0.294	0.285	600
	3	0.310	0.195	600	0.271	0.315	600	0.157	0.219	600
	4	0.399	0.089	600	0.290	0.319	600	0.134	0.219	600
	5	0.366	0.089	600	0.256	0.283	600	0.001	0.032	600

см. продолжение

Продолжение приложения I

Переменная		плотность коллембол								
		<i>Stenaphorura quadrispina</i>			<i>Isotomiella minor</i>			<i>Megalothorax minimus</i>		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	I	0.024	0.084	400	0.139	0.217	400	0.105	0.214	400
	2	0.021	0.084	600	0.097	0.190	600	0.092	0.187	600
	3	0.011	0.055	600	0.148	0.234	600	0.064	0.148	600
	4	0.020	0.077	600	0.241	0.272	600	0.077	0.167	600
	5	0.022	0.077	600	0.211	0.272	600	0.034	0.109	600

Переменная		плотность коллембол								
		<i>Willemia aspinata</i>			<i>Willemia anophthalma</i>			<i>Folsomia quadrioculata</i>		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	I	0.017	0.071	400	0.014	0.063	400	0.012	0.077	400
	2	0.058	0.148	600	0.014	0.071	600	0.112	0.217	600
	3	0.076	0.167	600	0.014	0.084	600	0.155	0.237	600
	4	0.109	0.202	600	0.028	0.105	600	0.028	0.105	600
	5	0.042	0.126	600	0.027	0.100	600	0.099	0.192	600

Переменная		плотность коллембол								
		<i>Isotoma notabilis</i>			<i>Proisotoma minima</i>			<i>Pseudosinella alba</i>		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная площадь	I	0.199	0.237	400	0.001	0.014	400	0.000	0.000	400
	2	0.239	0.283	600	0.005	0.071	600	0.161	0.237	600
	3	0.249	0.276	600	0.000	0.000	600	0.001	0.010	600
	4	0.289	0.286	600	0.008	0.071	600	0.001	0.010	600
	5	0.307	0.283	600	0.003	0.032	600	0.000	0.000	600

см. продолжение

Продолжение приложения I

Переменная	плотность коллембол									
	<i>Pogonognathellus flavescens</i>			<i>Arrhopalites</i> spp.			<i>Lepidocyrtus lignorum</i>			
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	
Пробная	1	0.016	0.071	400	0.004	0.032	400	0.170	0.266	400
площадь	2	0.023	0.095	600	0.019	0.077	600	0.134	0.212	600
	3	0.018	0.077	600	0.019	0.077	600	0.166	0.232	600
	4	0.038	0.122	600	0.027	0.089	600	0.190	0.264	600
	5	0.057	0.130	600	0.007	0.045	600	0.255	0.293	600

Переменная	плотность коллембол									
	<i>Isotoma</i> spp.			<i>Friesea mirabilis</i>			<i>Pseudachorutes</i> spp.			
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	
Пробная	1	0.325	0.383	400	0.107	0.212	400	0.005	0.045	400
площадь	2	0.081	0.234	600	0.054	0.141	600	0.006	0.045	600
	3	0.049	0.145	600	0.170	0.234	600	0.023	0.100	600
	4	0.358	0.423	600	0.172	0.234	600	0.011	0.055	600
	5	0.272	0.392	600	0.029	0.095	600	0.002	0.032	600

Переменная	плотность коллембол									
	<i>Entomobrya</i> spp.			<i>Orchesella</i> spp.			<i>Sminthurinus aureus</i>			
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	
Пробная	1	0.001	0.020	400	0.001	0.014	400	0.001	0.020	400
площадь	2	0.015	0.063	600	0.004	0.032	600	0.003	0.032	600
	3	0.004	0.032	600	0.002	0.032	600	0.004	0.032	600
	4	0.016	0.084	600	0.004	0.032	600	0.016	0.077	600
	5	0.008	0.045	600	0.005	0.032	600	0.025	0.100	600

см. продолжение

Продолжение приложения I

Переменная	плотность коллембол									
	Sphaeridia pumilis			Sminthuridae spp. juv.			Sminthurus fuscus			
	\bar{x}	S	n	\bar{x}	S	n	\bar{x}	S	n	
Пробная	I	0.007	0.045	400	0.006	0.045	400	0.000	0.000	400
площадь	2	0.008	0.045	600	0.029	0.095	600	0.001	0.010	600
	3	0.005	0.032	600	0.008	0.055	600	0.002	0.032	600
	4	0.003	0.032	600	0.020	0.084	600	0.003	0.032	600
	5	0.018	0.077	600	0.015	0.077	600	0.007	0.045	600

Переменная	плотность коллембол									
	Sminthurinus niger			Ptenotrix sp.			Dicyrtoma fusca			
	\bar{x}	S	n	\bar{x}	S	n	\bar{x}	S	n	
Пробная	I	0.000	0.000	400	0.000	0.000	400	0.000	0.000	400
площадь	2	0.005	0.032	600	0.002	0.032	600	0.000	0.000	600
	3	0.001	0.020	600	0.001	0.020	600	0.001	0.020	600
	4	0.002	0.032	600	0.002	0.032	600	0.001	0.017	600
	5	0.003	0.032	600	0.003	0.032	600	0.003	0.032	600

Переменная	плотность коллембол									
	Sminthurides parvulus			Onychiurus absoloni			Neanura muscorum			
	\bar{x}	S	n	\bar{x}	S	n	\bar{x}	S	n	
Пробная	I	0.002	0.032	400	0.000	0.000	400	0.000	0.000	400
площадь	2	0.001	0.020	600	0.002	0.032	600	0.000	0.000	600
	3	0.000	0.000	600	0.003	0.032	600	0.001	0.020	600
	4	0.003	0.032	600	0.001	0.020	600	0.003	0.032	600
	5	0.002	0.032	600	0.007	0.063	600	0.002	0.032	600

см. продолжение

Окончание приложения I

Переменная		плотность коллембол								
		Sinella murgescophyla			Xenylla sp.			Isotoma viridis		
		\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
Пробная	1	0.001	0.017	400	0.001	0.014	400	0.001	0.020	400
площадь	2	0.000	0.000	600	0.002	0.020	600	0.001	0.017	600
	3	0.001	0.020	600	0.000	0.000	600	0.000	0.000	600
	4	0.001	0.017	600	0.000	0.000	600	0.005	0.045	600
	5	0.001	0.020	600	0.001	0.017	600	0.002	0.032	600

1) Среднее содержание в почве ацетатнорастворимых форм металлов (мг/кг), кроме Ca, содержание которого приводится в процентах, а также элементов серы и фосфора, средняя масса подстилки (г/м²), плотность коллембол (экз./ 5 см²) рассчитано после преобразования исходных данных в логарифмы. Среднее содержание Ca (%), органического вещества (%), средняя влажность (%), средняя процентная встречаемость мхов и микромицетов (%), а также средняя активность разложения целлюлозы (%) рассчитаны после преобразования исходных данных в арксинусы.

s — стандартное отклонение; n — объем выборки

Приложение 2

Видовой состав коллембол на пробных площадях березняка-кисличника

Коллемболы	Пробная площадь				
	I	2	3	4	5
Сем. Onychiuridae					
<i>Onychiurus armatus</i> (Tullberg, 1869)	+	+	+	+	+
<i>O. absoloni</i> (Börner, 1901)	-	+	+	+	+
<i>Onychiurus</i> sp. 1	-	+	-	-	-
<i>Onychiurus</i> sp. 2	-	-	+	-	-
<i>Stenaphorura</i>					
<i>quadrispina</i> (Börner, 1901)	+	+	+	+	+
<i>Tullbergia</i>					
<i>krausbaueri</i> s. 1. (Börner, 1901)	+	+	+	+	+
<i>T. callipygos</i> Börner, 1902	-	-	+	-	+
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	-	+	-	-	-
Сем. Neanuridae					
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	-	+	+	+	+
Сем. Pseudachorutidae					
<i>Pseudachorutes</i>					
<i>subcrassus</i> Tullberg, 1871	-	+	+	+	+
<i>P. corticolus</i> (Schäffer, 1896)	-	-	-	+	-
<i>P. parvulus</i> Börner, 1901	+	+	+	+	+
<i>Pseudachorutes</i> spp. juv.	+	+	+	+	+
Сем. Anuridae					
<i>Anurida anophthalmica</i> Stach, 1949	-	-	-	+	-
<i>A. pygmaea</i> Börner, 1901	-	-	+	+	+
<i>A. pseudogranaria</i> Stach, 1949	-	-	-	+	-
<i>A. granaria</i> (Nicolet, 1847)	-	-	+	-	-
<i>A. granulata</i> Agrell, 1943	-	-	+	+	-

см. продолжение

Продолжение приложения 2

Коллемболы	Пробная площадь				
	1	2	3	4	5
Сем. Brachystomellidae					
<i>Friesea claviseta</i> (Axelson, 1900)	-	-	-	-	+
<i>F. mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+	+	+
<i>Xenyllodes armatus</i> Axelson, 1903	-	-	-	+	-
<i>Odontella lamellifera</i> (Axelson, 1903)	-	-	-	-	+
<i>Xenylla</i> sp.	+	+	-	-	+
<i>Willemia anopthalma</i> Börner, 1901	+	+	+	+	+
<i>W. aspinata</i> Stach, 1949	+	+	+	+	+
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	-	-	+	-	+
Сем. Isotomidae					
<i>Anurophorus laticis</i> Nicolet, 1842	-	-	-	-	+
<i>Pseudanurophorus</i>					
<i>binoculatus</i> Kseneman, 1934	-	-	+	-	-
<i>Folsomia fimetaria</i> (L., 1758)	-	+	+	-	-
<i>F. fimetarioides</i> (Axelson, 1903)	-	-	+	-	-
<i>F. quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+	+	+
<i>Proisotoma minima</i> (Absolon, 1901)	+	+	-	+	+
<i>Isotomina</i> sp. juv.	-	-	-	-	+
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	+	+	+	+	+
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1830	+	+	+	+	+
<i>I. violacea</i> Tullberg, 1876	+	+	+	+	+
<i>I. notabilis</i> Schäffer, 1896	+	+	+	+	+
<i>Isotoma</i> spp. juv.	+	+	+	+	+
Сем. Tomoceridae					
<i>Pogonognathellus</i>					
<i>longicornis</i> (Müller, 1776)	+	-	+	+	-
<i>P. flavescens</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+	+	+
Сем. Lepidocyrtidae					
<i>Pseudosinella</i>					
<i>immaculata</i> Lie Pettersen, 1896	+	-	-	-	-

см. продолжение

Продолжение приложения 2

Коллемболы	Пробная площадь				
	1	2	3	4	5
<i>Pseudosinella alba</i> Packard, 1873	-	+	+	+	-
<i>Lepidocyrtus</i>					
<i>lignorum</i> (Fabricius, 1775)	+	+	+	+	+
<i>L. cyaneus</i> (Tullberg, 1871)	-	-	-	+	-
<i>L. ruber</i> Schött, 1902	-	-	-	+	-
<i>Willowsia buski</i> (Lubbock, 1869)	+	-	-	+	+
<i>W. nigromaculata</i> (Lubbock, 1870)	+	+	+	+	+
<i>W. platani</i> (Nicolet, 1841) (?)	-	-	+	+	+
<i>Willowsia</i> spp. juv.	+	+	+	+	+
Entomobryidae					
<i>Sinella myrmecophyla</i> (Reuter, 1886)	+	-	+	+	+
<i>Entomobrya corticalis</i>					
(Nicolet, 1841)	-	-	+	+	-
<i>E. nivalis</i> L., 1758	-	-	-	-	+
<i>Entomobrya</i> spp. juv.	+	+	+	+	+
<i>Orchesella</i> spp. juv.	+	+	+	+	+
Neelidae					
<i>Neelus murinus</i> Folsom, 1896	-	+	-	-	-
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	+	+	+	+	+
Sminthuridae					
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1998)	+	+	+	+	+
<i>Sminthurides parvulus</i>					
(Krausbauer, 1898)	+	+	-	+	+
<i>Arrhopalites coecus</i> (Tullberg, 1871)	-	+	-	-	-
<i>A. principalis</i> Stach, 1945	+	+	-	+	-
<i>Arrhopalites</i> spp. juv.	+	+	+	+	+
<i>A. sericeus</i> Gisin, 1947	-	-	-	+	-
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	+	+	+	+	+
<i>S. niger</i> (Lubbock, 1867)	-	+	+	+	+

см. продолжение

Окончание приложения 2

Коллемболы	Пробная площадь				
	1	2	3	4	5
<i>Sminthurinus</i>					
<i>albifrons</i> (Tullberg, 1871)	-	-	-	-	+
<i>Sminthurinus</i> sp.	-	+	-	+	-
<i>Sminthurus fuscus</i> L., 1758	-	+	+	+	+
<i>Sminthurus</i> sp. juv.	+	+	+	+	+
Dicyrtominae					
<i>Dicyrtomina minuta</i> (Fabricius, 1783)	-	-	-	+	+
<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lucas, 1849)	-	-	+	+	+
<i>Ptenotrix</i> sp.	-	+	+	+	+

Приложение 3

Средние значения факторных нагрузок и дисперсий факторов, рассчитанные при использовании имитационного моделирования в анализе комплекса переменных "экологические факторы" методом главных компонент.

Переменная	Общие факторы		
	1	2	3
Содержание кальция	0.969	0.017	-0.173
" стронция	0.910	0.277	0.183
" свинца	0.898	0.180	-0.245
" цинка	0.895	0.325	-0.166
" серы	0.880	0.035	-0.108
" марганца	0.875	0.240	0.140
pH почвы	0.788	0.259	0.487
Содержание магния	0.683	-0.390	-0.248
" фосфора	-0.563	0.381	0.542
Масса подст. (груб. фракц.)	-0.603	0.245	-0.350
Встречаемость микромицетов	-0.773	0.227	0.229
Масса листовой подстилки	0.144	0.809	-0.250
Активн. разлож. целлюлозы	-0.518	0.666	-0.210
Содержание калия	0.323	0.651	0.593
Встречаемость мхов	-0.082	-0.804	0.507
Содержание меди	0.373	-0.835	0.127
Влажность почвы	-0.423	0.218	0.788
Содержание орган. вещества	-0.269	0.142	-0.443
" железа	-0.409	-0.299	-0.672
Среднее собств. знач. фактора	8.274	3.971	3.143
Объясняемая дисперсия (%)	43.5	20.9	16.5
Кумулятивная объясн. дисп. (%)	43.5	64.4	80.9

Приложение 4

Средние значения коэффициентов регрессии (\bar{b}_i) и детерминации (\bar{r}_i^2), вычисленные при использовании имитационного моделирования в анализе регрессии переменных комплекса "виды" на главные компоненты (общие факторы) комплекса переменных "экологические факторы".

Зависимая переменная	Коеф. регрессии \bar{b}_i			Коеф. детерминации \bar{r}_i^2 (%)			Дисперсия неучтенных факторов $100 - \sum \bar{r}_i^2$ (%)
	О б щ и е			Ф а к т о р ы			
	1	2	3	1	2	3	
I	2	3	4	5	6	7	8
<i>Isotoma notabilis</i>	-0.921	-0.095	-0.135	84.8	0.9	1.8	12.5
<i>Sminthurinus aureus</i>	-0.825	-0.310	-0.376	68.1	9.6	14.1	8.2
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	-0.822	-0.364	-0.315	67.6	13.2	9.9	9.3
<i>Megalothorax minimus</i>	0.814	-0.227	0.417	66.3	5.2	17.4	11.1
<i>Sminthurus fuscus</i>	-0.774	-0.075	-0.448	59.9	0.6	20.1	19.4
Гемизафические коллемболы	-0.758	0.200	0.491	57.5	4.0	24.1	14.4
<i>Orchesella</i> spp. juv.	-0.712	-0.232	0.158	50.7	5.4	2.5	41.4
<i>Willemia anorthalma</i>	-0.671	-0.406	-0.215	45.0	16.5	4.6	33.9
<i>Onychiurus asceloni</i>	-0.668	0.158	-0.318	44.6	2.5	10.1	42.8
<i>Dicyrtoma fusca</i>	-0.657	н.	-0.458	43.2	0.0	21.0	35.8
\bar{S}_1 для коллембол в целом	-0.644	-0.043	0.482	41.5	0.2	23.2	35.1

см. продолжение

Продолжение приложения 4

I	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ptenotrix</i> sp.	-0.642	-0.131	0.144	41.2	1.7	2.1	55.0
\bar{S}_1 гемизафических кол.	-0.602	0.331	0.569	36.2	11.0	32.4	20.4
<i>Isotomiella minor</i>	-0.564	-0.310	-0.413	31.8	9.6	17.1	41.5
<i>Nesara muscorum</i>	-0.558	-0.145	-0.153	31.1	2.1	2.3	64.5
<i>Willemia aspinata</i>	-0.463	0.175	0.428	21.4	3.1	18.3	57.2
<i>Pseudachorutes</i> spp.	0.067	0.788	0.109	0.5	62.1	1.2	36.2
<i>Folsomia quadrioculata</i>	-0.380	0.802	0.161	14.4	64.3	2.6	18.7
<i>Isotoma</i> spp. juv.	0.018	-0.782	-0.423	0.0	61.2	17.9	20.9
<i>Stenaphorura quadrispina</i>	0.132	-0.744	-0.049	1.7	55.4	0.2	42.7
H' для коллембол в целом	-0.143	0.693	0.651	2.0	48.0	42.4	7.6
<i>Sminthurides parvulus</i>	-0.132	-0.551	-0.091	1.7	30.4	0.8	67.1
Эузафические коллемболы	0.537	0.553	0.584	28.8	30.6	34.1	6.5
Коллемболы (вместе)	-0.204	-0.537	-0.189	4.2	28.8	3.6	63.4
<i>Isotoma viridis</i>	-0.340	-0.524	0.074	11.6	27.5	0.5	60.4
<i>Proisotoma minima</i>	-0.369	-0.491	0.439	13.6	24.1	19.3	43.0
<i>Friesea mirabilis</i>	0.254	0.362	0.064	6.5	13.1	0.4	80.0
<i>Oxychiurus armatus</i>	0.428	0.141	0.853	18.3	2.0	72.8	6.9
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	0.135	-0.120	0.843	1.8	1.4	71.1	25.7
\bar{S}_1 эузафических кол.	0.062	н.	0.839	0.4	0.0	70.4	29.2
<i>Pseudosinella alba</i>	0.012	-0.059	0.812	0.1	0.3	65.9	33.7

см. продолжение

Окончание приложения 4

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	-0.412	-0.295	0.748	17.0	8.7	56.0	18.3	
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-0.593	-0.242	-0.697	35.2	5.9	48.6	10.3	
H' гемизафических кол.	-0.317	0.436	0.674	10.0	19.0	45.4	25.6	
<i>Entomobrya</i> spp.	-0.518	-0.318	-0.665	26.8	10.1	44.2	18.9	
H' эпигейческих кол.	-0.421	-0.314	-0.642	17.7	9.9	41.2	31.2	
<i>Arrhopalites</i> spp.	-0.313	0.170	0.630	9.8	2.9	39.7	47.6	
H' ауэафических кол.	0.537	0.553	0.584	28.8	30.6	34.1	6.5	
\bar{S}_1 эпигейческих кол.	-0.331	-0.345	-0.560	11.0	11.9	31.4	45.7	
<i>Sminthurinus niger</i>	-0.453	-0.129	-0.558	20.5	1.7	31.1	46.7	
Эпигейческие коллемболы	-0.156	-0.500	-0.547	2.4	25.0	30.0	42.6	
<i>Sphaeridia pumilis</i>	-0.436	-0.170	-0.448	19.0	2.9	20.1	58.0	
<i>Sinella murgessophyla</i>	н.	н.	-0.402	0.0	0.0	16.2	83.8	
<i>Xenylla</i> sp.	0.126	-0.273	0.286	1.6	7.5	8.2	82.7	

н. -- \bar{b}_i статистически не отличается от нуля при $\alpha = 0.05$.

Приложение 5

Средние значения факторных нагрузок и дисперсий факторов, рассчитанные при использовании имитационного моделирования в анализе комплекса переменных "виды" методом главных компонент.

Переменная	Общие факторы			
	I	2	3	4
I	2	3	4	5
H' эпигейческих коллембол	0.958	-0.053	0.244	-0.110
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0.906	0.066	-0.314	-0.073
\bar{S}_1 эпигейческих коллембол	0.898	-0.078	0.400	-0.075
<i>Isotomiella minor</i>	0.886	0.198	0.353	-0.101
Эпигейческие коллемболы	0.853	-0.213	0.437	0.114
<i>Sminthurinus aureus</i>	0.845	0.443	-0.168	0.005
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0.783	0.484	-0.268	0.108
<i>Willemia anopthalma</i>	0.773	0.415	0.175	0.090
<i>Sminthurus fuscus</i>	0.746	0.363	-0.337	-0.197
<i>Isotoma</i> spp. juv.	0.726	-0.274	0.358	0.466
Коллемболы (вместе)	0.672	0.036	0.664	0.194
<i>Dicyrtoma fusca</i>	0.668	0.268	-0.339	-0.265
<i>Neanura muscorum</i>	0.612	0.360	0.345	-0.169
<i>Sminthurides parvulus</i>	0.452	0.048	0.293	0.423
<i>Sinella myrmecophyla</i>	0.385	-0.269	0.115	-0.196
<i>Megalothorex minimus</i>	-0.608	-0.412	0.416	0.456
H' для коллембол в целом	-0.631	0.501	0.218	-0.539
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	-0.699	0.407	0.119	0.427
<i>Pseudosinella alba</i>	-0.724	0.487	-0.222	0.415
H' эуэдафических коллембол	-0.873	-0.089	0.363	-0.296
<i>Onychiurus armatus</i>	-0.927	0.165	0.230	0.207
Гемизадафические коллемболы	-0.133	0.914	-0.306	-0.122
\bar{S}_1 гемизадафических кол.	-0.347	0.834	-0.350	-0.167

см. продолжение

Окончание приложения 5

I	2	3	4	5
<i>Entomobrya</i> spp.	-0.038	0.826	0.322	0.314
\bar{S}_1 для коллембол в целом	0.146	0.804	0.504	-0.110
<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	-0.264	0.794	0.037	0.438
<i>Sminthurinus niger</i>	-0.241	0.723	-0.292	0.307
<i>Orchesella</i> spp. juv.	0.310	0.697	-0.202	0.164
H^1 гемиздафических кол.	-0.633	0.668	-0.343	-0.158
<i>Isotoma notabilis</i>	0.662	0.663	-0.049	-0.187
<i>Ptenotrix</i> sp.	0.251	0.640	-0.191	0.070
<i>Proisotoma minima</i>	0.160	0.572	0.447	0.420
<i>Friesea mirabilis</i>	-0.073	-0.185	0.815	-0.509
\bar{S}_1 эуздафических кол.	-0.522	0.446	0.675	0.098
<i>Willemia aspinata</i>	0.059	0.619	0.672	-0.345
<i>Arrhopalites</i> spp.	-0.200	0.625	0.653	-0.227
Эуздафические коллемболы	-0.558	0.458	0.594	0.256
<i>Isotoma viridis</i>	0.492	0.314	0.533	0.295
<i>Onychiurus absoloni</i>	0.403	0.370	-0.635	-0.265
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0.438	0.102	-0.805	0.137
<i>Stenaphorura quadrispina</i>	0.207	-0.138	-0.111	0.810
<i>Xenylla</i> sp.	0.371	0.089	-0.481	0.579
<i>Folsomia quadrioculata</i>	-0.348	0.411	-0.484	-0.665
<i>Pseudachorutes</i> spp.	-0.295	-0.000	0.368	-0.825
Среднее собственное значение фактора	15.072	9.901	7.687	5.239
Объясняемая дисперсия (%)	34.3	22.5	17.5	11.9
Кумулятивная объясняемая дисперсия (%)	34.3	56.8	74.3	86.2

Приложение 6

Средние значения факторных нагрузок и дисперсий факторов, рассчитанные при использовании имитационного моделирования в анализе объединенного комплекса переменных методом главных компонент.

Переменная	Общие факторы				
	1	2	3	4	
	1	2	3	4	5
<i>Sminthurinus aureus</i>	0.963	0.005	-0.029	-0.063	
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0.939	0.062	-0.057	-0.208	
<i>Isotoma notabilis</i>	0.901	0.296	-0.001	0.136	
<i>Sminthurus fuscus</i>	0.868	0.012	-0.273	0.004	
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0.866	-0.335	-0.250	-0.056	
<i>Isotomiella minor</i>	0.834	-0.244	0.332	0.306	
<i>Willemia anopthalma</i>	0.832	-0.032	0.299	0.031	
<i>H'</i> эпигейческих кол.	0.799	-0.497	0.187	0.269	
Содержание железа	0.762	-0.445	0.024	0.124	
<i>Dicyrtoma fusca</i>	0.758	-0.036	-0.347	0.040	
\bar{S}_1 эпигейческих кол.	0.710	-0.513	0.327	0.318	
<i>Neanura muscorum</i>	0.676	0.021	0.276	0.322	
<i>Onychiurus absoloni</i>	0.615	0.178	-0.578	-0.088	
<i>Orchesella</i> spp. juv.	0.602	0.440	0.057	-0.230	
Встречаемость микромицетов	0.575	0.549	0.210	0.549	
<i>Ptenotrix</i> sp.	0.548	0.421	-0.035	-0.165	
Содержание калия	-0.702	0.510	-0.139	0.295	
" серы	-0.744	-0.473	-0.095	-0.156	
" свинца	-0.751	-0.562	-0.263	-0.067	
" кальция	-0.775	-0.609	-0.020	-0.069	
<i>Onychiurus armatus</i>	-0.777	0.537	0.284	-0.108	
Содержание цинка	-0.781	-0.504	-0.080	0.267	
<i>Megalothorax minimus</i>	-0.788	-0.154	0.487	-0.191	
Содержание марганца	-0.825	-0.315	0.188	0.282	

см. продолжение

Продолжение приложения 6

I	2	3	4	5
H' зуэдафических кол.	-0.841	0.335	0.102	0.401
pH почвы	-0.918	0.034	0.295	0.229
Содержание стронция	-0.923	-0.242	0.051	0.139
\bar{S}_1 гемизафических кол.	0.127	0.937	-0.258	-0.086
H' гемизафических кол.	-0.208	0.922	-0.294	-0.101
Гемизафические коллемболы	0.339	0.900	-0.183	-0.097
Влажность почвы	-0.008	0.862	0.190	0.141
H' для коллембол в целом	-0.332	0.777	-0.040	0.521
<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	0.110	0.767	0.354	-0.401
Содержание фосфора	0.164	0.762	-0.018	0.237
<i>Pseudosinella alba</i>	-0.407	0.733	0.067	-0.525
<i>Sminthurinus niger</i>	0.150	0.725	0.014	-0.449
<i>Entomobrya</i> spp.	0.298	0.685	0.547	-0.148
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	-0.465	0.627	0.347	-0.354
<i>Arrhopalites</i> spp.	0.039	0.622	0.524	0.488
\bar{S}_1 для коллембол в целом	0.446	0.608	0.510	0.317
<i>Sinella purpurascens</i>	0.205	-0.367	-0.042	0.291
Эпигейческие коллемболы	0.601	-0.627	0.433	0.179
<i>Isotoma</i> spp. juv.	0.454	-0.660	0.544	-0.193
Содержание магния	-0.286	-0.707	0.456	0.007
Встречаемость мхов	0.136	0.173	0.851	-0.448
Коллемболы (вместе)	0.529	-0.344	0.700	0.205
Содержание меди	-0.093	-0.363	0.697	-0.478
<i>Isotoma viridis</i>	0.505	-0.002	0.684	0.046
Зуэдафические коллемболы	-0.351	0.594	0.677	0.040
\bar{S}_1 зуэдафических кол.	-0.330	0.578	0.672	0.210
<i>Proisotoma minima</i>	0.336	0.346	0.672	-0.156
<i>Sminthurides parvulus</i>	0.326	-0.272	0.496	-0.206
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0.521	-0.055	-0.567	-0.517
Активн. разлож. целлюлозы	0.309	0.334	-0.599	0.394
<i>Folsomia quadriculata</i>	-0.040	0.634	-0.696	0.279

см. продолжение

Окончание приложения 6

1	2	3	4	5
Масса подстилки (груб. фракц.)	0.478	0.194	-0.702	-0.170
<i>Pseudachorutes</i> spp.	-0.279	0.195	-0.119	0.874
<i>Friesea mirabilis</i>	-0.219	-0.129	0.405	0.856
Масса листовой подстилки	-0.208	-0.109	-0.346	0.829
Содержание органического вещ.	0.441	-0.259	-0.232	0.738
<i>Willemia aspinata</i>	0.273	0.508	0.491	0.616
<i>Stenaphorura quadrispina</i>	0.123	-0.283	0.287	-0.714
<i>Xenylla</i> sp.	-0.234	0.249	-0.121	-0.738
Среднее собственное значение фактора	20.663	15.200	9.910	8.462
Объясняемая дисперсия (%)	32.8	24.1	15.7	13.4
Кумулятивная объясняемая дисперсия (%)	32.8	56.9	72.6	86.0

Приложение 7

Общие характеристики кластеров, выделенных при кластерном анализе косоугольных главных компонент для объединенного комплекса переменных¹⁾.

№ кластера	m_{ℓ}	S_{ℓ}^2	$\lambda_{1\ell}$	$S_{\ell}^2/\lambda_{1\ell}$	$\lambda_{2\ell}$
1	10	10.0	7.554	0.755	0.852
2	8	8.0	5.780	0.722	0.784
3	10	10.0	7.389	0.739	0.903
4	6	6.0	4.235	0.706	0.793
5	10	10.0	7.860	0.786	0.711
6	7	7.0	4.424	0.632	0.806
7	5	5.0	4.084	0.817	0.477
8	3	3.0	2.351	0.784	0.457
9	4	4.0	3.047	0.762	0.525

$$p = 63 \quad \sum_{\ell=1}^q S_{\ell}^2 = 63.0 \quad \sum_{\ell=1}^q \lambda_{1\ell} = 46.724$$

Доля объясняемой дисперсии $\frac{\sum_{\ell=1}^q \lambda_{1\ell}}{p} = 0.742$

m_{ℓ} - число переменных в кластере; S_{ℓ}^2 - общая дисперсия составляющих кластер переменных; $\lambda_{1\ell}$ - собственное значение первой кластерной компоненты; $\lambda_{2\ell}$ - собственное значение второй кластерной компоненты; $\sum_{\ell=1}^q S_{\ell}^2$ - общая дисперсия переменных; $\sum_{\ell=1}^q \lambda_{1\ell}$ - общая дисперсия переменных, объясняемая q ($q=9$) кластерами; p - общее число переменных.

1) Результаты однократного выполнения цикла: генерирование входной матрицы \rightarrow применение процедуры SAS VARCLUS.

Приложение 8

Характеристики кластерной структуры, полученные при кластерном анализе косоугольных главных компонент объединенного комплекса переменных¹⁾.

№ кластера	Переменная	a_{ie}^2	a_{ix}^2	a_{ix}^2/a_{ie}^2
1	2	3	4	5
1	<i>Isotoma notabilis</i>	0.838	0.678	0.810
	<i>Orchesella</i> spp. juv.	0.584	0.291	0.498
	<i>Ptenotrix</i> sp.	0.440	0.236	0.538
	Содержание кальция	0.943	0.506	0.536
	" марганца	0.740	0.642	0.868
	" цинка	0.870	0.451	0.519
	" свинца	0.895	0.425	0.475
	" стронция	0.853	0.751	0.881
	Встречаемость микроицетов	0.619	0.539	0.871
	Содержание серы	0.774	0.356	0.460
2	Эуэдафические коллемболы	0.725	0.383	0.528
	<i>Willemia aspinata</i>	0.758	0.287	0.378
	<i>Proisotoma minima</i>	0.476	0.249	0.524
	<i>Arrhopalites</i> spp.	0.867	0.299	0.345
	<i>Entomobrya</i> spp.	0.736	0.394	0.536
	\bar{S}_1 для коллембол в целом	0.818	0.498	0.609
	\bar{S}_1 эуэдафических кол.	0.760	0.429	0.564
	Влажность почвы	0.641	0.562	0.878
3	Коллемболы (вместе)	0.776	0.438	0.564
	Эпигейческие коллемболы	0.865	0.473	0.547
	<i>Isotomiella minor</i>	0.924	0.450	0.487
	<i>Willemia anopthalma</i>	0.702	0.454	0.647
	<i>Neanura muscorum</i>	0.507	0.323	0.638
	<i>Isotoma viridis</i>	0.483	0.254	0.526
	H' эпигейческие кол.	0.918	0.523	0.570

см. продолжение

Продолжение приложения 8

I	2	3	4	5
	<i>H'</i> эпигейческих кол.	0.934	0.442	0.473
	Содержание железа	0.692	0.555	0.803
	" калия	0.590	0.493	0.836
	<i>Folsomia quadrioculata</i>	0.934	0.599	0.642
4	<i>Isotoma</i> spp. juv.	0.830	0.634	0.763
	<i>Sminthurides parvulus</i>	0.503	0.295	0.586
	<i>H'</i> для коллембол в целом	0.608	0.458	0.753
	Содержание меди	0.785	0.517	0.658
	Активн. разлож. целлюлозы	0.575	0.294	0.511
5	<i>Onychiurus armatus</i>	0.732	0.536	0.732
	<i>Megalothorax minimus</i>	0.753	0.500	0.665
	<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0.839	0.695	0.828
	<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0.901	0.524	0.582
	<i>Sminthurinus aureus</i>	0.862	0.682	0.792
	<i>Sminthurus fuscus</i>	0.852	0.545	0.640
	<i>Dicyrtoma fusca</i>	0.625	0.335	0.536
	<i>Onychiurus absoloni</i>	0.549	0.464	0.846
	<i>H'</i> зуэдафических кол.	0.792	0.475	0.600
	pH почвы	0.958	0.581	0.607
6	<i>Tullbergia krausbaueri</i>	0.734	0.322	0.438
	<i>Pseudosinella alba</i>	0.911	0.454	0.498
	<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	0.688	0.433	0.628
	<i>Sminthurinus niger</i>	0.644	0.472	0.732
	<i>Sinella mugtesophyla</i>	0.333	0.143	0.429
	<i>Xenylla</i> sp.	0.443	0.226	0.510
	Содержание органического вец.	0.672	0.326	0.486
7	Гемизафические коллемболы	0.922	0.553	0.600
	<i>H'</i> гемизафических кол.	0.835	0.571	0.683
	\bar{S}_1 гемизафических кол.	0.960	0.479	0.499

см. продолжение

Окончание приложения 8

1	2	3	4	5
	Содержание магния	0.732	0.399	0.545
	" фосфора	0.635	0.359	0.565
8	<i>Friesea mirabilis</i>	0.797	0.323	0.405
	<i>Sphaeridia pumilis</i>	0.867	0.471	0.543
	Масса подстилки (грубая фракц.)	0.687	0.377	0.548
9	<i>Stenaphorura quadrispina</i>	0.762	0.451	0.592
	<i>Pseudachorutes</i> spp.	0.780	0.345	0.442
	Встречаемость мхов	0.633	0.419	0.661
	Масса листовой подстилки	0.871	0.350	0.402

α_{ie}^2 - коэффициент детерминации, показывающий долю дисперсии переменной объясняемую первой кластерной компонентой

α_{ix}^2 - следующий по величине значения коэффициент детерминации переменной, относящийся к первой кластерной компоненте другого кластера.

1) Результаты однократного выполнения цикла: генерирование входной матрицы → применение процедуры SAS VARCLUS.

Приложение 9

Кластерная структура. Факторные нагрузки (a_{ik}) на первые главные компоненты кластеров, вычисленные при анализе кластеров косоугольных главных компонент объединенного комплекса переменных¹⁾.

Переменная	Кластеры								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
pH почвы	0.762	0.161	-0.595	-0.053	-0.979	0.196	-0.224	-0.721	0.253
Содержание кальция	0.971	-0.542	-0.399	0.308	-0.660	-0.150	-0.711	-0.354	0.066
" магния	0.570	-0.228	0.197	0.632	-0.340	-0.364	-0.856	-0.505	-0.118
" железа	-0.457	-0.133	0.832	0.364	0.745	-0.506	-0.242	0.217	-0.147
" марганца	0.860	-0.145	-0.416	0.073	-0.801	-0.154	-0.503	-0.673	0.342
" меди	0.213	0.048	0.271	0.886	-0.196	0.182	-0.535	-0.189	-0.719
" цинка	0.932	-0.443	-0.420	0.043	-0.672	-0.312	-0.600	-0.487	0.399
" свинца	0.946	-0.652	-0.510	0.107	-0.582	-0.178	-0.581	-0.196	0.203
" стронция	0.923	-0.238	-0.640	-0.033	-0.867	0.023	-0.390	-0.508	0.290
" калия	0.320	0.323	-0.768	-0.602	-0.702	0.378	0.401	-0.371	0.450
" серы	0.880	-0.502	-0.478	0.164	-0.597	-0.032	-0.518	-0.202	0.068
" фосфора	-0.547	0.599	-0.080	-0.564	0.106	0.272	0.797	0.026	0.225
" органического вещ.	-0.240	-0.106	0.520	-0.187	0.470	-0.820	-0.139	-0.105	0.571

см. продолжение

Продолжение приложения 9

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Встречаемость мхов	-0.263	0.571	0.315	0.647	-0.086	0.506	-0.043	-0.165	-0.796
Влажность почвы	-0.432	0.800	-0.245	-0.463	-0.177	0.547	0.750	-0.128	0.048
Встречаемость микромицетов	-0.787	0.734	0.433	-0.356	0.380	-0.065	0.558	-0.152	0.248
Активность разлож. целлюлозы	-0.430	-0.013	-0.024	-0.758	0.423	-0.209	0.537	0.307	0.542
Масса листовой подстилки	0.275	-0.113	-0.122	-0.523	-0.177	-0.592	-0.064	-0.408	0.933
Масса подстилки (груб. фр.)	-0.465	-0.277	-0.019	-0.413	0.614	0.012	0.479	0.829	0.080
Коллемболы (вместе)	-0.300	0.309	0.881	0.662	0.303	-0.381	-0.437	-0.347	-0.287
Эуэдафические коллемболы	-0.074	0.852	-0.225	-0.027	-0.559	0.619	0.346	-0.520	-0.165
Гемизадафические коллемболы	-0.744	0.514	-0.150	-0.589	0.322	0.522	0.960	0.423	-0.009
Эпигейческие коллемболы	-0.205	-0.057	0.930	0.688	0.474	-0.616	-0.611	-0.164	-0.229
H' для коллембол в целом	-0.120	0.625	-0.479	-0.780	-0.411	0.299	0.677	-0.366	0.569
H' эуэдафических кол.	0.539	0.321	-0.689	-0.433	-0.890	0.240	0.133	-0.655	0.492
H' гемизадафических кол.	-0.289	0.413	-0.650	-0.755	-0.178	0.693	0.914	0.240	0.150
H' эпигейческих кол.	-0.437	-0.074	0.958	0.429	0.723	-0.694	-0.379	0.032	-0.065
\bar{S}_1 для коллембол в целом	-0.705	0.904	0.364	-0.146	0.176	0.206	0.513	-0.250	-0.034
\bar{S}_1 эуэдафических кол.	-0.062	0.872	-0.150	-0.086	-0.562	0.429	0.285	-0.655	0.017
\bar{S}_1 гемизадафических кол.	-0.582	0.500	-0.361	-0.692	0.117	0.600	0.980	0.337	0.081
\bar{S}_1 эпигейческих кол.	-0.389	0.034	0.967	0.485	0.606	-0.665	-0.426	-0.120	-0.083
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	0.036	0.567	-0.491	-0.049	-0.562	0.857	0.393	-0.173	-0.346
<i>Onychiurus armatus</i>	0.363	0.461	-0.732	-0.216	-0.856	0.706	0.294	-0.403	-0.026
<i>Stenaphorura quadrispina</i>	-0.010	-0.135	0.212	0.672	0.114	0.272	-0.292	0.248	-0.873

см. продолжение

Продолжение приложения 9

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Isotomiella minor</i>	-0.568	0.220	0.961	0.364	0.671	-0.531	-0.198	-0.066	-0.097
<i>Megalothorax minimus</i>	0.707	0.097	-0.411	0.357	-0.867	0.314	-0.404	-0.572	-0.196
<i>Willemia aspinata</i>	-0.535	0.871	0.362	-0.193	0.035	-0.011	0.371	-0.495	0.223
<i>Willemia anopthalma</i>	-0.674	0.330	0.838	0.318	0.625	-0.225	0.019	0.063	-0.283
<i>Folsomia quadriculata</i>	-0.246	0.073	-0.501	-0.966	0.074	0.145	0.774	0.281	0.609
<i>Isotoma notabilis</i>	-0.915	0.312	0.637	-0.116	0.824	-0.156	0.415	0.356	-0.069
<i>Proisotoma minima</i>	-0.499	0.690	0.427	0.341	0.122	0.281	0.150	-0.173	-0.455
<i>Pseudosinella alba</i>	-0.043	0.383	-0.674	-0.255	-0.419	0.954	0.611	0.175	-0.346
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	-0.834	0.080	0.678	0.148	0.916	-0.100	0.243	0.571	-0.352
<i>Arrhopalites</i> spp.	-0.372	0.931	0.095	-0.232	-0.219	0.216	0.419	-0.547	0.164
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-0.594	-0.283	0.724	0.179	0.949	-0.456	-0.056	0.535	-0.132
<i>Isotoma</i> spp. juv.	-0.067	-0.105	0.796	0.911	0.330	-0.355	-0.692	-0.095	-0.551
<i>Friesea mirabilis</i>	0.235	0.372	0.189	-0.055	-0.391	-0.470	-0.280	-0.893	0.568
<i>Pseudachorutes</i> spp.	0.144	0.251	-0.176	-0.587	-0.309	-0.348	0.153	-0.562	0.883
<i>Entomobrya</i> spp.	-0.628	0.858	0.194	0.021	0.067	0.552	0.528	-0.084	-0.389
<i>Orchesella</i> spp.	-0.764	0.388	0.233	-0.084	0.467	0.375	0.539	0.399	-0.344
<i>Sminthurinus aureus</i>	-0.826	0.075	0.741	0.127	0.928	-0.223	0.204	0.492	-0.248
<i>Sphaeridia pumilis</i>	-0.360	-0.478	0.126	0.009	0.686	0.044	0.177	0.931	-0.324
<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	-0.511	0.658	-0.123	-0.033	-0.021	0.830	0.625	0.185	-0.526
<i>Sminthurus fuscus</i>	-0.738	-0.091	0.568	-0.035	0.923	-0.254	0.239	0.585	-0.113
<i>Sminthurinus niger</i>	-0.397	0.405	-0.337	-0.280	-0.015	0.803	0.687	0.336	-0.302

см. продолжение

Окончание приложения 9

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Ptenotrix</i> sp.	-0.663	0.228	0.163	-0.172	0.486	0.188	0.442	0.406	-0.171
<i>Dicyrtoma fusca</i>	-0.579	-0.085	0.478	-0.113	0.790	-0.328	0.185	0.434	0.067
<i>Sminthurides parvulus</i>	-0.174	0.093	0.543	0.709	0.210	-0.060	-0.343	-0.055	-0.492
<i>Onychiurus absoloni</i>	-0.550	-0.182	0.164	-0.315	0.741	-0.081	0.404	0.681	0.016
<i>Neanura muscorum</i>	-0.569	0.362	0.712	0.116	0.465	-0.288	0.067	-0.092	-0.018
<i>Sinella myrmecophyla</i>	0.125	-0.231	0.282	0.163	0.119	-0.577	-0.378	-0.146	0.155
<i>Xenylla</i> sp.	0.096	-0.178	-0.416	0.060	-0.129	0.665	0.176	0.411	-0.475
<i>Isetoma viridis</i>	-0.504	0.425	0.695	0.457	0.348	-0.019	-0.045	-0.085	-0.416

1) Результаты однократного выполнения цикла: генерирование входной матрицы → применение процедуры SAS VARCLUS.

Приложение 10

Коэффициенты корреляции между кластерными компонентами¹⁾.

№ кластера	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1.000	-0.484	-0.509	0.156	-0.737	-0.128	-0.605	-0.396	0.198
2		1.000	0.117	-0.127	-0.170	0.412	0.498	-0.428	-0.072
3			1.000	0.526	0.661	-0.520	-0.324	-0.029	-0.231
4				1.000	0.048	-0.100	-0.716	-0.121	-0.692
5					1.000	-0.328	0.156	0.637	-0.154
6						1.000	0.551	0.200	-0.492
7							1.000	0.345	0.120
8								1.000	-0.316
9									1.000

¹⁾ Результаты однократного выполнения цикла: генерирование входной матрицы → применение процедуры SAS VARCLUS.

Приложение II

Структура вторичных кластеров, выделенных по матрице частот, которая получена при использовании имитационного моделирования в анализе объединенного комплекса переменных процедурой SAS VARCLUS .

№ клас-тера	№ переменной	Кластерные переменные	\bar{p}_{ijl}	Присоединенные переменные	Знак связи	p_{ijl}	№ кластера	
1	2	3	4	5	6	7	8	
I	I	<i>Pseudochorutes</i> spp.	0.933	Встречаемость мхов	-	0.467	3	
		Масса листовой подстилки	0.917	Встречаемость мхов	-	0.467	3	
	3	<i>Stenophorura quadrispina</i>	Встречаемость мхов	0.850		+	0.600	3
			Содержание меди			+	0.467	3
			Активность разложения целлюлозы			-	0.433	3
			$\bar{p}_e = 0.900$					
2	I	\bar{S}_1 эпигейческих кол.	0.871	<i>Willemia anorthalma</i>	+	0.667	-	
				<i>Isotoma</i> spp. juv.	+	0.467	II	
	2	H' эпигейческих кол.	0.863	<i>Willemia anorthalma</i>	+	0.667	-	
				<i>Isotoma</i> spp. juv.	+	0.467	II	
	3	<i>Isotomiella minor</i>	0.854	<i>Willemia anorthalma</i>	+	0.733	-	
				<i>Isotoma</i> spp. juv.	+	0.433	II	

см. продолжение

I	2	3	4	5	6	7	8
4	Эпигемческие коллемболы	0.854	<i>Willemia anophthalma</i> <i>Isotoma</i> spp. juv.	+ 0.600 - + 0.567 II			
5	Коллемболы (вместе)	0.842	<i>Willemia anophthalma</i> <i>Isotoma</i> spp. juv. <i>Sminthurides parvulus</i>	+ 0.667 - + 0.533 II + 0.433 II			
6	Содержание железа	0.758	<i>Willemia anophthalma</i> <i>Isotoma</i> spp. juv.	+ 0.533 - + 0.467 II			
7	<i>Neanura mucronum</i>	0.750	-				
8	<i>Isotoma viridis</i>	0.746	<i>Willemia anophthalma</i> <i>Isotoma</i> spp. juv. <i>Sminthurides parvulus</i>	+ 0.633 - + 0.467 II + 0.467 II			
9	Содержание калия	0.804	<i>Willemia anophthalma</i> <i>Isotoma</i> spp. juv. <i>Sminthurides parvulus</i>	- 0.533 - - 0.633 II - 0.433 II			
		$\rho_e = 0.816$					
3	I	Содержание меди	0.855	<i>Stenaphorura quadrispina</i> <i>Sminthurides parvulus</i>	+ 0.467 I + 0.467 II		
	2	Встречаемость мхов	0.767	<i>Stenaphorura quadrispina</i> Масса листовой подстилки <i>Pseudachorutes</i> spp.	+ 0.600 I - 0.467 I - 0.467 I		

см. продолжение

Продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6	7	8
	3	Активность разложения целлюлозы	0.844	<i>Sminthurides parvulus</i>	-	0.467	II
				<i>Stenophorura quadrispina</i>	-	0.433	I
	4	<i>Folsomia quadriculata</i>	0.711	H' для коллембол в целом	+	0.433	-
			$p_e = 0.794$				
4	I	<i>Sminthurus fuscus</i>	0.867	Содержание стронция	-	0.467	5
				Содержание марганца	-	0.467	5
	2	<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0.713	Содержание стронция	-	0.700	5
				Содержание марганца	-	0.700	5
				<i>Isotoma notabilis</i>	+	0.467	5
	3	<i>Sminthurinus aureus</i>	0.704	Содержание стронция	-	0.700	5
				Содержание марганца	-	0.700	5
				<i>Isotoma notabilis</i>	+	0.467	5
	4	<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0.850	Содержание стронция	-	0.433	5
				Содержание марганца	-	0.433	5
	5	<i>Dicyrtoma fusca</i>	0.838	-			
	6	<i>Onychiurus asoleoni</i>	0.633	Масса подстилки (грубая фракц.)	+	0.600	8
				<i>Sphaeridia pumilis</i>	+	0.500	8
	7	H' эуэдафических кол.	0.858	Содержание стронция	+	0.433	5
				Содержание марганца	+	0.433	5

см. продолжение

Продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6	7	8
	8	pH почвы	0.858	Содержание стронция	+	0.433	5
				Содержание марганца	+	0.433	5
	9	<i>Megalothorax minimus</i>	0.767	-			
			$p_e = 0.786$				
5	1	<i>Orchesella</i> spp. juv.	0.864	-			
	2	<i>Ptenotrix</i> sp.	0.846	-			
	3	<i>Isotoma notabilis</i>	0.779	<i>Pegonognathellus flavescens</i>	+	0.467	4
				<i>Sminthurinus aureus</i>	+	0.467	4
	4	Содержание кальция	0.842	-			
	5	Содержание цинка	0.842	-			
	6	Содержание серы	0.821	-			
	7	Содержание свинца	0.792	-			
	8	Содержание стронция	0.633	<i>Pegonognathellus flavescens</i>	-	0.700	4
				<i>Sminthurinus aureus</i>	-	0.700	4
				<i>Sminthurus fuscus</i>	-	0.467	4
				H' эуэдафических кол.	+	0.433	4
				pH почвы	+	0.433	4
				<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-	0.433	4

см. продолжение

Продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6	7	8
	9	Содержание марганца	0.625	<i>Pogonognathellus flavescens</i>	-	0.700	4
				<i>Sminthurus aureus</i>	-	0.700	4
				<i>Sminthurus fuscus</i>	-	0.467	4
				H' ауэдафических кол.	+	0.433	4
				pH почвы	+	0.433	4
				<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-	0.433	4
			$P_2 = 0.781$				
6	1	<i>Willemia aspinata</i>	0.833	<i>Entomobrya</i> spp.	+	0.467	10
	2	\bar{S}_1 для коллембол в целом	0.822	<i>Proisotoma minima</i>	+	0.633	10
				<i>Entomobrya</i> spp.	+	0.567	10
	3	<i>Arrhopalites</i> spp.	0.755	<i>Proisotoma minima</i>	+	0.433	10
				<i>Entomobrya</i> spp.	+	0.433	10
	4	Встречаемость микроицетов	0.790	<i>Proisotoma minima</i>	+	0.433	10
			$P_2 = 0.778$				
7	1	Содержание органического вец.	0.833	-			
	2	<i>Sinella muscophyla</i>	0.813	-			
	3	<i>Pseudosinella alba</i>	0.833	-			
	4	<i>Tullbergia krausbaueri</i>	0.813	-			
	5	<i>Onychiurus armatus</i>	0.567	-			
	6	<i>Xenylla</i> sp.	0.753	-			
			$P_2 = 0.769$				

см. продолжение

Продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6	7	8
8	1	<i>Sphaeridia pumilis</i>	0.833	<i>Onychiurus absoloni</i>	+	0.500	4
	2	Масса подстилки (грубая фракц.)	0.783	<i>Onychiurus absoloni</i>	+	0.600	4
	3	<i>Friesea mirabilis</i>	0.683	-			
			$\rho_e = 0.766$				
9	1	\bar{S}_1 гемизафических кол.	0.822	<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	+	0.500	-
	2	Гемизафические коллемболы	0.817	<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	+	0.533	-
	3	H' гемизафических кол.	0.739	-			
	4	Содержание фосфора	0.728	-			
	5	<i>Sminthurinus niger</i>	0.661	<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	+	0.700	-
	6	Влажность почвы	0.472	<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	+	0.500	-
				Эузафические коллемболы	+	0.467	10
			\bar{S}_1 эузафических кол.	+	0.467	10	
	7	Содержание магния	0.794	<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	-	0.467	-
			$\rho_e = 0.719$				
10	1	Эузафические коллемболы	0.711	Влажность почвы	+	0.467	9
	2	\bar{S}_1 эузафических кол.	0.711	Влажность почвы	+	0.467	9
	3	<i>Proisotoma minima</i>	0.678	\bar{S}_1 для коллембол в целом	+	0.633	6
			<i>Arrhopalites</i> spp.	+	0.433	6	
			Встречаемость микромицетов	+	0.433	6	

см. продолжение

Окончание приложения II

1	2	3	4	5	6	7	8
	4	<i>Entomobrya</i> spp.	0.678	\bar{S}_1 для коллембол в целом	+	0.567	6
				<i>Willemia aspinata</i>	+	0.467	6
				<i>Arrhopalites</i> spp.	+	0.433	6
			$p_2 = 0.695$				
II	I	<i>Sminthurides parvulus</i>	0.567	Активность разложения целлюлозы	-	0.467	3
				Содержание меди	+	0.467	3
				<i>Isotoma viridis</i>	+	0.467	2
				Коллемболы в целом	+	0.433	2
				Содержание калия	-	0.433	2
	2	<i>Isotoma</i> spp. juv.	0.567	Содержание калия	-	0.633	2
				Эпигейческие коллемболы	+	0.567	2
				Коллемболы (вместе)	+	0.533	2
				\bar{S}_1 эпигейческих кол.	+	0.467	2
				H' эпигейческих кол.	+	0.467	2
				<i>Isotoma viridis</i>	+	0.467	2
				Содержание железа	+	0.467	2
				<i>Isotomiella minor</i>	+	0.433	2
				H' для коллембол в целом	-	0.433	-
			$p_2 = 0.567$				

Приложение 12

Связь синэкологических характеристик коллембол и некоторых биотических переменных с экологическими факторами в матрице частот совместной встречаемости переменных в кластерах, выделенных с помощью процедуры SAS VARCLUS (знаки связи и значения относительных частот p_{ij}).

Плотность коллембол:	рН почвы	Содержание элементов						Масса грубой фракции подст.	Встречаемость микромицетов
		Mn	Sr	S	Zn	Ca	Pb		
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	-0.73	-0.70	-0.70	-0.27	-0.27	-0.27	-0.23	0.10	0.03
<i>Sminthurinus aureus</i>	-0.73	-0.70	-0.70	-0.27	-0.27	-0.27	-0.23	0.10	0.03

Плотность коллембол	Содержание элементов						Встречаемость микромицетов
	Zn	Ca	S	Pb	Sr	Mn	
<i>Orchesella</i> spp. juv.	-1.00	-0.97	-0.93	-0.90	-0.60	-0.57	0.27
<i>Ptenotrix</i> sp.	-1.00	-0.97	-0.93	-0.90	-0.60	-0.57	0.27
<i>Isetoma notabilis</i>	-0.80	-0.80	-0.77	-0.73	-0.77	-0.77	0.20

см. продолжение

Плотность коллембол	Продолжение приложения 12						
	pH почвы	Содерж. Mn	Содерж. Sr	Масса подст. (грубая фр.)	Содерж. Zn	Содерж. Ca	Содерж. Pb
<i>Sminthurus fuscus</i>	-0.97	-0.47	-0.47	0.23	-0.03		
<i>Dicyrtona fusca</i>	-0.97	-0.40	-0.40	0.27			
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-1.00	-0.43	-0.43	0.23			
<i>Onychiurus absoloni</i>	-0.63	-0.27	-0.23	0.60			
<i>Megalothorax minimus</i>	0.83	0.40	0.40	-0.37	0.03	0.03	0.03
H' эуэдафических кол.	1.00	0.43	0.43	-0.23			

	Содерж. Mg	Содерж. P	Влажность почвы	Активность разложения	Содерж. K	Содерж. орган. вещ.
<i>Sminthurinus niger</i>	-0.73	0.63	0.43			-0.10
Гемизадафические коллемболы	-0.97	0.80	0.50	0.03		
\bar{S}_1 гемизадафических кол.	-0.97	0.83	0.50	0.03		
H' гемизадафических кол.	-0.87	0.83	0.43	0.03	0.03	

см. продолжение

Продолжение приложения 12

	Содержание орган. вещ.	Содержание Fe	Влажность почвы	Масса лист. подстилки	pH почвы	Содержание K
Плотность коллембол						
<i>Pseudosinella alba</i>	-0.97	-0.17				
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	-0.87	-0.17	0.03			
<i>Sinella myrmecophyla</i>	0.90	0.17				
<i>Xenylla sp.</i>	-0.90	-0.10		-0.17		
<i>Onychiurus armatus</i>	-0.53	-0.20	0.03		0.23	0.03

	Масса подстилки (грубая фракц.)	pH почвы	Содержание Mn	Масса листово й подстилки	Содержание орган. вещ.
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0.93	-0.20	-0.03		
<i>Friesea mirabilis</i>	-0.63			0.23	0.07

см. продолжение

Продолжение приложения I2

Плотность коллембол	Содержание элементов								рН почвы	Встречаемость микромицетов	
	Fe	K	Pb	S	Mn	Sr	Zn	Ca			
Коллемболы (вместе)	0.73	-0.87									
Эпигейческие коллемболы	0.80	-0.93									
<i>Willemia anorthalma</i>	0.53	-0.60	-0.17	-0.17	-0.23	-0.23	-0.17	-0.17	-0.10	0.03	
<i>Neanura muscorum</i>	0.70	-0.67	-0.10	-0.10	-0.13	-0.13	-0.10	-0.10	-0.03		
<i>Isotoma viridis</i>	0.63	-0.73	-0.03	-0.03							
\bar{S}_1 эпигейческих кол.	0.83	-0.87									
H' эпигейческих кол.	0.87	-0.83									

Плотность коллембол	Влажность почвы	Содержание P	рН почвы
Эуэдафические коллемболы	0.47	0.03	0.03
\bar{S}_1 эуэдафических кол.	0.47	0.03	0.03

см. продолжение

Продолжение приложения 12

Плотность коллембол	Встречаемость микроинцетов	Влажность почвы	Содержание элементов				
			P	Pb	B	Zn	Ca
<i>Aggropalites</i> spp.	0.60	0.27	0.13	-0.03			
<i>Willemia aspinata</i>	0.70		0.13	-0.10	-0.07		-0.03
\bar{x} для коллембол в целом	0.80	0.17	0.13	-0.17	-0.13	-0.07	-0.10

Плотность коллембол	Масса листового подстилки	Встречаемость илов	Активность разлож. целлюлозы	Содержание Ca	Содержание оргам. в-в.	Содержание K	Влажность почвы	Содержание H ₂	Содержание P
<i>Stenaphorura quadrispina</i>	-0.87	0.47	-0.33	0.33	-0.07				
<i>Poisonia quadriculata</i>	0.17	-0.60	0.77	-0.77		0.03	0.07	-0.17	0.17

см. продолжение

Плотность коллембол	Встречаемость микроинцегов	Влажность почвы	Содержание элементов					
			P	S	Ca	Zn	Pb	Mg
<i>Proisotoma minima</i>	0.43	0.30	0.07	-0.13	-0.10	-0.07	-0.17	-0.03
<i>Entomobrya</i> spp.	0.37	0.37	0.07	-0.10	-0.10	-0.07	-0.13	-0.03

	Влажность почвы	Содержание элементов		
		Mg	P	Zn
<i>Sminthuridae</i> spp. juv.	0.50	-0.47	0.40	-0.03

Н' для кол. в целом	Содержание P	Содержание Mg	Влажность почвы	Активность разложения целлюлозы	Содержание Ca	Масса листового подстилки	Содержание K	Встречаемость мохов	Содержание Fe
		0.33	-0.30	0.23	0.23	-0.20	0.20	0.10	-0.07

см. продолжение

Продолжение приложения 12

Плотность коллембол

Sminthurides parvulus

Активность разложения целлюлозы	Содержание Са	Содержание К	Встречаемость мхов	Содержание Fe	Масса листового подст.
-0.47	0.47	-0.43	0.33	0.27	-0.13

Isotoma spp. juv.

Содержание К	Содержание Fe	Активность разложения целлюлозы	Содержание Са	Встречаемость мхов	Содержание Mg	Содержание P
-0.63	0.47	-0.23	0.20	0.07	0.10	-0.13

Содержание элементов

	Fe	S	Ca	Zn	Mn	Sr	P	Влажность почвы
Встречаемость микромицетов	-0.37	-0.33	-0.30	-0.27	-0.13	-0.10	0.10	0.03

см. продолжение

Окончание приложения 12

Активность разложения целлюлозы	Содержание Ca	Встречаемость мхов	Масса листовой подстилки	Влажность почвы	Содержание Mg	Содержание P
	0.93	0.83	0.33	0.03	0.03	0.03
Содержание органического вещества	Содержание Fe	Масса листовой подстилки				
	0.13	0.07				